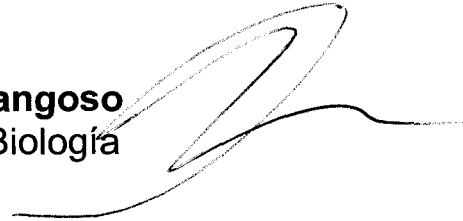


UNIVERSIDAD DE SEVILLA
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**Insularidad y Conservación: el caso del
alimoche (*Neophron percnopterus*)
en Canarias**

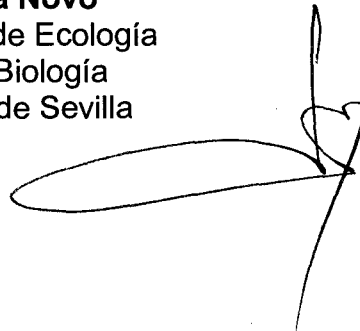
Memoria presentada por **Laura Gangoso**
para optar al grado de Doctor en Biología



Director: José Antonio Donázar Sancho
Profesor de Investigación
Departamento de Biología Aplicada
Estación Biológica de Doñana, CSIC



Tutor: Francisco García Novo
Catedrático de Ecología
Facultad de Biología
Universidad de Sevilla



UNIVERSIDAD DE SEVILLA

073 número 330

20 de Abril de 2006

Olivero Caffari

ÍNDICE



Capítulo I: INTRODUCCIÓN GENERAL

Introducción a las islas.....2

Objetivos y estructura de la tesis.....5

Capítulo II: MARCO DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

Área de estudio.....9

La especie y población objeto de estudio.....12

Metodología general.....15

Capítulo III: PRESENCIA, RIQUEZA Y EXTINCIÓN DE RAPACES EN ISLAS DE MACARONESIA Y MEDITERRÁNEO

Resumen.....22

Introducción.....23

Material y Métodos.....25

Resultados30

Discusión.....34

Capítulo IV: DEMOGRAFÍA Y VIABILIDAD DE LA POBLACIÓN DE ALIMOCHE CANARIO (*Neophron percnopterus majorensis*): APLICACIONES EN CONSERVACIÓN

Resumen.....41

Introducción.....42

Material y Métodos.....44

Resultados48

Discusión.....51

Capítulo V: CONSECUENCIAS DE LA INTOXICACIÓN POR PLOMO EN EL ALIMOCHE (*Neophron percnopterus*): UNA APROXIMACIÓN COMPARATIVA ENTRE POBLACIONES INSULARES Y CONTINENTALES

Resumen.....64

Introducción.....65

Material y Métodos.....67

Resultados71

Discusión.....76

Capítulo VI: INSULARIDAD Y RIESGO DE ENFERMEDAD: COMPARACIÓN DE POBLACIONES DE ALIMOCHES (*Neophron percnopterus*) INSULAR VS. CONTINENTAL

Resumen.....	82
Introducción.....	83
Material y Métodos.....	85
Resultados	90
Discusión.....	97

Capítulo VII: COEXISTENCIA DE UN GREMIO DE AVES CARROÑERAS EN UN SISTEMA INSULAR: CONSECUENCIAS PARA EL GUIRRE (*Neophron percnopterus*)

Resumen.....	104
Introducción.....	105
Material y Métodos.....	106
Resultados	113
Discusión.....	117

Capítulo VIII: CONTRADICCIONES EN LA CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS INSULARES: PLANTAS, HERBÍVOROS INTRODUCIDOS Y AVES CARROÑERAS EN LAS ISLAS CANARIAS

Resumen.....	123
Introducción.....	124
El escenario.....	124
Los actores.....	125
El conflicto.....	127

Capítulo IX: BIBLIOGRAFÍA..... 137

Capítulo X: SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

Síntesis.....	171
Conclusiones.....	174



Capítulo I: INTRODUCCIÓN GENERAL
INTRODUCCIÓN A LAS ISLAS
OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las islas oceánicas, en sentido amplio, (incluyendo islas continentales, fragmentos continentales y verdaderas islas oceánicas; Wallace, 1883) han excitado desde tiempos remotos la curiosidad y la imaginación de exploradores, naturalistas e investigadores (Darwin, 1859; Wallace, 1883). La investigación en ecosistemas insulares ha sido y sigue siendo vital para el avance de disciplinas como la biogeografía, la ecología o la evolución, ya que las islas son unidades discretas, internamente cuantificables, numerosas y variadas, cuya selección permite simplificar la complejidad del mundo natural, posibilitando el aislamiento de muchos procesos y fenómenos biológicos, algunos de ellos altamente complejos o difícilmente abordables en las amplias masas continentales (Diamond, 1975; 1978; Gorman, 1979; Williamson, 1981; Crowell, 1983; Schoener y Schoener, 1983; Whittaker, 1998).

La superficie de las islas es mucho menor que la que presentan los continentes, y tanto sus habitantes como sus recursos se encuentran estrictamente limitados por ineludibles barreras geográficas. La distancia que las separa de las masas continentales, en ocasiones de enorme magnitud, condicionan tanto las posibilidades de llegada de diferentes organismos, como el aislamiento al que dichos organismos se ven sometidos posteriormente. Por otro lado, características como la superficie, la orografía o la biota preexistente influenciarán decisivamente las posibilidades y oportunidades de un establecimiento exitoso. Así, la colonización de una isla es un proceso complejo y altamente improbable para la mayoría de los organismos.

En 1967 MacArthur y Wilson (1963, 1967) enuncian la Teoría del Equilibrio de la Biogeografía Insular (ETIB), poniendo de manifiesto los patrones de la distribución a gran escala de los organismos en sistemas insulares, y dotando por vez primera a la disciplina de la biogeografía de carácter cuantitativo así como de poder predictivo. Su mayor aportación, sin duda, fue explicar esos patrones de una manera sencilla sobre la base de los procesos ecológicos de extinción y establecimiento de poblaciones. Dos factores interaccionaban en dicho modelo dinámico para explicar la riqueza biológica de una isla: la distancia al continente (que determinará la tasa de inmigración) y el área (que condicionará la tasa de extinción). Desde principios de los 80, la teoría dinámica de biogeografía insular se estableció como el paradigma ecológico dominante en la biología de la conservación (Hanski y Simberloff, 1997).

Sin embargo, esta aproximación, si bien durante tres décadas llegó a ser directriz en la disciplina de la biogeografía, no siempre lograba explicar con éxito los patrones observados (ausencia de equilibrio, o que la extinción y colonización no necesariamente representan los procesos dominantes que determinan la ocurrencia de las especies en islas, Brown y Lomolino, 1998; Walter, 2004; Gilbert, 1980; Schoener and Spiller, 1987; Williamson, 1989), ni podía dar respuesta a otras cuestiones tales como la identidad de los organismos y qué otros procesos operarían tras la colonización (Rosenzweig, 1995). En el año 2000, Lomolino propone un nuevo

modelo, añadiendo a la ETIB una tercera dimensión, la especiación, además de considerar la capacidad de dispersión y los requerimientos de los organismos considerados. De este modo, la riqueza y singularidad de la biota insular derivaría de los condicionantes ecológicos de las islas y de las características inherentes a los organismos (Brown y Lomolino, 2000; Heaney, 2000). En este escenario, los diferentes procesos ecológicos y evolutivos a corto, medio y largo plazo, moldearán las comunidades insulares. Como una síntesis de las teorías de biogeografía insular y la teoría clásica metapoblacional (CMT, Levins, 1969), Ilkka Hanski propone una nueva aproximación (Hanski y Gilpin, 1991; Hanski y Simberloff, 1997) donde se omite, a diferencia de la ETIB, la existencia de una masa continental como población fuente hacia las islas, a cambio de una red de parches de características variables (a diferencia de la CMT) interconectados y separados por un espacio hostil. Se establece así una dinámica de tipo fuente sumidero entre los parches, ya que unos actuarían como donadores y otros como receptores, ocurriendo en cada uno de ellos una serie de procesos dependientes de factores tanto bióticos como abióticos que modelarán la estructura final de la metapoblación (Hanski, 2001).

Las islas oceánicas se caracterizan por presentar un menor número de especies, respecto a una misma área similar en el continente, hecho que ha sido explicado por distintos procesos ecológicos y competitivos no azarosos (Diamond, 1975; 1978), como una consecuencia directa del área (Simberloff, 1974; Haila et al., 1993) o través del relajamiento ecológico, heterogeneidad del hábitat, competencia interespecífica, o respuesta específica ante el área y el aislamiento (Case et al., 1979; Blondel, 1985; Martín et al., 1995). La diferente capacidad de dispersión (activa, pasiva o asistida) condiciona el hecho de que sólo una pequeña fracción de los organismos continentales alcanzará una isla. De entre estos, tan sólo una parte logrará satisfacer sus requerimientos ecológicos imprescindibles para una colonización exitosa. Derivado de lo anterior, en numerosas ocasiones las comunidades insulares se encuentran empobrecidas, es decir, carentes de determinados grupos taxonómicos, fenómeno que se conoce como "disarmonía" (Carlquist, 1974). El empobrecimiento y la disarmonía favorecen el hecho de que la competencia interespecífica resulte a priori menor en las islas que en el continente. La adaptación de las poblaciones al ambiente insular da lugar a una serie de patrones ecológicos y evolutivos muy claros, que se combinan en lo que se conoce como "síndrome insular" (Blondel, 1990; Blondel et al., 1988). Este síndrome incluye un aumento o compensación de densidad poblacional, permitiendo que en las islas se alcancen densidades muy superiores a las continentales (MacArthur, 1972; Cheylan, 1999) y una ampliación de nicho, incrementando así el rango de los recursos explotados (Abbott, 1980; Blondel, 1990). A más largo plazo, y dependientes de la ausencia de flujo genético con las poblaciones continentales, entran en escena los procesos evolutivos, tales como la especialización, cambios en la posición trófica (Cooper y Vitt, 2002), radiación adaptativa (James y Olson, 1983), cambios morfológicos (como los singulares patrones de enanismo o gigantismo, Carlquist, 1974; Sondaar, 1977), pérdida de las capacidades de dispersión (como las aves avoladoras, James y Olson, 1983), agresividad intraespecífica (Clough, 1972; Cheylan,

1999), defensiva o miedo a los depredadores (Alcover, 2004 y referencias allí), cambios en las relaciones ecológicas (Diamond, 1987; Alcover y McMinn, 1994) y especiación (Grant, 1998).

Pese a presentar un comparativamente menor número de especies, las islas oceánicas, y especial las más remotas y de mayor tamaño, se caracterizan por su riqueza en formas que no existen en ningún otro lugar, esto es, endémicas de esa isla o archipiélago, lo que las convierte en puntos calientes ("hot spots"), que contribuyen desmesuradamente a la biodiversidad global (Whittaker, 1998). Esta singularidad, unida al aislamiento y a los bajos tamaños poblacionales lleva asociada ineludiblemente una especial vulnerabilidad y, por tanto, una alta tasa de extinción (Diamond, 1984; Vitousek, 1988; Case et al., 1992; Frankham, 1998), especialmente acelerada tras la llegada de los colonizadores humanos (se estima que tras la colonización humana, han desaparecido 3,000 especies de aves y 200 especies de mamíferos de islas de todo el mundo, Steadman, 1995; Alcover et al., 1998). Una especie insular presenta una probabilidad de extinción en torno a 40 veces superior que una continental (Groombridge, 1992; Fernández-Palacios, 2004). Las causas últimas de estos eventos de extinción son múltiples y en ocasiones difícilmente concretables, pero en cualquier caso, se encuentran ligadas a la insularidad. Por una parte, las poblaciones que viven en islas tienen los riesgos de extinción inherentes a cualquier pequeña población sujeta a deterioro genético y a estocasticidad de tipo ambiental, demográfico o genético (Soulé, 1987). Junto con las poblaciones continentales, las islas oceánicas comparten la existencia de dinámicas de fuente-sumidero (desde el continente u otras islas) y de metapoblaciones, cuando se trata de poblaciones en archipiélagos. No obstante, las particularidades ligadas a las características anteriormente mencionadas del "síndrome insular" diferencian a las poblaciones de islas oceánicas de sus homólogas continentales. Como se ha descrito, el hecho de que la colonización resulte no azarosa, determina que las poblaciones de ambientes insulares presenten tanto adaptaciones locales como respuestas funcionales y numéricas bien singulares en cada caso. Por su parte, la estructura de gremios y comunidades está totalmente condicionada por las diferentes probabilidades de acceso de cada especie a la isla y a los recursos que se encuentran en ella (Alcover, 2004). Todo ello conforma escenarios totalmente diferentes de los que puedan encontrarse en los continentes con actores similares. Las estrategias de conservación subsiguientes necesariamente no pueden ser paralelas a las adoptadas en el continente.

Las aves de presa de larga vida son particularmente proclives a la extinción, en razón de su estrategia de vida conservadora (Newton 1979, Alcover y McMinn, 1994, White y Kiff, 2000). Siguiendo el patrón general arriba descrito, esta tendencia se exagera en las poblaciones que han colonizado las islas oceánicas. Así, y tal como se verá más detalladamente en el Capítulo III, grandes águilas, buitres y milanos han desaparecido o están desapareciendo rápidamente de buena parte de los archipiélagos e islas de Macaronesia y del Mediterráneo (Alcover y McMinn, 1994; Hille and Thiollay 2000). Dado el papel que las rapaces juegan como "especies bandera" y "especies paraguas" (Sergio et al., 2005), se está dedicando una gran

cantidad de esfuerzo y dinero a recuperar poblaciones insulares (ver Capítulo VIII). No obstante, el éxito de estos proyectos es sólo relativo (Buitre Negro Peñalara.). Esto nos lleva a pensar que existen cuestiones de fondo probablemente ligadas a los "síndromes" arriba descritos, que comprometen los programas de conservación no basados en información de calidad. Conviene recordar que la extinción de aves de presa, como la de otros organismos, en ambientes insulares no es un fenómeno nuevo a nivel evolutivo (aunque sí haya sido potenciado por el hombre). De hecho, la fauna actual de las islas es sólo un remanente de lo que existió en el pasado. El registro fósil nos habla de especies de aves de presa de gran tamaño que se extinguieron de numerosas islas de todo el mundo por razones por el momento desconocidas (Alcover y McMinn, 1994). Así pues, cualquier plan de conservación que pretenda ser efectivo necesitará considerar, más allá de la corrección de los factores negativos obvios que afecten a la población, aquellos aspectos ecológicos ligados a la insularidad (poblaciones aisladas, pequeños tamaños poblacionales, adaptaciones locales, pérdida de respuesta ante predadores, capacidad competitiva e inmunocompetencia, deterioro genético, susceptibilidad a contaminantes, cadenas tróficas, etc).

OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis doctoral pretende ser una aportación al conocimiento de la ecología y conservación de las especies de vertebrados, en particular aves de presa, que habitan ambientes insulares. Nuestra especie y población objeto de estudio ha sido el alimoche o guirre (*Neophron percnopterus*) en las islas orientales del archipiélago canario (ver Capítulo II para más detalles). La elección de esta población vino determinada por dos grupos de razones fundamentales. Por un lado, esta especie presenta poblaciones continentales e insulares en buena parte del Mediterráneo y Macaronesia, lo que la convierte en un objeto de estudio idóneo a la hora de abordar la existencia de adaptaciones y particularidades en poblaciones insulares en aves de presa de larga vida. Por otra parte, las poblaciones insulares de alimoche, y en particular las canarias, han sufrido durante el último siglo un proceso continuo de extinción (ver Donazar et al., 2002a,b, 2004). Todo ello lo convierte en un modelo idóneo a la hora de abordar problemas como los arriba señalados, ligados a la vulnerabilidad derivada de la insularidad y a su interacción con las actividades humanas.

Muy pocas investigaciones en biología de la conservación, tal vez ninguna, se gestan independientemente de las circunstancias externas o "ambientales" mediatizadas por los propios problemas de gestión que tienen que abordar las administraciones. En este sentido el guirre canario no es una excepción. Los conocimientos acerca de la situación de la población y de los factores que le estaban afectando comenzaron a generarse en 1998 y han dado lugar a lo largo de estos años a numerosas publicaciones científicas y divulgativas de carácter básicamente descriptivo y con una vertiente claramente aplicada. No obstante, el escenario que plantea la conservación de la población de guirres canarios mantiene identidades ecológicas con

otros escenarios descritos para otras poblaciones insulares de vertebrados, no necesariamente aves, y permiten aproximaciones científicas susceptibles de ser generalizadas y de ser, por tanto, de interés amplio en el campo de la ecología y conservación de especies y sistemas insulares. Esta Tesis Doctoral trata de seguir este camino mediante un esquema multidisciplinar, por otra parte, el único posible ante un problema complejo como el que nos ocupa. Así, los capítulos desarrollados se han beneficiado de la colaboración con físicos (Cap IV), geólogos (Cap V), veterinarios (Cap VI) y botánicos (Cap VIII), lo que ha permitido testificar hipótesis y realizar aproximaciones que de otro modo hubieran sido imposibles.

De todo lo anterior se puede derivar una única hipótesis general: las poblaciones de vertebrados, y en particular las aves de presa, en ambientes insulares presentan una alta probabilidad de desaparición, la cuál está estrechamente ligada a factores inherentes a la condición insular y otra serie de factores en íntima relación con los anteriores, inducidos por las actividades humanas. Por tanto, el objetivo general de esta tesis ha sido evidenciar la existencia de una mayor vulnerabilidad asociada a la insularidad e identificar los factores menos obvios, o menos conocidos, y sus posibles interrelaciones, que subyacen al declive y permanente amenaza de extinción de vertebrados en islas.

Esta Tesis ha sido estructurada en capítulos que guardan una cierta independencia entre ellos dado que cada uno está muy enfocado al planteamiento y testificación de hipótesis concretas y sus predicciones. No obstante, y como es lógico, todos estos capítulos forman parte de un planteamiento común con líneas de investigación interrelacionadas. Es por ello que nuestro segundo capítulo está dedicado a la exposición de los elementos comunes desde el punto de vista de la metodología de trabajo, en particular la especie y área de estudio y los métodos generales comunes a todas las líneas de trabajo seguidas. A partir de ahí los seis capítulos que conforman el grueso del trabajo se pueden estructurar en tres líneas fundamentales.

La primera de ellas, correspondiente al tercer capítulo, plantea un marco biogeográfico general para tratar de analizar en profundidad cuáles son los factores que influyen tanto en la riqueza, como en los patrones de colonización y extinción de vertebrados en islas y, en concreto, de las rapaces (Accipitriformes y Falconiformes) en distintos archipiélagos de las regiones macaronésica y mediterránea. Ciñéndonos al marco concreto de nuestra especie objeto de estudio, y dado que nuestros análisis inciden particularmente en el efecto de las estrategias de vida de las especies y en los condicionantes derivados de la existencia y características de las poblaciones continentales, podremos responder a la pregunta general acerca de por qué encontramos poblaciones de alimoche en las Islas de Macaronesia y del Mediterráneo y qué factores pueden explicar el destino que parece común a todas estas poblaciones hacia la extinción.

La segunda línea de trabajo reúne a los tres siguientes capítulos. En ellos se lleva a cabo una aproximación a la demografía y a los factores limitantes que pueden estar operando sobre ella. En primer lugar, y a partir de los datos de seguimiento de la población recopilados

hasta 2002, hemos realizado un análisis de viabilidad de la población, a fin de determinar sus probabilidades de supervivencia a largo plazo y discernir cuáles eran los parámetros demográficos más influyentes en la alta probabilidad de extinción inherente a esta población. A partir de ahí hemos pasado en los dos siguientes capítulos a examinar en profundidad el efecto de los factores o grupos de factores limitantes. A este respecto, y dado que una Tesis Doctoral debe, a nuestro entender, tratar de abordar cuestiones de interés que plantean preguntas abiertas y aún no resueltas, hemos optado por centrarnos en dos aspectos menos conocidos y muy ligados a la insularidad de esta población de guirres, pero que pueden ser comunes a otras especies y poblaciones de vertebrados insulares: la incidencia de patógenos y el efecto de la contaminación por plomo. Por esta misma razón no hemos profundizado en otros factores limitantes ya bien conocidos, como la mortalidad causada por actividades humanas directas (ver Donazar et al., 2002b; Gangoso y Palacios, 2002; Gangoso y Trujillano, 2005), y que, aunque son indudablemente importantes a la hora de explicar las tendencias de población observadas, no resultan adecuados, en nuestra opinión, para constituir una línea de trabajo diferenciada dentro de una Tesis Doctoral, dado que su enfoque necesariamente debería ser muy descriptivo.

La tercera y última línea de trabajo engloba los dos capítulos finales, los cuales abordan la ecología y conservación de la población objeto de estudio desde dos puntos de vista "supra-específicos", que podríamos asimilar respectivamente al nivel de gremio y ecosistema. El guirre en Fuerteventura comparte la explotación de los recursos con otras especies de aves también endémicas: el ratonero (*Buteo buteo insularum*) y el cuervo (*Corvus corax canariensis*). Este escenario, gremios simples con especies que se solapan ampliamente en sus nichos, es común a muchos sistemas insulares y plantea preguntas ecológicas de interés, teniendo gran importancia también desde el punto de vista de la conservación. La Tesis finaliza con una visión a mayor escala, con un capítulo que aborda el problema de la conservación del guirre y del gremio de aves endémicas carroñeras de Macaronesia y el Mediterráneo en un contexto de manejo del ecosistema y sus componentes y también en un contexto social desde el punto de vista humano. Parece cada vez más claro que la conservación de las especies no puede ser desligada del ambiente donde viven y de los procesos ecológicos en que se ven envueltas, pero tampoco de los intereses humanos (Graham, 1990; Goldingay et al., 1997; Gangoso et al., 2005).

Capítulo II: MARCO DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

MARCO DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

Área de estudio

El archipiélago canario (13°23'–18°8' W, 27°37'–29°24' N) se sitúa en el Noreste del océano Atlántico, e incluye siete islas principales (La Palma, El Hierro, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria, Lanzarote y Fuerteventura), cuatro islas menores o islotes (Lobos, Graciosa, Montaña Clara y Alegranza) y varios roques (Figura 1). De origen volcánico, el archipiélago presenta una antigüedad que se sitúa entre 1 y 20 millones de años, en el caso del Hierro y Fuerteventura, respectivamente (Coello et al., 1992; Ancochea et al., 1996; Juan et al., 2000). Además de respecto a la edad, las Islas Canarias presentan una enorme variabilidad en cuanto al área (2,034 Km² de Tenerife frente a los 269 Km² del Hierro), altitud (3,718m de Tenerife frente a 600 de Lanzarote) y distancia al continente (100 Km desde Fuerteventura y 400 desde La Palma) (Fernández-Palacios y Martín Esquivel, 2001). Junto con otros archipiélagos macaronésicos (Cabo Verde, Azores, Madeira y Salvajes), forman parte de la región Mediterránea, considerada como un importante punto caliente de biodiversidad (Médail y Quézel, 1999). El 28% de las 13,000 especies de fauna y flora canarias son endémicas, siendo la tasa de endemismos por área una de las mayores en el mundo (Humphries, 1979; Beltrán et al., 1999; Juan et al., 2000; Fernández-Palacios y Días, 2001; Izquierdo et al., 2001). En lo referente a la singularidad de los vertebrados nativos del archipiélago, destaca el grupo de los reptiles. Todos ellos, 7 especies de lacértidos (con 6 subespecies), 3 escíncidos (con 4 subespecies) y 4 gecónidos (2 subespecies), tienen carácter endémico. El grupo de los mamíferos endémicos incluye 2 musarañas y siete murciélagos. En cuanto a las aves, aún siendo el grupo mayoritario (69 especies nativas, excluyendo a los taxones introducidos), su porcentaje de endemidad es relativamente bajo, contando con 5 especies endémicas (7.24%). Sin embargo, el número de subespecies endémicas es mayor, con un total de 32 restringidas a una o más islas, además de 3 endemismos macaronésicos (Delgado, 2001).

Las islas orientales del archipiélago canario (Fuerteventura y Lanzarote) comparten características ecológicas similares, habiendo permanecido unidas hasta hace sólo 12,000 años (Delgado, 2001), mientras que el resto de las islas presentan condiciones de mayor humedad, lo que favorece la existencia de una mayor variedad de ecosistemas. Fuerteventura (1662 km²) es la isla más al este del archipiélago y la más cercana al continente africano (100 km). La altitud media es baja, con algunas montañas que alcanzan los 600-800 m.s.n.m. (Criado, 1991). El clima es extremadamente seco, con un promedio de 105 mm de lluvia anual. La aridez es favorecida por los fuertes vientos de componente norte-noreste (alisios). El paisaje, dominado por un relieve suave, presenta amplios llanos pedregosos y tableros, zonas de dunas arenosas o jables y malpaíses. En la isla aún permanecen algunos conos volcánicos y macizos o cuchilletos con cortados de altura variable. También son numerosos los barrancos, algunos de

dimensiones considerables. Un istmo arenoso une el área principal de Fuerteventura con la península de Jandía, en la zona sur.

Aunque no existe una total certidumbre acerca del origen y fecha de llegada de los primeros pobladores a Canarias, actualmente está mayoritariamente aceptada una cronología relativamente tardía, no anterior a 600 a.C. El primer poblamiento estuvo protagonizado por protobereberes o líbicos, procedentes de una o varias zonas del marco comprendido entre el Mediterráneo, costa atlántica y desierto del Sáhara (Macías, 1995; Cabrera, 1996, 2001). En ese momento se inicia la transformación de un ecosistema originado tras una evolución de miles de años, completamente ajena a la intervención humana. Comenzaron así las prácticas cinegéticas y recolectoras en las islas, acompañadas de la introducción de algunas especies domésticas como los rebaños de cabras (*Capra hircus*) y ovejas (*Ovis aries*), además de perros y gatos, o la introducción de especies vegetales para su cultivo (Cabrera, 1996, 2001). En yacimientos recientes, se han hallado restos de lagartos gigantes (*Gallotia Goliat*, y *G. máxima*), varias especies de palomas (*Columba sp.*), pardelas cenicienta (*Calonectris diomedea*), o la recientemente descrita *Puffinus olsoni* (Rando y Perera, 1994), cernícalo (*Falco tinnunculus*), codorniz (*Coturnix sp.*), estrigiformes y córvidos, y más recientemente en las islas occidentales, mamíferos extinguidos hace siglos como ratas gigantes (*Canariomys bravoii* y *tamarani*, López y López, 1992). Las actividades humanas aceleraron la degradación de los sistemas insulares alterando las formaciones vegetales originales (bosques termófilos en las islas occidentales), deforestadas principalmente por sobrepastoreo y explotación para leña y agricultura.

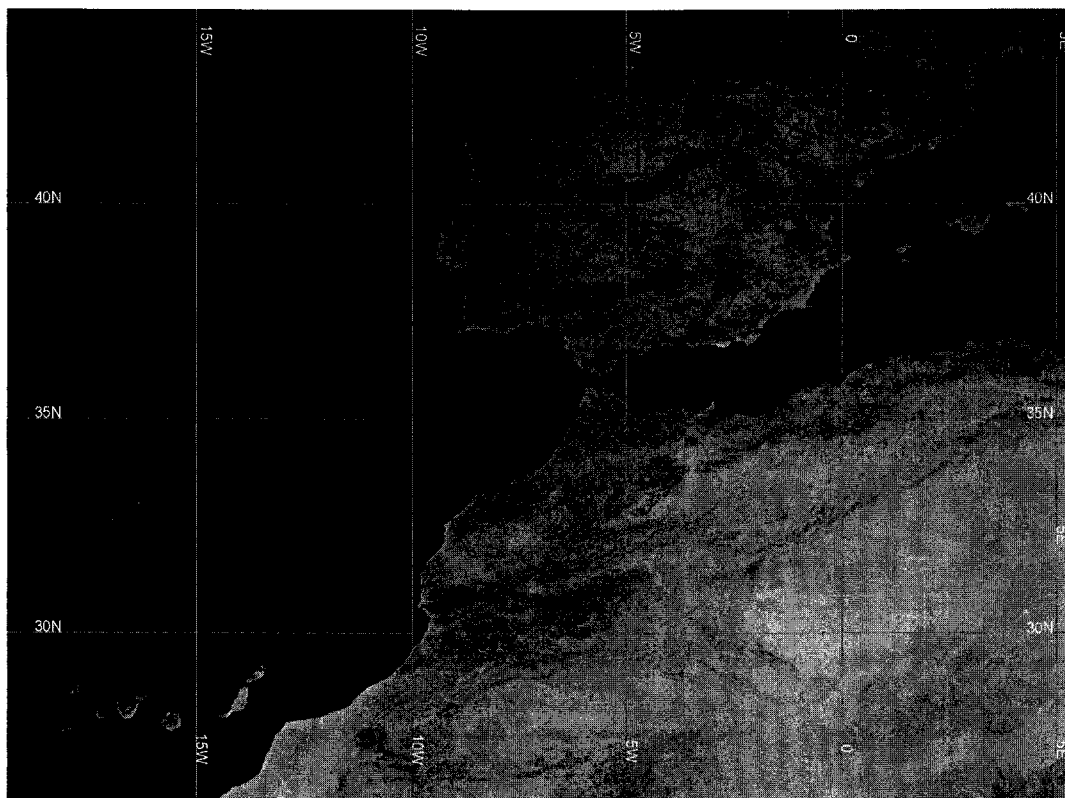
En el caso de las islas orientales, el efecto fue mucho más acusado, debido a que las condiciones climáticas dificultaban la regeneración de la vegetación afectada. La colonización europea no tuvo lugar hasta el siglo XV, y con ella y la implantación de un nuevo modelo económico mercantilista, profundos cambios en el ecosistema. La evolución de las poblaciones y la instauración de una nueva cultura difirió marcadamente entre islas. En cuanto al paisaje, los primeros testimonios de los colonizadores europeos describen aún extensas y espesas formaciones boscosas en las islas occidentales. Las islas orientales, en cambio, presentaban ya un aspecto más degradado, debido principalmente a la intensa actividad ganadera. Los europeos mencionan la existencia de hasta 60,000 cabras en Fuerteventura en el momento de la conquista (Cabrera, 1996; 2001). Se introducen cultivos de cereales, vid, hortalizas y frutales, y a finales del siglo XV, la caña de azúcar procedente de Madeira para su exportación (Marrero y Capote, 2001). Los europeos introdujeron diversas especies de mamíferos, principalmente con fines cinegéticos. Durante el siglo XV, los conejos (*Oryctolagus cuniculus*) fueron soltados en todas las islas del archipiélago, encontrándose hoy grandes poblaciones en hábitats óptimos (Cabrera, 1997). Ratones (*Mus domesticus*), ratas (*Rattus rattus*), perros y gatos fueron así mismo liberados en todas las islas. También se introdujeron entonces varias especies de aves con fines cinegéticos como las perdices moruna y roja (*Alectoris barbara* y *A. rufa*), aunque este hecho ha sido recientemente cuestionado (Martín, 1987). Posteriormente (siglos XVI y

XVII) llegaron los cultivos de patata y maíz originarios de América. El comercio de tintes tuvo gran importancia, recolectándose de forma masiva la orchilla (*Roccella spp.*), y a mediados del siglo XIX, la cochinilla (*Dactylopius coccus*) y un parásito del nopal, introducido desde Centroamérica. En 1892, el erizo moruno (*Erinaceus algirus*) fue introducido en Fuerteventura procedente de Marruecos, habiendo colonizado ya Lanzarote, Tenerife y Gran Canaria (Hutterer, 1983). Los cultivos de plátano y tomate, hoy mayoritarios en el archipiélago, se afianzaron en los siglos XIX y XX. También en esa época fueron introducidos el muflón (*Ovis orientalis*) en Tenerife y el arruí (*Ammotragus lervia*) en La Palma. La Ardilla moruna, nativa del norte de África, fue introducida en Fuerteventura en 1967. En la actualidad, esta especie ocupa la totalidad de la isla (Machado, 1979).

En cuanto a la fauna actual de Canarias, de los 123 vertebrados silvestres o asilvestrados que habitan el archipiélago, 83 son nativos (64.47%, de los cuales, 17 son endémicos), 7 tienen un origen controvertido (5.69%) y 33 (26.82%) son introducidos (Rodríguez Luengo, 2001).

En la actualidad, la población humana del archipiélago supera el millón y medio de personas, a los que habría que sumar los más de diez millones de turistas que visitan Canarias cada año (García et al., 2001; Santana, 2001). El número de plazas hoteleras en 1998 fue de 57,536 en Lanzarote, 34,296 en Fuerteventura, 142,856 en Gran Canaria, 116,345 en Tenerife, 4,750 en La Gomera, 7,624 en La Palma y 971 en el Hierro (Santana, 2001), pero sin duda, estas cifras deben de ser mucho mayores en la actualidad. A pesar de su extensión (la segunda después de Tenerife), Fuerteventura es una de las islas menos poblada del archipiélago (aproximadamente 30 personas/Km², Morales y Hernández, 1999). Sin embargo, su tasa de crecimiento en los últimos años ha superado todas las estimaciones. A principios de los 90 Fuerteventura contaba con 37,000 habitantes, pasando a superar los 100,000 en 2004 (Instituto Canario de Estadística, ISTAC).

Figura 1. Situación del archipiélago canario ($13^{\circ}23' - 18^{\circ}8' W$, $27^{\circ}37' - 29^{\circ}24' N$). Fuerteventura es la isla más cercana al continente africano (100 km).



La especie y población objeto de estudio: el alimoche canario

Las islas Canarias estaban habitadas en el último siglo por ocho especies de aves rapaces diurnas (Milano real *Milvus milvus*, Alimoche *Neophron percnopterus*, Águila pescadora *Pandion haliaetus*, Busardo ratonero *Buteo buteo*, Gavilán *Accipiter nisus*, Cernícalo vulgar *Falco tinninulus*, Halcón de Berbería *Falco pelegrinoides*, Halcón de eleonor *Falco eleonora*) y dos nocturnas (Lechuza común *Tyto alba* y Búho chico *Asio otus*). Se han descrito un total de 11 subespecies, 5 de ellas endémicas de las Islas Canarias y 2 endémicas de la región macaronésica, la mayoría de las cuales han pasado o pasan actualmente por situaciones desfavorables desde el punto de vista de la conservación, bien a nivel de alguna de las islas o en el conjunto del archipiélago (Martín y Lorenzo, 2001). El ejemplo más gráfico es sin duda el del Milano real, que pasó de ser un ave muy abundante en las islas occidentales en el pasado (Meade-Waldo, 1893; Bannerman, 1912, 1963) a desaparecer completamente en el transcurso de pocas décadas (Martín, 1987; Martín y Lorenzo, 2001) considerándose actualmente totalmente extinguida en el archipiélago.

El Alimoche es el más pequeño de los buitres europeos y uno de los más oportunistas, pues se alimenta tanto de carroñas como de basuras domésticas, excrementos, insectos y huevos, llegando incluso a cazar pequeños animales. Del tipo faunístico indo-africano, la especie está presente tanto en la región circum-mediterránea (S de Europa y N de África),

África sub-sahariana, Oriente Medio y regiones áridas de Asia Central e India. La especie presenta numerosas poblaciones insulares: Mallorca, Menorca y Sicilia en el Mediterráneo, Socotra y Masira en el Mar Árabe, y en archipiélagos del Atlántico oriental de Canarias y Cabo Verde. Pese a ser un ave típicamente migradora, invernante en la región del Sahel, las poblaciones insulares son aparentemente sedentarias (Cramp y Simmons, 1980; Del Hoyo et al., 1994).

Cría en casi toda la Península Ibérica, a excepción de las provincias más áridas del Levante o las menos abruptas de ambas Castillas. La población ibérica fue estimada en el año 2000 en unas 1,600 parejas (Censo inédito coordinado por la Sociedad Española de Ornitología). En el resto del continente su presencia es escasa, albergando España aproximadamente los dos tercios de su población europea (Perea et al., 1990, Donázar, 1993). En África es una especie típica de las zonas áridas, distribuyéndose desde Marruecos y Egipto hasta Sudán y Kenia (Brown et al., 1982). Las poblaciones de alimoche en el Paleártico occidental han disminuido considerablemente. En la Península Ibérica se estima que se han perdido un 30% de los territorios ocupados en el periodo 1980-2000. Las poblaciones insulares han experimentado un profundo declive, habiendo desaparecido por completo de las islas mediterráneas de Creta, Chipre y Malta (Levy, 1996). La especie fue abundante en los archipiélagos de la región Macaronésica, pero descendió bruscamente a partir de la segunda mitad del siglo XX (Bannerman, 1963; Bannerman y Bannerman, 1968), limitándose actualmente su distribución a Canarias y Cabo Verde, considerándose accidental en Azores y Madeira (Martín, 1987).

En el Archipiélago canario se conoce a esta ave con el nombre vernáculo de guirre, donde es la única rapaz estrictamente carroñera de toda su ornitofauna. La población canaria de alimoche ha sido recientemente descrita como una nueva subespecie (*N. p. majorensis*; Donázar et al., 2002a) sobre la base de diferencias morfológicas y genéticas con las otras subespecies previamente descritas (*N.p. percnopterus* y *N.p. ginginianus*). En el pasado, el guirre fue considerada como una de las especies más abundantes del archipiélago (Meade-Waldo, 1893; Lack y Southern, 1949; Bannerman, 1963). Su población más numerosa era la de Gran Canaria y, en menor medida, la de Tenerife, mientras que en Fuerteventura y Lanzarote se consideraba común, aunque sin llegar a tan altas densidades. En La Gomera se citaba como escaso y en el pasado quizá pudo haber existido en El Hierro y La Palma, como sugiere la existencia de topónimos (Martín, 1987; Delgado, 1993). A partir de mediados de siglo, el guirre entró en un pronunciado declive en la mayor parte de las islas. Extinto rápidamente de La Gomera hacia 1955, en los años ochenta quedaban menos de cinco ejemplares en Gran Canaria, hoy desaparecidos (Martín, 1987). En Tenerife el último nacimiento de un pollo se constató en 1979, observándose la última pareja en Teno Alto en 1985 y el último ejemplar en 1988 (Delgado et al., 1988).

Hasta los años 80 nunca se hicieron censos de esta especie, y mucho menos estudios sobre algún aspecto concreto de su biología. Martín (1987) fue el primero en ofrecer unas cifras

estimativas respecto a la población canaria. En su estudio, este autor situó entre 22 y 33 las parejas que criaban en 1985 en Canarias, de las que entre 20 y 30 lo harían en Fuerteventura. El segundo intento de cuantificar la población de esta ave en Canarias, hasta entonces el único basado en un intenso método de prospección en el campo, fue realizado en 1987/88, a cargo del Museo Insular de Ciencias Naturales (Delgado et al., 1988), el cual sólo fue parcialmente publicado (Delgado et al., 1990). Según este trabajo, la población mayorera estaría limitada entonces a 26-31 parejas, a las que se sumarían las 2-3 distribuidas entre Lanzarote y Alegranza. En 1998, por parte del Cabildo Insular, se llevó a cabo un censo de la especie en Fuerteventura registrándose 20 parejas a las que habría que sumar una o dos parejas más en Lanzarote e islotes aledaños. Sin embargo, nuestro actual conocimiento del territorio, apoyado en encuestas realizadas a naturalistas y ganaderos, nos permite asegurar que esta estimación poblacional se hizo a la baja.

Las causas del catastrófico hundimiento de las poblaciones insulares de alimoche han estado sujetas a especulación. En principio, se han achacado a los radicales cambios producidos en la economía canaria tales como industrialización, desarrollo turístico, aumento de la población humana e infraestructuras, y reducción de la ganadería extensiva tradicional. Además, en los años 50 y 60 se emplearon grandes cantidades de pesticidas, principalmente y de una manera masiva en la lucha contra las plagas de langosta, *Schistocerca gregaria*. Es creencia popular que el declive de los guirres está asociado tanto a las fumigaciones como a la colocación masiva de cebos envenenados, en las que se basaron los tratamientos contra las plagas. El conocimiento acerca de las causas reales del declive del guirre en Canarias se ha incrementado mucho en los últimos años, gracias a la investigación que la Estación Biológica de Doñana viene llevando a cabo con esta población desde 1999 en la isla de Fuerteventura, en la cual se enmarca esta tesis doctoral. Así, en 1999 comienzan las relaciones con las administraciones locales, que se traducen en sucesivos convenios de colaboración, primero con el Cabildo Insular de Fuerteventura (1999-2001) y después con la Viceconsejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias (2001-2002). Posteriormente, en 2003 también participó la administración estatal, a través de un convenio de colaboración con el Ministerio de Medio Ambiente. Esas primeras investigaciones pusieron de manifiesto la singularidad de la población, mediante los primeros análisis morfométricos y genéticos, describiendo a los guirres de Canarias como una subespecie endémica (ver arriba). Así mismo, estos estudios arrojaron luz sobre los factores que incidían negativamente sobre la ya maltrecha población de guirres en el archipiélago. Actualmente se sabe que uno de los principales factores limitantes de la población es la elevada mortalidad no natural asociada a actividades humanas. Los accidentes en líneas eléctricas, tanto electrocución, colisión o enganche (Donázar et al., 2002b; Gangoso y Palacios, 2002), y la ingestión de cebos envenenados (Gangoso y Trujillano, 2004) son la causa de la mayoría de los casos detectados. De manera algo más sutil, pero también en relación con las actividades humanas, otros factores estaban actuando, como la exposición a contaminantes (metales pesados). Finalmente, y

asociado al pequeño tamaño de la población, se puso de manifiesto la existencia de una baja variabilidad genética y posible endogamia (Donázar et al., 2002b; Kretzman et al., 2003).

Esta situación ha llevado a que el guirre sea declarado como "En Peligro Crítico" en las Islas Canarias (Donázar, 2004). El Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias (Decreto 151/2001 de 23 de julio) también lo ha clasificado recientemente como "En Peligro" (anteriormente era considerado como "En Peligro" para la población de Lanzarote, y "Vulnerable" para la de Fuerteventura) (Martín et al., 1990). Por su parte, Bird Life International le da la valoración SPEC 3, "En Peligro" (Tucker y Heath, 1990).

Métodología general

Seguimiento de la población.

El seguimiento de cualquier población de una especie amenazada es el paso básico que permite obtener información imprescindible para diagnosticar el estado de dicha población, así como el punto de partida para abordar aproximaciones demográficas más complejas en el futuro. La población de guirres de Fuerteventura ha sido objeto de un monitoreo intensivo desde 1999 por parte de la Estación Biológica de Doñana, por lo que actualmente se dispone de gran cantidad de información extremadamente valiosa sobre su evolución, estado de conservación y singularidad. A continuación se resume brevemente la metodología empleada, si bien, en cada capítulo se detallarán los métodos específicos utilizados en cada caso. Todas las investigaciones realizadas que se exponen en los capítulos siguientes se basan en la información obtenida mediante el seguimiento intensivo de la población. Las tareas realizadas en este periodo comprenden, en líneas generales, la captura y marcaje de individuos, obtención de muestras, controles sistemáticos de los individuos marcados tanto en zonas de alimentación como de agregación nocturna y seguimiento de la reproducción.

¿ Captura y marcaje de individuos

El marcaje de individuos es el requisito indispensable para identificar individualmente a los ejemplares, así como para obtener información de los mismos, tanto de aspectos biométricos, como genéticos, estado de salud y bioquímicos. La captura de guirres inmaduros y adultos se ha realizado con redes de cañón. En nuestro caso se utilizan dos redes, de tamaño aproximado de 15 x 10 m y 8 x 6 m, impulsadas por 3 y 2 cañones que se activan con pólvora negra y que son enterrados a fin de ocultarlos. Esta metodología ha sido ampliamente utilizada en estudios sobre aves de presa desde hace décadas (Giron et al., 1987) y se considera la más adecuada para capturar gran número de ejemplares de especies gregarias con un mínimo riesgo. Los trampeos se han realizado en la práctica totalidad de la isla y en distintas épocas del año. Adicionalmente, se accedió a todos los nidos de guirre localizados, salvo excepciones de extrema dificultad, para anillar y obtener muestras de los pollos volantones de cada cohorte.

Cada uno de los individuos se marcó con una anilla de plástico amarillo con código alfanumérico de lectura vertical y una anilla metálica convencional. Hasta el momento se ha logrado marcar a un elevado porcentaje de la población, un total de 99 individuos capturados (42 fueron recapturados) y 107 pollos (desde 1998), lo que supone más del 80% de la población. Adicionalmente, 51 ejemplares fueron equipados con radioemisores de telemetría convencional, con pesos aproximados de 30 y 60 g, y duraciones previstas de 2 y 6 años respectivamente. Los emisores fueron colocados mediante arneses siguiendo las técnicas convencionales al respecto (Kenward, 1987). La finalidad principal de los radioemisores es obtener información acerca del uso del espacio y de la mortalidad y sus causas.

Esta intensa labor de marcaje ha permitido obtener información muy valiosa para el desarrollo de aproximaciones demográficas y comportamentales complejas, referentes a la dinámica de la población, estructura de edades, edad de la primera reproducción, movimientos dentro de la isla y entre islas, y estimas de supervivencia, entre otras que se detallarán en el transcurso de esta tesis.

ς Obtención de datos biométricos

A cada individuo se le hicieron las siguientes mediciones, las tres primeras mediante un calibre de precisión (0.1 mm) y las tres siguientes con reglas metálicas con y sin tope de 50 cm:

Pico culmen: longitud (en mm) desde el extremo distal del pico hasta el extremo distal de la cera.

Pico cera: longitud (en mm) desde el extremo distal del pico hasta el extremo proximal de la cera.

Tarso: Longitud (en mm) desde la articulación del tarso con la tibia hasta la articulación del tarso y del dedo medio.

Ala plegada: Longitud (en mm) desde el codo hasta el extremo de las primarias.

Séptima primaria: Longitud (en mm) desde el nacimiento de la pluma hasta su extremo.

Cola: Longitud (en mm) desde el nacimiento de la pluma rectriz central hasta su extremo.

Además, se procedió a pesar a cada individuo con pesolas de 2,5 kg y precisión de 20 g. Por último, se examinó el estado de muda de cada ejemplar en plumas primarias, secundarias y rectrices.

ς Extracción y almacenado de muestras de sangre

A cada uno de los individuos capturados, se le extrajo una muestra de sangre de unos 5 ml de la vena braquial. Unas gotas se incluyeron en tubos eppendorff de 2 ml con etanol puro con el fin de ser utilizadas para la extracción de ADN y proceder a su sexado mediante técnicas moleculares (Ellegren, 1996). Una gota era destinada a la extensión sobre un portaobjetos,

fijándose con alcohol de 96° para el posterior análisis hematológico. Se conservaron 0,6 ml en EDTA 0,5 M para el análisis microbiológico. El resto de la sangre se almacenó momentáneamente en un tubo heparinizado. A partir de esta muestra se hicieron dos alicuotas de 1 ml de sangre entera en sendos tubos eppendorff que fueron destinadas a análisis de metales pesados. El resto de la sangre se centrifugó a 3.000 r.p.m. para separar el plasma de las células. El sobrenadante se separó en dos alicuotas similares. Todas las muestras de sangre entera y plasma fueron inmediatamente congeladas a -20°C. Las muestras de plasma fueron utilizadas para la determinación de proteínas plasmáticas mediante electroforesis.

ζ Control de individuos anillados

De manera continuada se han realizado controles de los individuos marcados con anillas plásticas, tanto en dormideros comunales como en el muladar. Es bien conocido que los alimoches forman dormideros comunales que llegan a agrupar a cientos de individuos (véase Cramp y Simmons, 1980; Donázar et al., 1996). Esto se produce también en Fuerteventura, hecho que fue descrito en el año 2000 (Donázar et al., 2002b). El dormidero principal está ubicado en la línea eléctrica de alta tensión de 66 Kv, en su tramo central de la isla, el cual puede reunir casi un centenar de individuos en 25 apoyos consecutivos. Además, se localizaron otros cinco dormideros de menor entidad situados en tramos de esta misma línea eléctrica en otras zonas de la isla, con un número variable de guirres. Dos dormideros adicionales fueron localizados en tendidos de media y baja tensión respectivamente, utilizados por un bajo número de ejemplares. Finalmente, se detectó un dormidero en roca ubicado en un cortado en la zona central de la isla. Por último, en Fuerteventura se ha podido constatar la aparición de zonas de agregación temporales, "bares", generalmente situadas en cortados montañosos, que pueden llegar a reunir hasta 30 individuos de distintas edades. Curiosamente, estas agregaciones se mantienen durante todo el día. Todos los dormideros de guirre localizados han venido siendo controlados al menos una vez por semana a través de censos. En ellos se registraron tanto el número total de individuos, como el de adultos, jóvenes y subadultos (véase Donázar et al., 1996). Las observaciones se realizan a distancia desde el vehículo con ayuda de telescopios 20-60x. En el caso del dormidero principal, además de la información básica relativa a número de individuos presentes y frecuencias de las distintas clases de edad, se están recopilando datos acerca de la segregación individual entre dormideros, dentro del dormidero y dentro de los apoyos (posición final en la torreta), anotando en cada caso en una ficha particular el número de individuos, su edad, posición que ocupa en el apoyo, y posibles interacciones dentro del mismo. Para ello se eligieron 25 apoyos consecutivos, donde se agrupa la mayor parte de los individuos. Se diseñó una ficha especial, donde fueron identificadas y caracterizadas las posibles posiciones que ocupan los guirres dentro de cada apoyo. Adicionalmente, se recogieron egagrópilas bajo algunos de los apoyos más utilizados para el análisis de su contenido (estudio de la dieta) y de rayos X (búsqueda de esquirlas de plomo) antes y después de la temporada de caza en la isla.

El muladar o "comedero" más importante de Fuerteventura está ubicado en la zona central de la isla, muy cercano al dormitorio principal. En él, los operarios del Departamento de Medio Ambiente en la isla depositan dos veces en semana restos del matadero insular y de las carnicerías y supermercados. Además, ganaderos locales depositan allí sus reses muertas para ser consumidas por los guirres y otras aves carroñeras. En ese lugar se ha construido un pequeño refugio de piedra o hide desde donde observar a las aves sin ocasionarles molestias innecesarias, ya que se entra en él antes del amanecer y se sale cuando ya ha anochecido. Las observaciones se realizan dos veces por semana mediante telescopios 20-60x y binoculares para determinar el número de individuos presentes y su actividad. Se realizan recuentos cada 15 minutos, registrando en una grabadora el número total de guirres y otras especies como buteos (*Buteo buteo insularum*), cuervos (*Corvus corax canariensis*) o gaviotas (*Larus michaelis atlantis*) presentes, identificando a todos los guirres marcados con anillas plásticas.

ς *Control de individuos radiomarcados*

El estudio del área de influencia de los guirres en Fuerteventura entronca directamente con aspectos muy aplicados como la gestión de los hábitats y del territorio (ver revisión en White y Garrot, 1990). En nuestro caso, a nivel general, los objetivos del radiomarcaje han sido, por un lado, conocer qué áreas de la isla eran utilizadas fundamentalmente por los guirres para la búsqueda del alimento y qué fuentes de alimento (asociadas al hábitat) eran más utilizadas, y por otro lado, esta técnica se empleó para determinar las tasas de mortalidad y sus causas. Se estudió la variabilidad individual con relación a la edad del ave (adultos e inmaduros) y el tiempo (estación reproductora frente a estación no reproductora). El seguimiento de los individuos equipados con radioemisores de telemetría convencional se llevó a cabo empleando receptores y antenas direccionales. Los procedimientos de localización y determinación de la dirección de las señales han sido los habituales en este tipo de estudios (véase Kenward, 1987). Se eligieron tres zonas estratégicamente situadas y con altura suficiente para poder abarcar la práctica totalidad de la superficie insular. En cada uno de esos puntos se realizaron barridos de todas las frecuencias durante cinco horas, registrando todas las localizaciones. Paralelamente y una vez por semana se efectuaban controles en las proximidades del dormitorio principal de la especie.

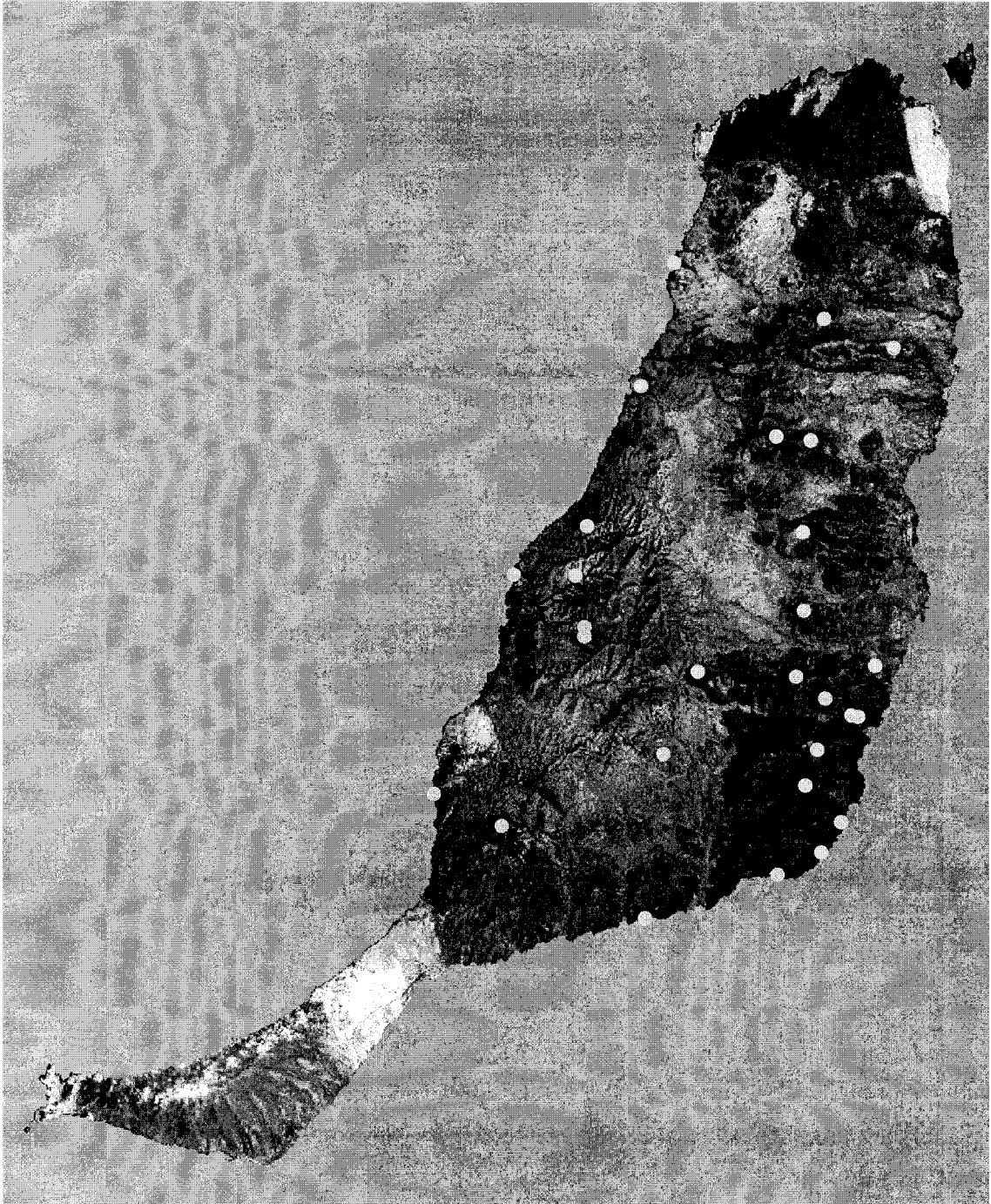
ς *Control de territorios de nidificación*

La práctica totalidad de la superficie de las islas de Fuerteventura y Lanzarote fue prospectada al inicio de la temporada de reproducción (febrero-marzo) para localizar los territorios de nidificación de guirre y de otras especies como ratoneros y cuervos. Se dedicó un gran esfuerzo a esta actividad, recorriendo a pie gran parte de las islas. Se realizaron esperas en distintos puntos estratégicos para detectar la presencia de adultos de guirre en la zona, y poder comprobar la presencia de parejas reproductoras. También se recorrió la costa, bien a pie, bien en barca, en aquellos lugares con difícil acceso. No se descartó ningún lugar, salvo los

pueblos e inmediaciones, ya que era bien conocido que los guirres utilizaban emplazamientos muy diversos, principalmente cuevas u oquedades en cortados, barrancos, acantilados marinos, pero también laderas poco o nada abruptas e incluso directamente en el suelo (Gangoso y Palacios, 2005). Los nidos antiguos conocidos de guirre fueron revisados en cada temporada ante la posibilidad de recolonización. Así, se ha podido localizar la práctica totalidad de territorios activos cada año, los cuales se ubican preferentemente en la zona central de la isla (Fig. II). Esto ha permitido verificar posibles tendencias interanuales y registrar de manera precisa los parámetros reproductivos necesarios para abordar aproximaciones demográficas más complejas. Se prestó especial atención a esta actividad, realizando las visitas necesarias a cada uno de ellos para determinar la presencia de adultos reproductores, su identidad (lectura de las anillas de plástico, si las portaban), la realización de la puesta, el éxito de la misma (en edades tempranas de los pollos) y el éxito final del intento reproductor, determinando el número de pollos existente en cada nido. En cada visita se registra minuciosamente el número y la actividad de los guirres y otras aves, así como las interacciones que se observaron entre ellos. La denominación de los parámetros reproductores y sus estimas se realizó según Cheylan (1981):

- ☛ Porcentaje de parejas que inicia la reproducción: $\frac{\text{n}^\circ \text{ de parejas que inician la reproducción (que incuban)}}{\text{n}^\circ \text{ de parejas controladas}} \times 100$
- ☛ Porcentaje de éxito de la puesta: $\frac{\text{n}^\circ \text{ de parejas que sacan pollo}}{\text{n}^\circ \text{ de parejas que incuban}} \times 100$.
- ☛ Porcentaje de parejas con éxito: $\frac{\text{n}^\circ \text{ de parejas que sacan pollos}}{\text{n}^\circ \text{ de parejas controladas}} \times 100$.
- ☛ Productividad: $\frac{\text{n}^\circ \text{ de pollos volantones}}{\text{n}^\circ \text{ de parejas controladas}}$.
- ☛ Tasa de vuelo: $\frac{\text{n}^\circ \text{ de pollos volantones}}{\text{n}^\circ \text{ de parejas con pollos volantones}}$.

Figura 2. Mapa de la isla de Fuerteventura donde se indica la situación de los 29 nidos de guirre (*Neophron percnopterus majorensis*) activos en el año 2005.



**Capítulo III: PRESENCIA, RIQUEZA Y EXTINCIÓN DE
RAPACES EN ISLAS DE MACARONESIA Y
MEDITERRÁNEO**

PRESENCIA, RIQUEZA Y EXTINCIÓN DE RAPACES EN ISLAS DE MACARONESIA Y MEDITERRÁNEO

Resumen

Analizamos los patrones modernos de presencia, riqueza y extinción de rapaces (Accipitriformes y Falconiformes) en islas del Mediterráneo y Macaronesia, mediante una aproximación integrada que incluye factores tanto biogeográficos como los relativos a la humanización, en 43 islas agrupadas en 9 archipiélagos. Para ello se utilizó un compendio de información sobre 25 especies nidificantes durante el pasado siglo y su destino (permanencia o extinción), sobre la base de referencias bibliográficas e informes regionales. Los distintos grupos de islas fueron definidos mediante índices de similitud de Jaccard y cluster analyses. Para detectar los factores que determinan los patrones de riqueza, presencia y extinción, se emplearon modelos lineales generalizados (GLM) que incluyeron 32 variables explicativas, evaluando la localización, fisiografía, aislamiento, afinidades taxonómicas y características intrínsecas de las especies de rapaces.

Las islas pertenecientes al mismo archipiélago aparecieron agrupadas cuando se compararon las comunidades de rapaces, revelando un patrón biogeográfico acusado. La riqueza de especies estuvo influenciada por el área de la isla y la accesibilidad desde el continente (el modelo explicó un 51% de devianza). Los modelos para la probabilidad de presencia (que explicaron un 32% de devianza) revelaron un efecto positivo del carácter migratorio (máximo para migradores parciales), el tamaño del área de distribución y proximidad a las principales rutas migratorias. El modelo para la probabilidad de extinción explicó sólo un 8% de la devianza inicial. Dicho modelo reveló que aquellas poblaciones que habitaban en islas con alta densidad humana eran más proclives a la desaparición. Así mismo, las especies más dependientes de recursos humanos presentaron una mayor probabilidad de extinción.

Nuestro estudio revela que las predicciones básicas de la biogeografía continúan explicando los patrones actuales de riqueza en el caso de las rapaces en nuestra área de estudio, pese a miles de años de continuo e intenso proceso de humanización. El éxito en la colonización dependió de características inherentes a las especies, en relación a sus estrategias migratorias y de dispersión, mientras que las limitaciones relativas al tamaño corporal no tuvieron efecto. Por último, nuestros resultados ponen de manifiesto la importancia de realizar estudios basados en la especie en el caso de la biogeografía insular.

Introducción

La biogeografía insular (MacArthur y Wilson, 1963, 1967) ha sido uno de los aspectos más debatidos de la teoría ecológica moderna. Clásicamente, su núcleo se centra en la riqueza de especies, que es dependiente del tamaño del parche (área de la isla) y el grado de aislamiento. Así, la distancia al continente determinará la probabilidad de llegada, mientras que el área de la isla afectará a la probabilidad de extinción. Posteriores predicciones derivadas de estos argumentos centrales han sido ampliamente documentadas y probadas para muchos grupos taxonómicos distintos (ver revisiones de Ricklefs y Lovette, 1999; Johnson et al., 2000).

Varios aspectos de la teoría de la biogeografía insular y, en particular, el concepto de equilibrio, han sido ampliamente criticados (ver revisiones de Brown y Lomolino, 1998; Walter, 2004). Se ha argumentado que las aproximaciones basadas en comparaciones que incluyen diferentes grupos taxonómicos pueden pasar por alto mecanismos sutiles determinantes de los procesos de colonización y extinción. En particular, la probabilidad de colonización de una isla puede depender de características inherentes a las especies, como la capacidad de dispersión (Fernández-Palacios y Andersson, 1993). Por otro lado, la persistencia o extinción de una población local puede estar influenciada por factores inherentes a las especies, tales como el tamaño corporal o el grado de especialización ecológica. De este modo, organismos de gran talla situados en la cúspide de cadenas tróficas son más vulnerables al declive derivado de los cambios ambientales (Peltonen y Hanski, 1991; Alcover y McMinn, 1994; Rosenzweig y Clark, 1994; Millien-Parra y Jaeger, 1999).

De todo lo anterior se deduce que los análisis centrados en grupos de especies filogenéticamente próximos, son ventajosos a la hora de evitar una enorme cantidad de varianza irrelevante derivada del tratamiento conjunto de diferentes grupos taxonómicos (Carrascal y Palomino, 2002). Además, cuando se consideran los factores relativos a las características individuales de cada especie, es posible determinar patrones de colonización y extinción basados en la especie, que pueden, en última instancia, modelar la composición de las comunidades insulares (Lomolino, 2000).

La presencia humana puede tener un gran impacto sobre la riqueza de especies, a través de la modificación de determinadas características insulares, tales como la abundancia o diversidad de hábitat disponible (Russell et al., 2004). Sus efectos, sin embargo, pueden variar dependiendo de la escala considerada. Es bien conocido que la humanización de los sistemas insulares ha alterado enormemente la estructura inicial y la riqueza de las comunidades de aves en diversos lugares del mundo. La persecución directa, la destrucción del hábitat y la facilitación de invasiones biológicas son las principales consecuencias que se derivan del poblamiento de las islas por el hombre. Generalmente, esto trae consigo la extinción de endemismos locales y la expansión de especies exóticas (Chown et al., 1998). Por ejemplo, en el Pacífico, al menos 2,000 especies de aves desaparecieron tras la colonización humana

(Steadman, 1995). Los sistemas insulares templados han experimentado un empobrecimiento similar (Milberg y Tyrberg, 1993; Alcover et al., 1998; Palmer et al., 1999).

Las aves rapaces habitan en la mayoría de las islas del mundo, con la única excepción del continente antártico (White y Kiff, 2000). Frecuentemente la diversidad de rapaces es alta en comparación con la de otros grupos taxonómicos, ya que típicamente poseen buenas habilidades para el vuelo, permitiendo a algunas especies alcanzar islas realmente alejadas del continente. A diferencia de otros grupos taxonómicos limitados por estrictos requerimientos ecológicos y/o limitaciones específicas de la dispersión, las rapaces, al menos en regiones templadas, toleran moderadas transformaciones del hábitat derivadas de las actividades humanas (Rodríguez-Estrella et al., 1998), siendo las especies de gran tamaño más susceptibles a estos procesos, dada su estrategia vital conservadora (Alcover y McMinn, 1994; White y Kiff, 2000). Este escenario convierte a las aves rapaces en herramientas adecuadas para el estudio de patrones biogeográficos y las posibles interacciones entre los factores intrínsecos ligados a las características insulares y los relacionados con las transformaciones derivadas de las actuaciones humanas.

En el presente trabajo examinaremos los factores condicionantes de la composición y riqueza de especies en islas del Mediterráneo y Macaronesia. Ambas regiones son consideradas como puntos calientes de biodiversidad debido a su alta tasa de endemidad (Covas y Blondel, 1998; Juan et al., 2000). Esta diversidad es especialmente destacable en el caso de las rapaces: hasta 26 especies distintas pueden ser encontradas en dicha región; algunas islas han albergado más de 15 especies nidificantes. Por otro lado, las islas pertenecientes a esta región presentan muy diversos grados de humanización, lo que nos permite abordar las cuestiones antes mencionadas.

En este estudio testaremos dos grupos de hipótesis. Un primer grupo en relación a los principios básicos de la teoría de biogeografía insular. Cabe esperar que el tamaño de la isla, la complejidad del hábitat y el grado de aislamiento respecto al continente afecten a la riqueza de especies. De acuerdo con esto, la riqueza aumentará con el área de la isla y cercanía al continente. En este escenario general, analizaremos si, de acuerdo a las predicciones, existe una mayor similitud en la composición de las comunidades de aves rapaces entre islas pertenecientes a un mismo archipiélago que entre archipiélagos.

En segundo lugar, analizaremos cómo las características inherentes a las especies pueden afectar a la probabilidad de presencia y de extinción, controlando por el tamaño de la isla y el aislamiento. Así, nuestras predicciones serían: (1) las especies de rapaces más frecuentemente encontradas en sistemas insulares serán aquellas de pequeño tamaño, debido a su relativamente alta tasa de renovación, comparado con el de las especies de gran talla (Newton, 1979); (2) a causa del "efecto rescate", existirá una mayor probabilidad de encontrar especies en islas si existe una gran población "fuente" en un área próxima en el continente (Brown y Kodrick-Brown, 1977; Sará y Morand, 2002); (3) la probabilidad de extinción será mayor para especies de gran tamaño con baja tasa de renovación; y (4) aquellas especies

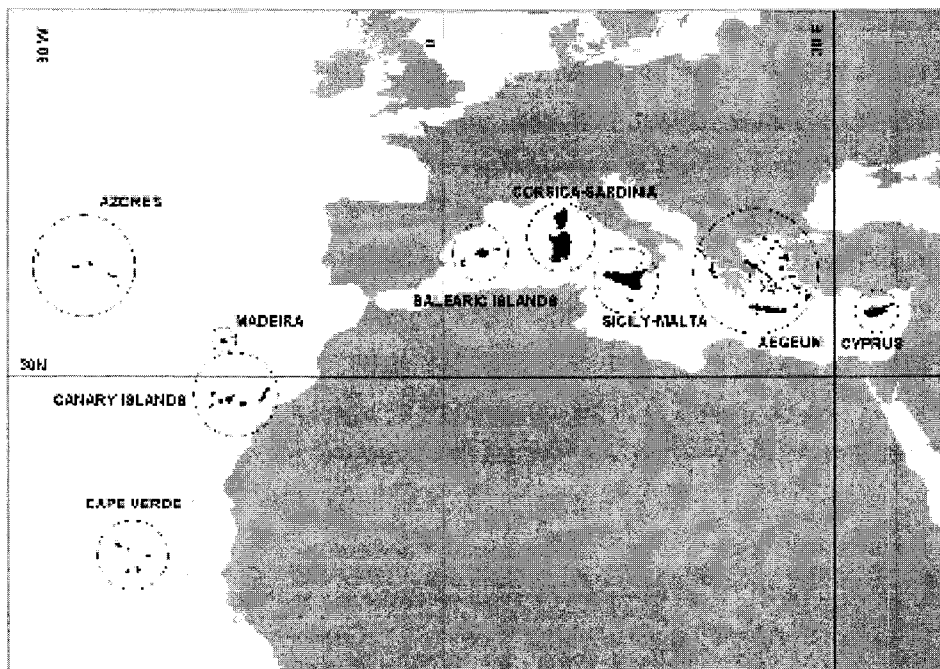
directamente beneficiadas por transformaciones humanas tendrán una menor probabilidad de extinción.

Material y Métodos

Área de Estudio

El presente estudio engloba 43 islas (todas ellas de al menos 100 km²) situadas en el mar Mediterráneo y Macaronesia (Apéndice 1; Fig. 1). La selección comprende todos los grupos importantes de islas y archipiélagos con un amplio rango de edad geológica, desde 20 Ma (Mioceno tardío) a 0.8 Ma (Pleistoceno). En ellas han tenido lugar tanto el progresivo aislamiento como la evolución divergente, principalmente tras las glaciaciones del hemisferio N y la desertización del continente africano. Consecuentemente, esas islas presentan diferente climatología y vegetación. Los archipiélagos macaronésicos exhiben el mayor gradiente ambiental y rangos de vegetación. Las formaciones de bosques de laurel son predominantes en Azores, Madeira y en las laderas N de las Islas Canarias occidentales, mientras que las formaciones semidesérticas de matorrales y arbustos ocupan la zona S de las islas occidentales y toda la superficie de las islas orientales de este último archipiélago (Fernández-Palacios y Andersson, 2000).

Figura 1. Área de estudio y agrupamiento de las 43 islas dentro de 9 archipiélagos seleccionadas para este estudio. Macaronesia: Azores, Madeira, Islas Canarias y Cabo Verde. Mediterráneo: Islas Baleares, Córcega-Cerdeña, Sicilia-Malta, Egeo y Chipre.



Las islas del Mediterráneo presentan un clima relativamente homogéneo, con escasas precipitaciones y vegetación típicamente xérica; las variaciones observadas vienen determinadas fundamentalmente por gradientes altitudinales (Covas y Blondel, 1998). La humanización ha sido de gran importancia en todas ellas, pero mientras que las islas del Mediterráneo fueron ocupadas por el hombre hace 12,000 a 9,000 años (pero ver Ramis et al., 2002), los archipiélagos macaronésicos fueron colonizados hace sólo 2,500 años en el caso de Canarias, y 500 en el caso de Azores, Cabo Verde y Madeira.

Las rapaces

Nuestro principal objetivo fue determinar qué factores afectan a la riqueza de especies de rapaces, presencia y extinción de las islas del Mediterráneo y Macaronesia. Para ello, recopilamos la información generada durante el siglo XX. Las referencias bibliográficas ornitológicas anteriores a este periodo en el área de estudio son ciertamente escasas, por lo que no resultó posible extender nuestro análisis a aquellos factores que pudieran haber operado antes del siglo XX. También se descartó la posibilidad de utilizar el registro sub-fósil para tratar de determinar factores que pudieran operar a una escala temporal mayor, debido a que la información paleontológica fidedigna es escasa y variable entre islas. Además, los restos óseos de especies de gran tamaño son encontrados más frecuentemente (Alcover y McMinn, 1994; Rando, 2002), con lo que el registro fósil puede aparecer sesgado o mal interpretado.

La información obtenida procede de fuentes generales (Cramp y Simmons, 1980; Hagemeyer y Blair, 1997), revisiones monográficas (Muntaner y Mayol, 1996) e informes locales inéditos. Sólo se consideraron aquellas islas de las que se pudo disponer de suficiente cantidad de información ornitológica.

Todas las especies potencialmente nidificantes fueron incluidas en los análisis. Consideramos como potencialmente nidificantes aquellas especies de las que se tiene constancia de nidificación en el transcurso del pasado siglo en un área aproximada de 1,500 km desde la isla. La única excepción fue el halcón de eleonor (*Falco eleonora*), que no fue incluido por su particular ecología y la ausencia virtual de poblaciones continentales (Cramp y Simmons, 1980).

Similitudes entre islas y archipiélagos en la comparación de la comunidad de rapaces

La conveniencia de incluir variables geográficas en el estudio fue verificada mediante pruebas de similitud faunística. Las islas fueron agrupadas conforme a (1) "verdaderos" archipiélagos mediterráneos y macaronésicos, o (2) grupos de islas geográficamente próximos (<100 km).

Los patrones de asociación entre islas y archipiélagos fueron previamente inspeccionados mediante el índice de similitud de Jaccard (Jaccard, 1901). Este índice considera la proporción entre localidades donde dos especies son encontradas y el número total de

localidades donde se encuentra, al menos, una de ellas. Este índice es utilizado comúnmente en estudios ecológicos y se eligió por su fácil interpretación, independencia de resultados negativos y sus propiedades de simetría y homogeneidad (Janson y Vegelius, 1981). Dado que se recomienda utilizar medidas alternativas de asociación (Hubálek, 1982), también se empleó el índice de Dice (Dice, 1945), con propiedades matemáticas similares. Las similitudes fueron transformadas en distancias y las relaciones entre islas fueron visualizadas mediante una reconstrucción de "neighbour-joining" (Saitou y Nei, 1987), donde la longitud de las ramas es coherente. La robustez de los nodos de la topología fue calculada mediante bootstrapping (Felsenstein, 1985) tras 1000 replicas. El análisis fue desarrollado en Matlab.

Análisis de riqueza y probabilidad de presencia y extinción

Estos análisis se realizaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs), que permiten la disección de la contribución relativa de las características intrínsecas de las islas y las propias de las especies, en un análisis que agrupa factores geográficos, ecológicos y relacionados con actividades humanas. Este tipo de aproximación es infrecuente en trabajos de investigación en biogeografía (Covas y Blondel, 1998; Burbidge y Manly, 2002).

Las variables dependientes

Se definieron tres variables respuesta de la siguiente forma:

1. Riqueza de especies: número de especies que han nidificado en cada isla durante el pasado siglo. La especie fue considerada si existe constancia de nidificación en una isla durante un periodo continuo de al menos 10 años.

2. Probabilidad de presencia: a priori, consideramos potenciales colonizadores aquellas especies con poblaciones continentales dentro de un radio de 1,500 km alrededor de la isla. Esta es la mayor distancia encontrada entre poblaciones vecinas de una misma especie en el área de estudio (poblaciones de milano real *Milvus milvus* en los archipiélagos de Canarias y Cabo Verde; Cramp y Simmons, 1980). Para cada isla, una especie potencialmente colonizadora fue caracterizada como (1) si fue registrada como nidificante en la isla en el pasado siglo, o (0) en caso contrario. Para este análisis, se excluyeron las especies africanas ligadas al bosque húmedo tropical.

3. Probabilidad de extinción: para cada especie y para una determinada isla, un evento de extinción fue computado como (1) si la especie está extinguida de esa isla. El valor (0) se asignó a aquellas especies que han mantenido poblaciones hasta el presente.

Las variables explicativas

Características insulares

Utilizamos el área total, localización geográfica (latitud) y altitud máxima como variables geográficas que pueden influenciar tanto la riqueza como la presencia o los eventos de extinción (Tabla 1). La última variable es considerada como un buen predictor de la diversidad de hábitat (Carrascal y Palomino, 2002). Evaluamos la accesibilidad de la isla para las rapaces mediante una serie de variables que cuantifican la distancia que un ave debe viajar para alcanzar la isla. Primeramente consideramos la posibilidad de alcanzar la isla desde el continente a través del vuelo más corto y directo o, alternativamente, por la misma ruta, pero siguiendo los pasos más estrechos. Además, medimos la distancia desde la isla a las tres principales rutas migratorias que atraviesan el Paleártico occidental: Gibraltar-costa Oeste Africana, Messina, y el Bósforo (Berthold, 2001). Así mismo, evaluamos la presencia de rapaces superpredadoras como indicativo de la existencia de redes tróficas bien estructuradas (Newton, 1979). Finalmente, las variables asociadas a la presión humana en ecosistemas insulares, tales como densidad poblacional y uso del suelo, fueron evaluadas mediante fuentes que compilaban información desde la pasada década (Tabla 1), dado que existe una ausencia prácticamente total de información previa.

Aunque potencialmente sesgado (algunas islas están sufriendo aceleradas transformaciones), parece razonable disponer de un estimador de transformaciones inducidas por el hombre antes que obviar sus posibles efectos. Los datos estadísticos sobre población humana se obtuvieron de fuentes generales estatales. Los usos del suelo se adquirieron de CORINE Land Cover database (CEC 1999) mediante la extensión Xtools (http://www.odf.state.or.us/DIVISIONS/management/state_forests/GISHome.asp) de ArcView GIS 3.2.

Tabla 1. Lista de variables explicativas utilizadas para caracterizar las islas del Mediterráneo y Macaronesia y las especies de rapaces. Ver Métodos para consultar la fuente de información.

Variable	Units
Island	
1 Island code (Appendix 1)	
2 Archipelago code (Fig. 1; Appendix 1)	
3 Biogeographical region: (1) Mediterranean; (2) Macaronesia (Fig. 1)	
4 Latitude	Degrees
5 Number of islands (> 100 km ²) in the archipelago	
6 Island area	km ²
7 Human density	Inhabitants km ⁻²
8 Maximum altitude	m
9 Minimum distance to continent	km
10 Minimum distance to nearest coast (island or continent)	km
11 Minimum sum of width of marine channels necessary to cross to reach island following route with less flight above sea	km
12 Maximum width of marine channels to cross to reach island, following route as variable (10)	km
13 Number of marine channels to cross to reach island, following route as variable (11)	
14 Land occupied by 'open' habitats (cultures, grazing, shrubs)	%
15 Land occupied by urban areas	%
16 Geographical position with respect to migration routes: (1) within a principal route; (2) within a secondary route; (3) far from main and secondary routes	
17 Presence of top-predator birds of prey (golden eagle, Bonelli's eagle, goshawk): (1) present; (2) absent	
Species	
18 Species code (Appendix 1)	
19 Taxonomic position: (1) Accipitridae; (2) Falconidae	
20 Distribution area (number of 5 × 5 km squares) occupied by species in a 500 km radius	
21 General distribution: (1) Palaearctic; (2) African; (3) both	
22 Migratory pattern: (1) resident; (2) long-distance migrant; (3) partial migrant	
23 Adult mean body weight	g
24 Nest site habitat: (1) tree; (2) cliff; (3) ground	
25 Reproductive strategy: (1) solitary; (2) colonial	
26 Median clutch size	
27 Length of incubation period	Days
28 Length of nestling period	Days
29 Sexual maturity	Years
30 Foraging habitat: (1) open; (2) semi-open; (3) woods	
31 Affinity to human activities: (1) breeding in buildings; (2) feeding on livestock carcasses; (3) without direct affinity	
32 Population trend in Western Palaearctic during twentieth century: (1) without reduction in breeding area; (2) reduction of breeding area < 50%; (3) reduction of breeding area > 50%	

Características de las especies

Las categorías taxonómicas Familia (Accipitridae vs. Falconidae) y Especie fueron codificadas. El tamaño corporal, tipo de reproducción y hábitos migratorios y alimenticios describieron las características inherentes a cada especie. Así mismo, cuantificamos la abundancia de cada especie en áreas circundantes de diferentes radios como una estimación de la probabilidad de eventos de "rescate". Finalmente, consideramos si las especies utilizaban construcciones humanas para nidificar y/o si de manera habitual consumían productos derivados de actividades humanas (por ejemplo, carcasas de ganado doméstico) para evaluar los efectos de la asociación con actividades humanas.

Análisis estadísticos

Inicialmente, analizamos un posible efecto filogenético y comprobamos si las categorías de "familia" o "especie" debían ser incluidas en los subsiguientes análisis. Realizamos modelos lineales generalizados (GLM) mediante SAS macro GLIMMIX (Littell et al., 1996) para identificar el nivel taxonómico ("familia" o "especie") que presentaba la mayor variabilidad en las variables dependientes probabilidad de presencia y de extinción (Figueroa, 2000). El análisis incluyó "familia" y "especie anidada en familia" como variables aleatorias. Ambos modelos mostraron que la relación filogenética explicaba un 28% y un 24% de la devianza inicial en las probabilidades de presencia y extinción, respectivamente. En ambos análisis la mayor parte de la variación fue explicada por la "especie" (28% y 26% de la devianza inicial en el análisis de presencia y extinción, respectivamente), mientras que "familia" explicó sólo un 4% y un 11%, respectivamente. En consecuencia, sólo "especie" fue incluida en posteriores análisis como variable aleatoria, para controlar por posibles efectos filogenéticos.

Adecuamos los modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) mediante PROC MIXED en SAS, cuando la variable dependiente presentó una distribución normal. La función de enlace y la estructura del error incorporadas fueron las apropiadas para las distribuciones normal y binomial (ver abajo). Cuando fue necesario, los términos "especie", "isla" y "archipiélago" fueron incorporados como aleatorios. Cada variable explicativa (Tabla 1) y sus interacciones fueron probadas siguiendo el procedimiento de ajuste progresivo por pasos, que proporciona el modelo más apropiado para explicar la variación en la variable dependiente reteniendo sólo los efectos significativos (Forero et al., 2002). Se prestó especial atención a las potenciales interacciones entre la región biogeográfica (Mediterráneo y Macaronesia) con las variables independientes, para determinar si existía una respuesta diferencial entre ambas zonas. Finalmente, se probaron otros polinomios ante la posibilidad de relaciones no lineales.

Las características específicas de cada modelo fueron las siguientes:

1. Riqueza de especies: GLMM con error normal y función de enlace-identidad para 17 variables definiendo las características insulares (Tabla 1). "Archipiélago" se utilizó como término aleatorio.

2. Presencia: GLMM con error binomial y función enlace-logística para la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie en cada isla (Apéndice 1). Todas las 32 variables explicativas fueron incluidas (Tabla 1). "Especies", "archipiélago" e "isla anidada en archipiélago" fueron consideradas como términos aleatorios.

3. Extinción: GLMM con error binomial y función enlace-logística para la extinción (1) o permanencia (0) de las poblaciones nidificantes (Apéndice 1). Las variables utilizadas y el tratamiento estadístico fue similar al del análisis anterior.

Resultados

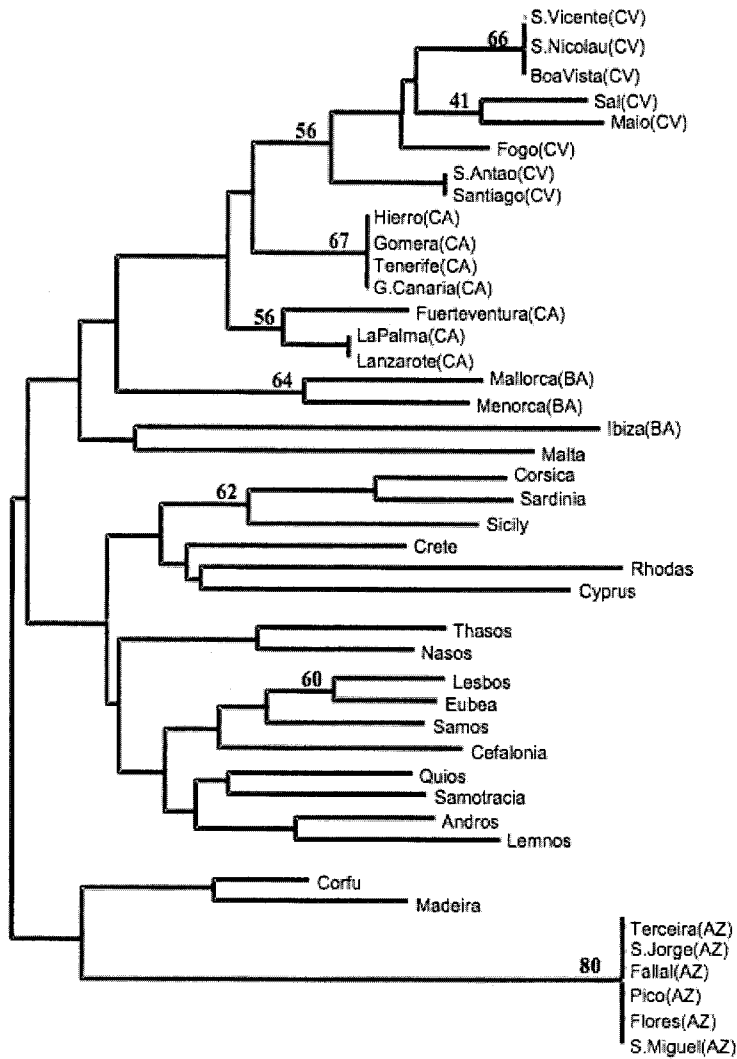
Riqueza de rapaces

Un total de 25 especies de aves de presa fueron registradas como nidificantes en las 43 islas estudiadas (Apéndice 1). Si consideramos un total de 49 especies nidificantes en un radio de 1500 km de la isla dada, sólo 25 (51%) de esas especies continentales han conseguido establecer poblaciones nidificantes en las islas mediterráneas y macaronésicas en el siglo pasado. La distribución de 21 de las especies se restringe a Europa y a la zona norte del Sáhara africano, y 4 especies se distribuyen por Europa y África (incluyendo la región subsahariana). Ninguna tuvo una distribución exclusiva en África subsahariana: 24 especies nidificantes en esa región no se han registrado nunca como nidificantes en el área de estudio. En consecuencia, sólo aquellas especies con distribución parcial o totalmente circum-mediterránea fueron consideradas para los posteriores análisis. El número de especies nidificantes por isla varió desde 1 (sólo el ratonero *Buteo buteo* está presente en las islas Azores) hasta 18 en Sicilia, con una mediana de 4 especies por isla (Apéndice 1).

Patrón geográfico

La composición de las islas obtenidas por los índices de Jaccard y Dice fue prácticamente idéntica. Los resultados derivados del índice de Jaccard (con una mayor robustez) se muestran en la Fig. 2. En la topología resultante, los tres archipiélagos atlánticos (Azores, Canarias y Cabo Verde) fueron agrupados en grupos claramente distintos. Sin embargo, mientras que Azores no presentó estructuración, Canarias y Cabo Verde tuvieron una fuerte estructuración interna. Por otro lado, sólo dos grupos principales pudieron definirse entre las islas del Mediterráneo (orientales frente a occidentales). Curiosamente, las Islas Baleares se agruparon más próximas a los archipiélagos atlánticos (Canarias y Cabo Verde) que a otras islas mediterráneas. Los nodos que fueron apoyados con robustez fueron aquellos que definieron en la topología los archipiélagos atlánticos (aunque las Islas Canarias aparecen en dos grupos), las dos grandes islas de Baleares y, finalmente, un grupo formado por Sicilia, Córcega y Cerdeña (Fig. 2).

Figura 2. Similitudes en la composición de los gremios de rapaces entre las 43 islas seleccionadas del Mediterráneo y Macaronesia. La topología se obtuvo después de la reconstrucción de las distancias (neighbour-joining nj) basadas en el índice de similitud de Jaccard. Los niveles de confianza (bootstrap) se obtuvieron después de 1000 réplicas. Archipiélagos: CV=Cabo Verde, CA=Islas Canarias, BA=Islas Baleares, AZ=Azores.



Riqueza de especies

Tras controlar por el archipiélago ($Z=1.20$, $p=0.11$), el GLMM explicó un 51.5% de la devianza inicial e incluyó dos variables explicativas: el área de la isla y la anchura del brazo de mar que es necesario cruzar para alcanzar la isla. La riqueza de especies se incrementó con el área de la isla, y disminuyó con la distancia al continente (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del GLMM para la riqueza de rapaces en islas del Mediterráneo y Macaronesia (N=43).

	Parameter estimate	Standard error	F	P
Intercept	7.01	0.98		
Island Area	0.0005	0.0001	41.73	0.0001
Width of sea channel ^(a)	-0.0062	0.0021	8.43	0.007
Explained deviance (%)	51.5			

^(a)Anchura del mayor brazo de mar que es necesario cruzar para alcanzar la isla.

Probabilidad de presencia

Las dos variables aleatorias "especie" (Z=2.83, p=0.002) e "isla anidada en archipiélago" (Z=1.95, p=0.002) tuvieron un efecto significativo, pero no fue así con el "archipiélago" (Z=1.28, p=0.1). Tras controlar por esas variables, el mejor modelo explicó un 32% de la devianza inicial (Tabla 3). Esto indicó que la probabilidad de presencia en una isla se incrementa con el área y con la cercanía a rutas migratorias. El efecto de los hábitos migratorios de una especie tuvo una mayor importancia: los migradores parciales tuvieron mayor probabilidad que las especies migradoras o sedentarias de mantener poblaciones en islas. Además, aquellas especies con amplia distribución en el Paleártico occidental (medida en radios de 500 km) mostraron una mayor probabilidad de presencia. Por último, la probabilidad de presencia estuvo positivamente relacionada con la existencia de rapaces superpredadoras.

Tabla 3. Resultados del GLMM para la probabilidad de presencia en islas del Mediterráneo y Macaronesia de rapaces con poblaciones en un radio de 1,500 km

	Parameter estimate	Standard error	F	P
Intercept	-2.97	1.00		
Migratory status			22.71	<0.0001
Sedentary	-3.57	0.55		
Migrant	-2.84	0.87		
Partial Migrant	0.00			
Distribution area (500 km radius)	1.50	0.12	12.11	<0.0001
Island area	1.5 x 10 ⁻⁴	0.00	3.83	0.0001
Migratory ways			6.09	0.0023
Principal way	1.47	0.96		
Secondary way	-0.57	0.98		
Out of way	0.00			
Presence of large raptors			5.35	0.0209
absent	-1.08	0.47		
present	0.00			
Explained deviance (%)	32.0			

Probabilidad de extinción

En el 53% de las islas estudiadas, al menos una especie se extinguió o sufrió un declive de su población (y/o área de nidificación) mayor del 50% a lo largo del siglo pasado (Apéndice 1). El valor de la mediana fue de dos extinciones por isla. Sicilia, Cerdeña, Chipre y San Vicente (Cabo Verde) fueron las islas con el mayor número de especies extintas (cuatro). La tasa media de extinción para los archipiélagos de Canarias y Cabo Verde fue de 29% y 43%, respectivamente. Las islas del Mediterráneo mostraron valores superiores: el valor medio fue del 23%, pero alcanzó el 50% en Chipre y el 100% en Malta (Apéndice 1).

Tras controlar por la especie ($Z=1.74, p=0.04$), archipiélago ($Z=0.51, p=0.3$) e isla anidada en archipiélago ($Z=1.38, p=0.08$), el modelo final explicó sólo un 8% de la devianza original (Tabla 4). El GLMM mostró que las poblaciones de rapaces tienen una mayor probabilidad de extinción si su área de distribución en las inmediaciones del Paleártico occidental (radio de 500 Km) es pequeña. Además, aquellas islas con densa población humana tienen una mayor probabilidad de sufrir eventos de extinción. Finalmente, las especies dependientes de recursos humanos para alimentarse (carcasas de ganado) o para criar (construcciones) presentaron un mayor riesgo de extinción.

Tabla 4. Resultados del GLMM para la probabilidad de extinción de rapaces en islas del Mediterráneo y Macaronesia durante el siglo XX.

	Parameter estimate	Standar error	F	P
Intercept	-2.29	0.96		
Human density	0.004	0.001	10.46	0.0016
Dependence on humans			6.60	0.0019
Nest sites (buildings)	0.77	1.26		
Food (livestock carcasses)	3.60	1.05		
No dependence	0.00			
Distribution area (500 km radius)	-0.71	0.26	7.29	0.0079
Explained deviance (%)	8.0			

Discusión

Los índices de similitud mostraron la existencia de una clara señal biogeográfica en la composición y estructura de los gremios de rapaces en las islas del Mediterráneo y Macaronesia (Fig.2). Estos resultados justifican la consideración de las variables geográficas en los siguientes análisis. No obstante, la longitud de las ramas y los valores de robustez apoyan dicha estructura sólo en los archipiélagos atlánticos y en Baleares, así como en el grupo formado por Sicilia, Córcega y Cerdeña en el mar Mediterráneo. La asociación entre otras islas del Mediterráneo, particularmente las del extremo oriental, fue mucho más leve (Fig. 2). Este patrón pone de

manifiesto la relativa importancia de las características históricas e inherentes a las especies (tales como la capacidad de dispersión) sobre las medidas lineales de distancia (Fernández-Palacios y Andersson, 1993) para comprender las similitudes entre islas, especialmente las del mar mediterráneo. Los archipiélagos atlánticos mostraron una mayor estabilidad en la composición de especies (menor tasa de renovación), lo cual parece estar claramente relacionado con la mayor tasa de especiación que presentan. Hasta 11 subespecies endémicas de rapaces han sido reconocidas en Macaronesia, contrastando con las sólo tres (*Accipiter gentilis arragoni*, *Accipiter nisus wolterstorffi* y *Buteo b. arragoni*) que aparecen en el Mediterráneo (todas ellas en Córcega).

La tasa relativamente alta de renovación de especies de las islas del Mediterráneo, favorecido por las cortas distancias al continente, podría haber dificultado cualquier estructuración de los gremios, como muestra la topología. Así, una tasa relativamente alta de renovación en la colonización/extinción puede haber sido un factor determinante de la composición faunística de las islas mediterráneas. Existen abundantes citas de especies ocasionalmente nidificantes (ver Bannerman y Bannerman, 1983) en esas islas. Estos eventos han sido probablemente infravalorados al ser difíciles de detectar. La escasa diferenciación entre las islas del este y oeste mediterráneos (aunque no apoyada por los índices de robustez) puede deberse a la presencia en el primer grupo de especies que presentan sólo una distribución oriental, sin llegar a alcanzar el oeste del Mediterráneo.

Diversos estudios han puesto de manifiesto la estrecha relación entre riqueza de especies y el área de la isla (Temple, 1981; Thiollay, 1997; Brown y Lomolino, 1998; Whittaker, 1998; Millien-Parra y Jaeger, 1999). Dicha relación puede ser debida a las relaciones positivas existentes entre el área y la disponibilidad total de hábitat o bien entre el área y la estructura del hábitat y su diversidad (Williams, 1964; Carrascal y Palomino, 2002). La distinción entre esos factores estrechamente relacionados resulta complicada, pero posible con nuestra aproximación de modelización. Los pasos intermedios en la construcción de los modelos mostraron un efecto significativo y positivo de la altitud máxima (como indicador de diversidad de hábitats: Fernández-Palacios y Andersson, 1993; Carrascal y Palomino, 2002) sobre la riqueza de especies. Sin embargo, dicho efecto desaparece cuando el área de la isla es incluida en el modelo. Las aves de presa que habitan en zonas templadas muestran una grosera selección de hábitat (Sánchez-Zapata y Calvo, 1999) ya que su número depende en gran medida de la extensión total de superficie adecuada. Así, las rapaces que habitan en islas en zonas templadas parecen comportarse de manera diferente a las de zonas tropicales, las cuales son más dependientes de las características del hábitat a pequeña escala (Thiollay, 1997)

Nuestros resultados muestran que la riqueza disminuye con el grado de aislamiento (ancho del brazo de mar), como predice la teoría de biogeografía insular. Las masas de agua constituyen importantes barreras para las aves rapaces, y la ausencia de corrientes térmicas sobre el mar puede limitar el desplazamiento de especies de mediano y gran tamaño (Pennycuik, 1972). Las rapaces migradoras viajan desde Europa a África a través del mar

Mediterráneo utilizando principalmente los estrechos (Gibraltar y Bósforo) para minimizar los desplazamientos sobre el mar abierto (Berthold, 2001). Sin embargo, parte del contingente migrador alcanza el continente africano a través de la península de Italia y el estrecho de Sicilia (140 Km de ancho). Esto indica que las rapaces son capaces de cruzar brazos de mar de gran magnitud. El registro regular de individuos no reproductores y grupos de aves en islas alejadas del continente es una evidencia que apoya el hecho de que las masas de agua no representan una barrera geográfica absoluta para las rapaces. Así, por ejemplo, hasta 18 especies de rapaces no nidificantes se han registrado en Canarias; seis de ellas son consideradas como visitantes regulares (*Milvus migrans*, *Circus aeruginosus*, *Circus cyaneus*, *Circus pygargus*, *Hieraaetus pennatus*, *Falco subbuteo*; Martín y Lorenzo, 2001). Algo similar ocurre en Baleares, donde hasta siete especies no nidificantes pueden observarse regularmente, especialmente durante la época de migración (Bannerman y Bannerman, 1968). Parece claro que los estrechos actúan como barreras semipermeables, creando una estructura metapoblacional que puede determinar bajas probabilidades de colonización de hábitats adecuados más allá de dicha barrera, tal como ocurre en sistemas de islas ecológicas continentales (Serrano y Tella, 2003).

La ausencia de efecto significativo del tamaño corporal en el modelo de probabilidad de presencia, no apoya la idea de que las especies de gran tamaño presentan una distribución restringida a islas cercanas al continente (Alcover y McMinn, 1994). Especies como el alimoche (*Neophron percnopterus*) han sido capaces de alcanzar islas tan alejadas del continente como Cabo Verde (600 km). Sin embargo, la probabilidad de presencia fue mayor para aquellas especies parcialmente migradoras. Dichas especies deben presentar un comportamiento filopátrico más flexible, sobre la base de su adaptación a ambientes inestables (Hamilton y May, 1977). Esa flexibilidad puede favorecer la colonización de islas por individuos llegados de forma accidental en el transcurso de la migración. La relación entre la migración y la probabilidad de presencia aparece de nuevo en nuestros resultados, mostrando el papel de la proximidad de las islas a las principales rutas migratorias que atraviesan el área de estudio. Además, la probabilidad de presencia estuvo positivamente influenciada por la existencia de la especie en un área de 500 km de radio alrededor de la isla. Áreas mayores (y en consecuencia, poblaciones mayores) pueden determinar no sólo una mayor probabilidad de alcanzar la isla (Sarà y Morand, 2002), sino también una mayor probabilidad de persistencia (tras la colonización) a través del efecto rescate (Brown y Kodrick-Brown, 1977). Finalmente, se encontró efecto positivo de la presencia de rapaces superpredadoras, lo que indicaría que aquellas islas con complejas redes tróficas son más aptas para acoger poblaciones de rapaces nidificantes.

La tasa de extinción en algunas islas ha sido alta en el transcurso del pasado siglo, especialmente para algunas islas de archipiélagos de Macaronesia como Cabo Verde. Sin embargo, la baja devianza explicada por nuestro modelo (8%) indica que esos eventos deben verse afectados por otros factores distintos a los incluidos en el análisis, o bien estar modelados por eventos estocásticos (demográficos, genéticos o ambientales), como parece ser la norma

en pequeñas poblaciones aisladas (ver revisión en Meffe y Carroll, 1994). Resulta interesante el hecho de que las extinciones parecen ser más probables en islas con densa población humana, lo cual puede ser probablemente reflejo de la persecución directa.

Además, y en contra de nuestras predicciones, las especies directamente dependientes de actividades humanas son más propensas a sufrir declives poblacionales, y la probabilidad de extinción resultó ser independiente del tamaño corporal. Estos resultados pueden derivarse del hecho de que las especies en contacto directo con el hombre están más expuestas a la persecución directa. Así, por ejemplo, los carroñeros se ven a menudo afectados de manera indirecta por el envenenamiento de predadores de ganado. Esta es considerada como la causa principal de la rarificación del Milano real (*M. milvus*) en Cabo Verde, Canarias y Baleares, del Alimoche en Cabo verde y Canarias, y del Buitre negro (*Aegypius monachus*), Buitre leonado (*Gyps fulvus*) y Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en Cerdeña, Sicilia y Creta (Hiraldó et al., 1979; Muntaner y Mayol, 1996; Hille y Thiollay, 2000; Xirouchakis et al., 2001; Donázar et al., 2002). Desde el punto de vista de la conservación, nuestros resultados subrayan que no pueden generalizarse las estrategias de conservación para las especies de rapaces amenazadas de las islas del Mediterráneo y Macaronesia. Un número cada vez mayor de proyectos, como por ejemplo los financiados por la Unión Europea, han sido emprendidos para la conservación de algunas de las últimas poblaciones de Buitre leonado, Quebrantahuesos o Alimoche (European LIFE Nature Database; [http:// europa.eu.int/comm/life/home.htm](http://europa.eu.int/comm/life/home.htm)). Sin duda, esos proyectos deben basarse en una cuidadosa evaluación de los factores ecológicos y aquellos relacionados con las actividades humanas, que puedan estar limitando a cada población a nivel local (Donázar et al., 2002b).

En conclusión, nuestros resultados revelan que la prolongada e intensa humanización de las islas del Mediterráneo y Macaronesia no ha alterado los patrones generales que predecía la teoría de biogeografía insular: la riqueza de las aves de presa depende del área de la isla y de la distancia a las poblaciones fuente continentales. Así mismo, es destacable que ambas regiones no difieren en las tendencias observadas (todas las interacciones resultaron no significativas). Esto sugiere que estos resultados puedan ser probablemente generalizados a otros sistemas insulares. Los requerimientos de hábitat para las rapaces en ambientes insulares templados parecen ser bajos, lo que puede aumentar las posibilidades de supervivencia de sus poblaciones. Los modelos ponen de manifiesto la importancia de los análisis basados en la especie en estudios de biogeografía insular: la identidad de la especie explicó una parte importante de la variabilidad observada en la probabilidad de presencia (Lomolino, 2000). Las características inherentes a las especies son determinantes, pero no parecen estar ligadas a rasgos fijos individuales como los impuestos por el tamaño corporal. La flexibilidad en patrones de comportamiento parece tener una mayor importancia. En particular, la variabilidad interespecífica en la flexibilidad de dispersión y las estrategias migratorias pueden ser importantes a la hora de explicar la llegada y la permanencia en sistemas insulares (Rosenzweig, 1995; Owens et al., 1999).

Apéndice: Presencia/Ausencia (1/0) de poblaciones de rapaces nidificantes durante el último siglo en 43 islas del Mediterráneo y Macaronesia. Las especies actualmente extinguidas se señalan en negrita. Se indican el número de especies* por isla (riqueza) y el número y porcentaje de extinciones. Las primeras dos columnas indican el código para cada isla (CI) y archipiélago (CA). La fuentes bibliográficas generales se detallan en el apartado de material y métodos. Los estudios regionales se detallan a continuación.

^a Ph=*Pandion haliaetus*, Pa=*Pernis apivorus*, Mm=*Milvus milvus*, Mg=*Milvus migrans*, Ha=*Haliaetus albicilla*, Gb=*Gypaetus barbatus*, Np=*Neophron percnopterus*, Gf=*Gyps fulvus*, Am=*Aegypius monachus*, Cg=*Circaetus gallicus*, Cp=*Circus pygargus*, Ca=*Circus auruginosus*, Ag=*Accipiter gentilis*, An=*Accipiter nisus*, Ab=*Accipiter brevipes*, Bb=*Buteo buteo*, Br=*Buteo rufinus*, Ac=*Aquila chrysaetos*, Hp=*Hieraaetus pennatus*, Hf=*Hieraaetus fasciatus*, Ft=*Falco tinnunculus*, Fn=*Falco naumanni*, Fs=*Falco subbuteo*, Fb=*Falco biarmicus*, Fp=*Falco peregrinus*.

^b 1=Balearic Islands, 2=Corsica-Sardinia, 3=Sicily-Malta, 4=Aegean, 5=Cyprus, 6=Canary Islands, 7=Madeira, 8=Azores, 9=Cape Verde

^c Muntaner (1981); Bannerman & Bannerman (1983); Muntaner & Mayol (1996); Martí & Del Moral (2003).

^d Thibault (1981).

^e Massa (1981); A. Corso (pers. com.).

^f Baldacchino (1981).

^g Vagliano (1981); S. Xirouchakis (pers. com.).

^h Handrinos & Demetropoulos (1983)

ⁱ Cosson (1985)

^j Bannerman & Bannerman (1958).

^k Bannerman (1963), Martín & Lorenzo (2001), C.J. Palacios (pers. com.).

^l Bannerman (1965)

^m Bannerman & Bannerman (1966), P.J. Paez de Faria (pers. com.), A.C. Pereira (pers. com.).

ⁿ Bannerman & Bannerman (1968), Palacios (2001), R. Barone (unpublished).

	CI	CA	Ph	Pa	Mm	Mg	Ha	Gb	Np	Gf	Am	Cg	Cp	Ca	Ag	An	Ab	Bb	Br	Ac	Hp	Hf	Ft	Fn	Fs	Fb	Fp	N Species	N Extinct	% Extinct	Source	
IBIZA	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0.0	c	
MAIORCA	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	10	1	10.0	c
MENORCA	3	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	7	0	0.0	c	
CORSICA	4	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	13	1	7.7	d	
SARDINIA	5	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	17	4	23.5		
SICILY	6	3	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	19	4	21.0	e	
MALTA	7	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	3	100.0	f	
CRETE	8	4	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	14	1	7.1	g	
RHODAS	9	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	9	1	11.1	h,i	
LESBOS	10	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	15			h	
CHIOS	11	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	9			h	
CORFU	12	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	4			h	
EUBOEA	13	4	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	14			h	
ANDROS	14	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	9			h	
LEMNOS	15	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	8			h	
THASOS	16	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	9			h	
SAMOS	17	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	12			h	
CEPHALONIA	18	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	10			h	
NAXOS	19	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	8			h	
SAMOTHRACE	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	6			h	
CYPRUS	21	5	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	8	4	50.0	j	
LA PALMA	22	6	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	6	2	33.3	k	
HIERRO	23	6	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7	2	28.6	k	
GOMERA	24	6	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7	2	28.6	k	
TENERIFE	25	6	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7	2	28.6	k	
G. CANARIA	26	6	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7	3	42.9	k	
LANZAROTE	27	6	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	6	1	16.7	k	
FUERTEVENT	28	6	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	5	1	20.0	k	
MADEIRA	29	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0.0	l	
S MIGUEL	30	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0	l	
TERCEIRA	31	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0	m	
SJORGE	32	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0	m	
FAJAL	33	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0	m	
PICO	34	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0	m	
FLORES	35	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0	m	
ST. ANTAO	36	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7	1	14.3	n	
S. VICENTE	37	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	6	4	66.7	n	
S. NICOLAU	38	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	6	3	50.0	n	
SAL	39	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4	3	75.0	n	
BOA VISTA	40	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	6	2	33.3	n	
MAIO	41	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	1	20.0	n	
SANTIAGO	42	9	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7	2	28.6	n	
FOGO	43	9	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	3	60.0	n	

**Capítulo IV: DEMOGRAFÍA Y VIABILIDAD DE LA
POBLACIÓN DE ALIMOCHE CANARIO (*Neophron
percnopterus majorensis*): APLICACIONES EN
CONSERVACIÓN**

DEMOGRAFÍA Y VIABILIDAD DE LA POBLACIÓN DE ALIMOCHE CANARIO

(*Neophron percnopterus majorensis*): APLICACIONES EN CONSERVACIÓN

Resumen

*El alimoche canario o guirre (*Neophron percnopterus majorensis*) ha experimentado un dramático declive de sus poblaciones desapareciendo de la práctica totalidad de las islas del archipiélago. La población actual no supera los 150 individuos y está catalogada como "en peligro crítico de extinción". El propósito de este trabajo es evaluar el riesgo de extinción y determinar la tendencia a medio y largo plazo de la población canaria, utilizando como herramienta el análisis de viabilidad de poblaciones (PVA), que permitirá a su vez diseñar las estrategias de conservación más oportunas. Se desarrolló un modelo de etiquetado basado en el individuo, en el que se incorporó la información recopilada durante cuatro años de seguimiento de dicha población y se compararon estos resultados con los patrones observados. El modelo describió las probabilidades referentes a: tasa de crecimiento anual, número de individuos, número de parejas y probabilidad de extinción para las poblaciones de Fuerteventura y Lanzarote en función de la oscilación de los parámetros productividad y mortalidad. En el caso de Fuerteventura, la población se encuentra estable o en ligero aumento y se mostró muy sensible a variaciones en la tasa de mortalidad, por lo que las actuaciones de conservación deben ir encaminadas a minimizar dicho valor. Para la otra isla, el futuro depende principalmente de la población de Fuerteventura, debido a la existencia de una dinámica de tipo fuente-sumidero. Las actuaciones de conservación, además de ir dirigidas a la disminución de la mortalidad, contemplan la posibilidad de introducir individuos procedentes de la isla de Fuerteventura.*

Introducción

Uno de los problemas prácticos que surge al tratar de delinear las estrategias de conservación de una especie es la necesidad de conocer cuáles son los requerimientos y amenazas que inciden en la persistencia a largo plazo de sus poblaciones. En este sentido, y en especial durante las últimas décadas, los análisis de viabilidad poblacional (PVA "Population Viability Analysis") han cobrado un creciente interés (ej., Ehrlich y Murphy, 1987; Murphy et al., 1990; Menges, 1990; Stacey y Taper, 1992; Marmontel et al., 1997). Los PVA, aunque rara vez pueden contribuir a determinar las causas últimas del declive de una población, permiten explorar la importancia relativa de distintos factores, especialmente aquellos que inciden decisivamente sobre la demografía de dicha población. Los PVA se han transformado en una herramienta útil para: 1) planificar las líneas de investigación prioritarias de una especie, 2) estimar la probabilidad de extinción y supervivencia a largo plazo, 3) establecer el impacto de determinadas actuaciones humanas sobre el tamaño de una población y 4) evaluar la efectividad relativa de distintos escenarios de manejo sobre la persistencia futura de una especie (Akçakaya y Sjögren-Gulve, 2000).

El tipo de modelo a utilizar en un PVA depende tanto de la pregunta a responder como del compromiso existente entre la complejidad que se pretende modelar y la calidad de los datos disponibles. Los modelos basados en el individuo, a diferencia de los de ocupación y de poblaciones estructuradas, permiten predecir la dinámica poblacional de una especie en función de una serie de eventos secuenciales discretos que ocurren de acuerdo a una serie de probabilidades definidas (Lacy et al., 2003). Estos análisis han sido descritos como técnicas complejas que consideran muchos de los factores que afectan a los procesos de extinción de una especie (Gilpin y Soulé, 1986), tales como la estocasticidad demográfica, genética y ambiental, la existencia de catástrofes, así como las historias de vida individuales y la respuesta ante el hábitat. Además, también pueden evaluarse otros procesos biológicos básicos como competición, dispersión o predación (Uchmanski y Grimm, 1996).

Las islas oceánicas ofrecen un marco del máximo interés para llevar a cabo aproximaciones complejas, como lo es un modelo demográfico basado en el individuo. Dado que son unidades discretas, las poblaciones insulares pueden ser controladas a nivel individual y estudiadas en su totalidad, y no como una submuestra de la misma, y por tanto, pueden aislarse determinados procesos ecológicos cuyo seguimiento sería de enorme complejidad en las poblaciones continentales (Diamond, 1975, 1978). La superficie de las islas es limitada, y tanto los recursos como las especies que los explotan están confinados por ineludibles barreras geográficas. Al tratarse en la mayoría de los casos de poblaciones cerradas, procesos como la dispersión, inmigración o el efecto rescate pueden obviarse puntualmente para el estudio de la viabilidad de una población concreta. Así, se puede considerar la población total de las islas e incorporar variabilidad individual en las simulaciones, en lugar de emplear estimaciones poblacionales, que simplifican al máximo, y de forma poco realista, el comportamiento de los

individuos dentro de dicha población (Uchmanski y Grimm, 1996). Además, es bien conocido que los PVA se muestran muy sensibles al tamaño de los errores respecto a la estructura de la población inicial y la varianza de los parámetros demográficos (Mcloughlin y Messier, 2004; Holmes, 2005).

La primera cuestión que se plantea al desarrollar un análisis de viabilidad de poblaciones es precisamente la descripción de los términos de viabilidad, persistencia o extinción de una población. Sin embargo, no existe una única definición o criterio para determinar estos patrones (Mace y Lande, 1991), siendo estos conceptos marcadamente arbitrarios. Sin embargo, podemos recurrir a términos cuantitativos para definir la persistencia como una probabilidad, por ejemplo del 95% de que una población se mantenga durante al menos 100 años (Boyce, 1992). También podemos considerar un tamaño crítico por debajo del cual, la población se consideraría extinta o cuasi extinta (Ginzburg et al., 1982; Morris y Doak, 2002; Ludwig, 1996a; Dennis et al., 1991).

En cualquier caso, los PVA son una herramienta matemática compleja, que a través de el cálculo de estas probabilidades nos va a permitir explorar cuál va a ser el futuro de una población determinada. El presente estudio tiene por objetivo modelar, utilizando como herramienta de simulación un modelo de etiquetado, la tendencia a medio-largo plazo de la población de la subespecie canaria de alimoche o guirre (*Neophron percnopterus majorensis*) (Donázar et al., 2002a) y evaluar la eficacia relativa de distintas acciones de manejo y conservación.

El alimoche o guirre fue una especie muy abundante y bien distribuida en las Islas Canarias en el pasado (Martín, 1987), pero a partir de la segunda mitad del siglo XX, su rango de distribución en el archipiélago se redujo rápidamente, quedando restringido a sólo dos islas, Fuerteventura y Lanzarote, con una población estimada en 150 individuos y aproximadamente 30 parejas reproductoras, más una única pareja que sobrevive en el islote de Alegranza (Archipiélago Chinijo, Lanzarote) (ver Donázar et al., 2002 a,b y Capítulo II para más detalles). Existen problemas comunes a las simulaciones con especies de larga vida. No es sorprendente que para muchas especies amenazadas la cantidad y, sobre todo, la calidad de la información disponible sea realmente escasa. Es evidente la dificultad de obtener información de calidad para especies, como es el caso del guirre, con longevidad de décadas y madurez sexual retardada. Construir modelos basándose en los datos disponibles implica llevar a cabo asunciones razonables en aquellos aspectos de los que aún carezcamos de información precisa y, sobre todo, evaluando críticamente los resultados obtenidos, en especial mediante la confrontación de las predicciones realizadas con las tendencias observadas en las poblaciones objeto de estudio (ver, por ejemplo, Donázar et al., 1998). En el caso del guirre, se trata de una población cerrada sobre la que se ha obtenido en el plazo de cuatro años, una información muy detallada acerca del tamaño de la población, estructura de edades, edad de la primera reproducción y tasa de natalidad y supervivencia. El intensivo monitoreo de la población ha permitido que los márgenes de error respecto a los parámetros demográficos sean

prácticamente inexistentes, lo que permite obtener estimaciones fiables de viabilidad, puesto que es conocida la sensibilidad de los PVA tanto a la existencia de errores en la estructura de la población inicial como a la varianza de los parámetros incorporados (McCloughlin y Messier, 2004; Holmes, 2005).

Se elaboraron modelos de simulación para cada una de las dos islas ocupadas por guirres (Fuerteventura y Lanzarote) con ánimo de responder a tres cuestiones concretas: (a) Predecir la evolución de la población a medio y largo plazo, de seguir operando los factores que actualmente presionan sobre ella, (b) determinar la sensibilidad de las predicciones frente a los parámetros demográficos implicados en los modelos y (c) simular la evolución futura de la población ante diferentes estrategias de manejo.

Métodos

Procedimientos de campo: los datos de la población

Las poblaciones de guirres de Fuerteventura y Lanzarote fueron intensivamente monitorizadas en el periodo 1998-2002 (ver capítulo general de material y métodos para más detalle). Como primer paso, se procedió a la captura y marcaje del mayor número posible de individuos, mediante redes cañón, en diversas zonas de la isla. Cada ejemplar fue marcado con una anilla plástica con código alfanumérico de tres dígitos que permite la identificación individual a distancia, y con anillas metálicas convencionales. De cada individuo se tomaron medidas corporales y una muestra de sangre para la determinación del sexo mediante técnicas moleculares (Ellegren, 1996). Algunos de estos ejemplares fueron equipados con emisores de telemetría convencional para su seguimiento (Kenward, 1987). Al inicio de la época reproductora (febrero-marzo) se prospectó la totalidad de la isla para localizar los territorios de nidificación. La evolución de la reproducción se siguió mediante tres visitas, en la última de las cuales se procedió al marcaje de los pollos en cada uno de los nidos con éxito. La identidad y edad de la pareja reproductora se comprobó mediante la lectura de las anillas plásticas u observación directa. De manera continuada, cada semana se realizaron lecturas de anillas en el muladar. Los dormideros de la especie en la isla fueron localizados y censados semanalmente. De esta forma, y cada vez con mayor detalle, se obtuvo un conocimiento preciso de la población de guirres en Fuerteventura, referente, entre otros muchos aspectos, al tamaño de la población, estructura de edades, proporción de sexos y edad de la primera reproducción. Posteriormente, y sobre la base de los datos obtenidos, se calculó la tasa de natalidad (Cheylan, 1981). El cálculo de las tasas de supervivencia (inversas a las de mortalidad) se realizó mediante modelos de captura-recaptura, utilizando el programa MARK (White y Burnham, 1999). Este programa permite obtener las estimaciones de la supervivencia corregidas por la probabilidad de recaptura, por ejemplo, la probabilidad de que un pájaro, estando vivo, sea recapturado (en este caso, observado). Las estimaciones de la supervivencia

fueron obtenidas por procedimiento de la probabilidad máxima de los historiales individuales (Burnham et al., 1987; Lebreton et al., 1992, Pollock et al., 1990). Las asunciones referentes a longevidad de los individuos se llevaron a cabo sobre la base de individuos mantenidos en cautividad. La capacidad de carga del medio fue evaluada mediante la asunción, sobre la base de referencias antiguas, del tamaño máximo conocido en la población de Fuerteventura. Además, se procedió a la cuantificación de recursos en la isla, especialmente los lugares de nidificación. Así mismo, la competencia intra e interespecífica fueron evaluadas para determinar su posible efecto sobre la población (ver Capítulo VII).

Análisis de Viabilidad: un modelo basado en el individuo

Se realizó un modelo de etiquetado para cada una de las dos poblaciones de guirre estudiadas (Fuerteventura y Lanzarote). Este tipo de modelos han sido ampliamente utilizados para abordar distintos problemas ecológicos (Ferrer et al., 2004; Lomnicki, 1978) y evaluar distintas opciones de manejo (Fahse et al., 1998), debido a que ofrecen una serie de ventajas claras sobre otro tipo de simulaciones convencionales, que generalmente describen las características del individuo como un "dato medio" de la población, y consideran su ciclo vital de una forma extremadamente simple (Uchmanski y Grimm, 1996; Whitfield et al., 2004). Este tipo de simulación permite considerar a cada individuo independientemente, con una serie de atributos propios, tanto fisiológicos como comportamentales (decisiones individuales), que pueden mantenerse constantes o variar en el proceso de simulación, como por ejemplo, las tasas de mortalidad dependientes de la edad (DeAngelis y Gross, 1992; Judson, 1994). Además, el tamaño y estructura de la población son consideradas, y la dinámica de los recursos puede ser modelada explícitamente mediante el concepto de capacidad de carga. Finalmente, se considera la variabilidad individual de cada ejemplar, por ejemplo, asumiendo que no todos los individuos tienen igual probabilidad de tener igual número de descendientes (Uchmanski y Grimm, 1996).

Para simular la evolución dinámica de las poblaciones se utilizó un programa orientado a objetos que reproduce a escala de individuo y año el comportamiento estocástico colectivo de la población. El programa, desarrollado conjuntamente con Fermín Otalora (Instituto Andaluz de Geología Mediterránea, CSIC, Universidad de Granada), consiste básicamente en un evaluador estocástico de distribuciones de probabilidad, que modifica en función de dicha evaluación el estado de cada uno de los individuos de la población (Ferrer et al., 2004). Cada individuo fue identificado dentro de la población, conservando una serie de características, obtenidas de manera empírica (ver arriba) (Tablas xx). La información almacenada consistente en: (1) sexo, (2) edad, (3) pareja, (4) ascendientes, (5) población y (6) condición física; junto con un identificador único del individuo. Cada población consiste básicamente en una lista de los individuos pertenecientes a dicha población y una serie de métodos (eventos) que implementan el comportamiento anual de los individuos. Estos eventos son: (a) muerte, (b) emparejamiento

y (c) cría; estando la probabilidad de cada uno de ellos controlada por una o más distribuciones de probabilidad continuas o discretas, que parametrizan el comportamiento de cada individuo dentro de la población. En cada iteración del bucle principal de la simulación, se evalúan cada uno de estos métodos (en un orden establecido arbitrariamente) sobre cada uno de los individuos de la lista. El orden de evaluación de los individuos o de los métodos es configurable.

Características técnicas del modelo: Parametrización

Muerte: En la simulación, la muerte de un individuo es un evento booleano aleatorio dependiente de la edad de dicho individuo. En las simulaciones realizadas, esta distribución de probabilidades se trató como una variable libre que se hizo oscilar entre los valores 0.05 y 0.2.

Emparejamiento: En cada iteración del bucle principal de la simulación (equivalente a un año) cada individuo de la población no emparejado y sexualmente maduro tiene la posibilidad de elegir pareja entre los individuos no emparejados, sexualmente maduros y de sexo diferente al suyo de la población. La probabilidad de que esto suceda es la inversa de la saturación de la población, definida como la curva sigmoideal:

$$s(x) = 1 - \frac{1}{1 + (x/A)^B}$$

donde x es el número de parejas que existen actualmente en la población, y A y B son dos parámetros ajustables correspondientes al centro de la distribución acumulada ($x = A \Rightarrow s(x) = 1/2$) y a la pendiente de la probabilidad acumulada. Los valores de A y B se ajustaron para que la saturación fuera del 99% para un número de parejas calculado como la capacidad del territorio ocupado por la población.

Cría: En cada iteración del bucle principal de la simulación, cada hembra emparejada de la población tiene una oportunidad de criar nuevos pollos (máximo de dos). El número de pollos que cada hembra produce cada año se evalúa como una variable estocástica, obtenida de una distribución de probabilidad inversa discreta acumulada, a partir de una tabla que indica la probabilidad de producir anualmente un determinado número de pollos. Los valores de esta tabla se han ajustado en las simulaciones realizadas para producir (en promedio) el número de individuos nuevos correspondientes a un parámetro libre de productividad.

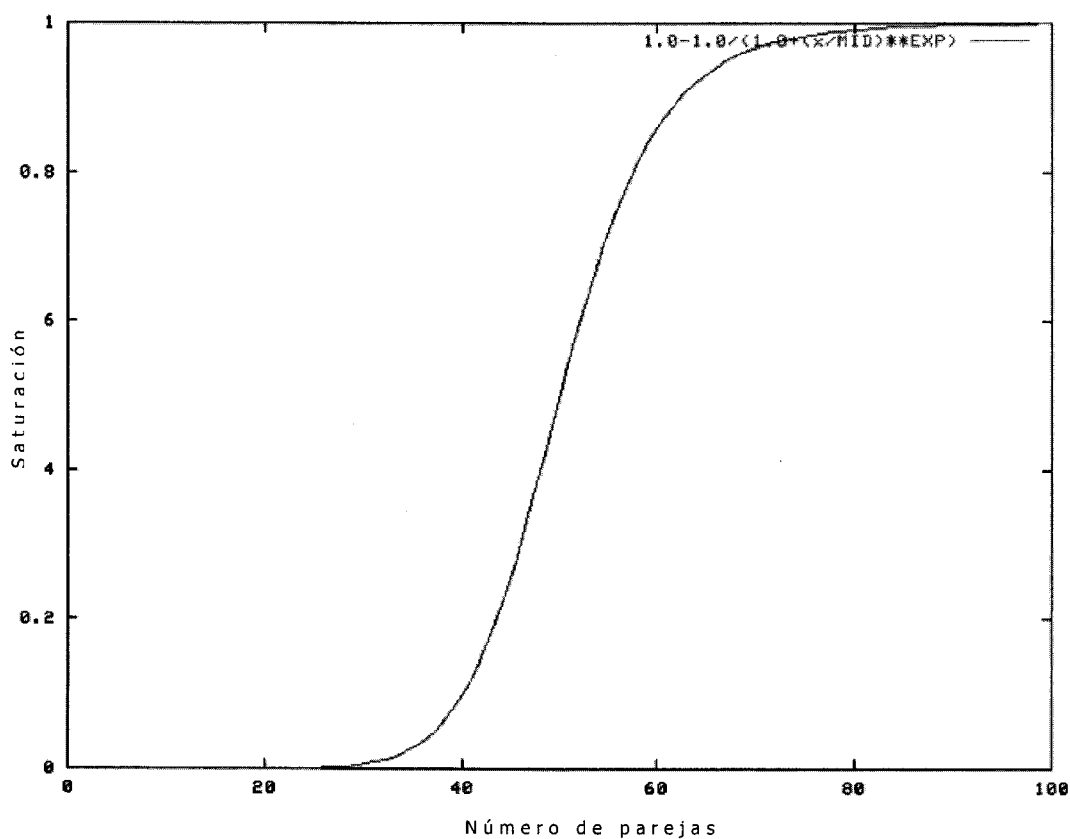
Características técnicas del modelo: Promediado estadístico

Para obtener datos estadísticamente promediados, cada simulación (correspondiente a un periodo de 100 años) se repitió 100 veces, asignándose como valor de cada uno de los datos de salida el promedio del dato correspondiente en cada una de las 100 simulaciones. Las tareas simuladas fueron elegidas aleatoriamente entre dos listas de tareas: 50% de las veces (muerte, emparejamiento, cría), 50% de las veces (emparejamiento, muerte, cría)

Modelo de Fuerteventura

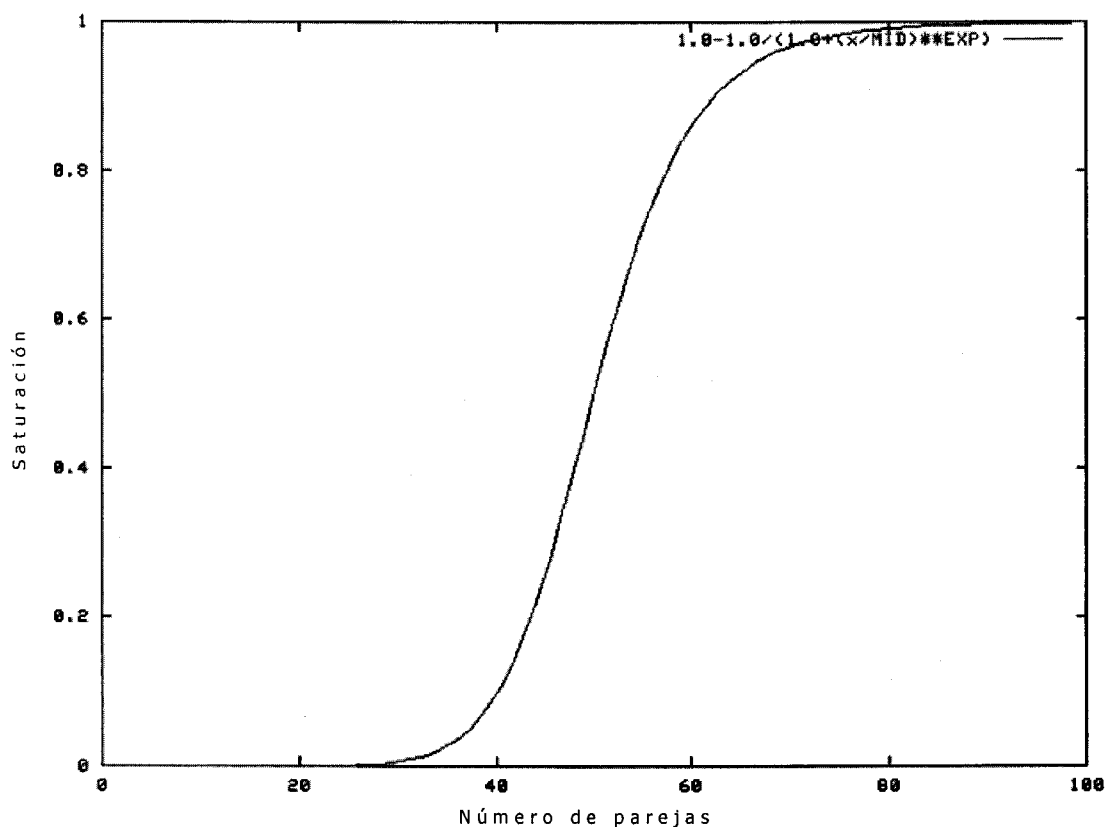
Las características de partida del modelo de viabilidad de la población para Fuerteventura fueron:

- Productividad: Simulada para valores de entre 0.2 y 1.0 ambos inclusive, con incrementos de 0.1
- Mortalidad: Simulada para valores de entre 0.09 y 0.2 (ambos inclusive) con incrementos de 0.05.
- Madurez sexual =4 años
- Proporción de sexos = 1/1
- Probabilidad de Emparejamiento: 1-Saturación
- Saturación: Sigmoidal, $1.0-1.0/(1.0+(nc/MID)^{EXP})$ donde nc es el numero de parejas en el momento de la evaluación, MID es el centro de la distribución (saturación=0.5) y EXP es un parámetro que controla la pendiente de la sigmoidal. En las simulaciones MID=50.0 y EXP=10.0.

*Modelo de Lanzarote*

Las características del PVA de la población de guirre de Lanzarote fueron similares a las mostradas anteriormente para la población de Fuerteventura (ver arriba) en cuanto a la productividad, madurez sexual y proporción de sexos. En el caso de la mortalidad y de la saturación (efectos densodependientes) las condiciones fueron:

- Mortalidad: Simulada para valores de entre 0.05 y 0.2 (ambos inclusive) con incrementos de 0.05
- Saturación: En las simulaciones MID=14.0 y EXP=15.0.
- Probabilidad de Emparejamiento :1-Saturación



Resultados

Parámetros de la población

Hasta el año 2002, se marcaron 104 individuos en Fuerteventura (55 pollos en nido y 49 capturas) y se colocaron un total de 27 emisores de telemetría convencional. La población de guirre de Fuerteventura incluida en el modelo estuvo formada por 86 individuos no emparejados y 54 reproductores. Así mismo, se detalló la frecuencia de individuos correspondientes a cada clase de edad desde 1 hasta 15 años (Tabla 1). Hasta 2002 se registraron 87 intentos de cría, siendo la productividad media de 0,51 pollos/pareja (rango 0.42-0.56, Tabla 2). La edad de la primera reproducción se estableció en 4 años (Tabla 3). La proporción de sexos en el nacimiento no difirió significativamente de 1:1 (Tabla 4), por lo que se tomó esta proporción en el modelo. La tasa de mortalidad adulta fue calculada en base a ocho individuos capturados, cuatro de los cuales fueron equipados con radioemisores.

Adicionalmente, tres individuos capturados con 4-5 años de edad alcanzaron la edad adulta (>5 años) durante el periodo de estudio. Un único ejemplar murió durante este periodo. El cálculo de la tasa de supervivencia mensual indicaba ausencia de heterogeneidad (resultados de Jolly-Seber Test2 + Test3: Chi-cuadrado = 15.783, $p = 0.397$) quizás debido al pequeño tamaño muestral para dicho análisis. El mejor modelo de supervivencia fue independiente de la edad y del tiempo, AICs: $\Phi(\cdot) p(\cdot) = 187.65$; $\Phi(\cdot) p(t) = 204.61$, $\Phi(t) p(\cdot) = 237.15$; $\Phi(t) p(t) = 346.84$. Este modelo da una tasa de supervivencia mensual de 0.991 (S.E. = 0.00938, intervalos de confianza = 0.9359-0.99868. La tasa de recaptura fue 0.3676 (S.E. = 0.04245, 95% C.I. = 0.289 – 0.454). En consecuencia, la tasa de supervivencia anual adulta en la población se situaría en torno a 0.897 (10.3% mortalidad anual). La supervivencia preadulta fue calculada en base a los datos de captura-recaptura de pollos anillados en nido ($n=25$) e inmaduros trampeados ($n=24$) entre 1998 y 2001. Siete de ellos llevaban radioemisores. Seis individuos (12.2 %) murieron o desaparecieron durante el periodo de estudio. El cálculo de la supervivencia indicaba independencia de los datos (resultados de Jolly-Seber Test2+Test3: $X^2=31.018$, $p=0.745$). El mejor modelo mostró que las tasas de supervivencia y recaptura fueron respectivamente independiente y dependiente del tiempo: AICs: $\Phi(\cdot) p(\cdot) = 187.65$; $\Phi(\cdot) p(t) = 204.61$. El modelo proporcionó una tasa de supervivencia mensual de 0.9901 (S.E.=0.00421, 95% intervalos de confianza = 0.9773 - 0.9957. Las tasas de recaptura variaron mensualmente entre 0 y 0.9157. En consecuencia, la tasa de supervivencia inmadura anual en esta población está en torno a 0.887 (11.2% mortalidad anual). En suma, la supervivencia anual adulta e inmadura fueron similares, oscilando entre los valores del 89–90%.

La isla de Lanzarote en 2002 sólo mantenía una pareja reproductora de guirre. Adicionalmente, es posible observar de manera esporádica individuos de distintas edades en la isla, llegados desde la vecina Fuerteventura (autores, no publicado). Los valores de los parámetros incluidos en el PVA fueron similares a los de la población de guirre, si bien la población de partida incluida en las simulaciones obviamente fue mucho menor (Tabla 1).

Persistencia de las poblaciones

Se han representado proyecciones a 50 y 99 años de la probabilidad de supervivencia de la población, la tasa de crecimiento, el número de parejas y el número de individuos (reproductores y no reproductores) para las poblaciones de guirre de Fuerteventura y Lanzarote. La probabilidad de supervivencia de la población de Fuerteventura decreció progresivamente en función del tiempo, si comparamos las simulaciones realizadas para 50 y 99 años (Figs. I.1 y I.2). Con los parámetros de mortalidad y natalidad actuales (10% y 0.5 respectivamente) la probabilidad de supervivencia de la población es alta. No obstante, cabe destacar que un pequeño incremento de la mortalidad supondría un aumento muy acusado del riesgo de extinción. Estas circunstancias vienen representadas por la pendiente de la gráfica (a nivel tridimensional y en el plano, ver Fig I.1 y I.2). La sensibilidad frente a variaciones en la

productividad es mucho menos acusada, como demuestra la pendiente del plano que forma con la mortalidad.

Figura 1.1 Simulación de la probabilidad de persistencia a medio plazo (50 años) para Fuerteventura.

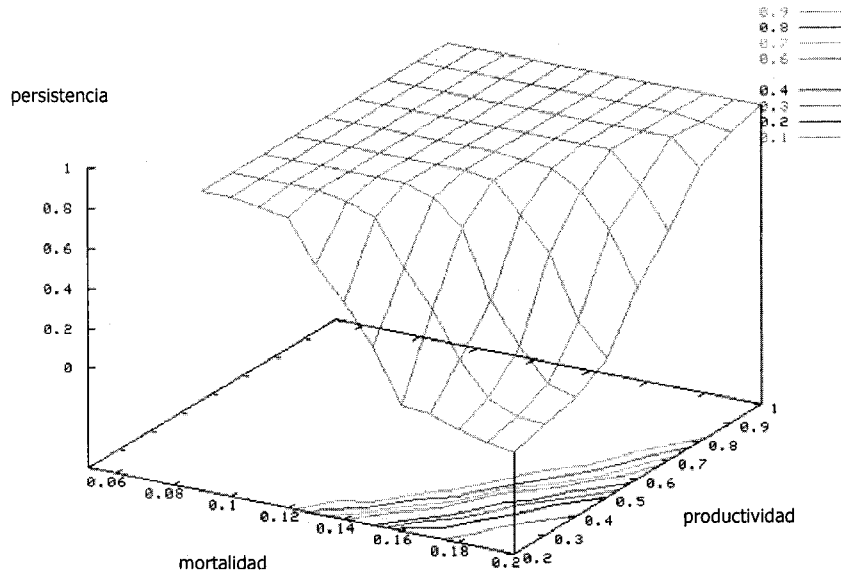
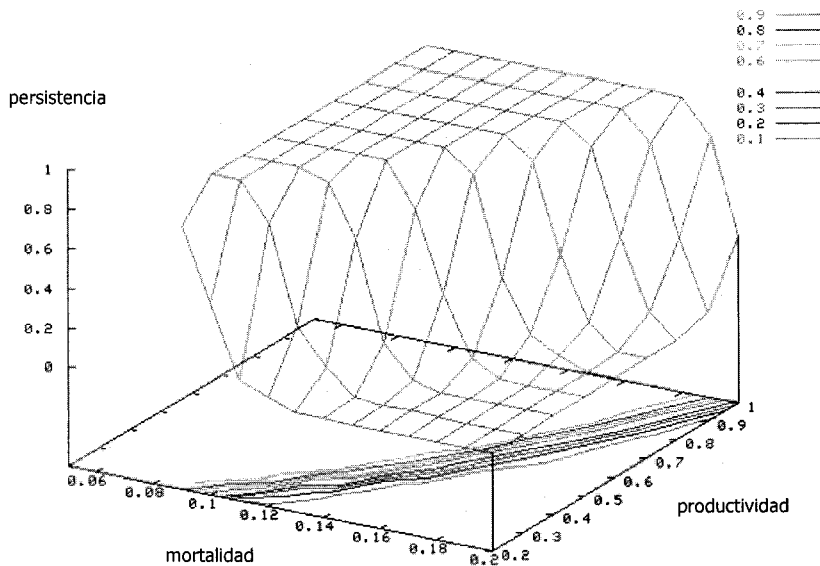


Figura 1.2 Simulación de la probabilidad de persistencia a largo plazo (99 años) para Fuerteventura.

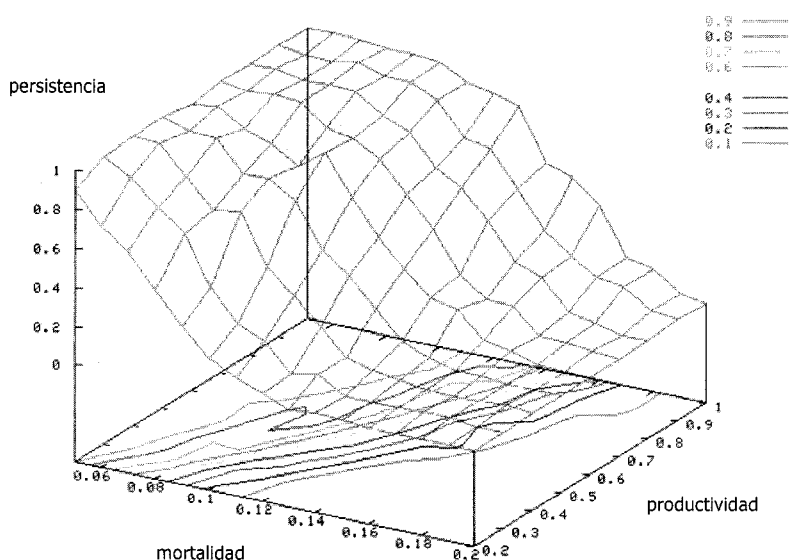


Con una tasa de mortalidad del 5% y aun con una productividad sin mejorar, similar a la actual, la población podría mantenerse en el estado actual e incluso aumentar (Fig. I.2). En este caso la población reproductora en el plazo de 99 años podría ser superior a las 100 parejas, y el número total de individuos superior al millar. Evidentemente, esto supondría la saturación de la isla.

Las simulaciones realizadas para la isla de Lanzarote revelan una altísima probabilidad de desaparición en las condiciones actuales, asumiendo que sean similares a Fuerteventura y que los pollos nacidos se integren como reproductores en la isla de nacimiento (Fig. I.3). La

población de Lanzarote podría crecer si se consiguiera alcanzar y mantener en el tiempo niveles muy bajos de mortalidad (por debajo de un 5%) aun cuando no se incrementara la productividad.

Figura 1.3 Simulaciones de la probabilidad de supervivencia a medio plazo (50 años) para la población de guirre en Lanzarote.



Discusión

La información referente a los parámetros demográficos de las poblaciones de alimoche en las Islas Canarias es muy precisa, lo que nos ha permitido desarrollar un modelo basado en el individuo. Trabajar con la población real, por tanto, posibilita obtener estimaciones fiables de viabilidad, que han sido posteriormente validadas en el transcurso de los años sucesivos a este estudio.

La población de Fuerteventura presenta actualmente una tasa de mortalidad muy elevada, especialmente para la fracción adulta, y de magnitud similar para las aves preadultas, lo cual es un fenómeno inusual en grandes aves de presa. La tasa de mortalidad adulta de los alimoches canarios está por encima de lo esperado, al contrario que la de la fracción preadultas, la que resulta ser mucho menor (ambas cercanas al 10% anual). En condiciones normales, lo que cabría esperar es que la mortalidad de fracción adulta de la población no superase el 5% anual. En el caso de la población preadultas, sin embargo, la mortalidad puede llegar a alcanzar tasas cercanas al 90% anual (Hiraldo et al., 1979; Sarrazin et al., 1994; Donázar et al., 1997). Por tanto, parece estar produciéndose un fenómeno de mortalidad invertida, que parece estar asociado a poblaciones que se encuentran muy por debajo de la capacidad del medio. Las poblaciones peninsulares de alimoche presentan tasas de mortalidad cercanas al 50% en los

dos primeros años de vida, y en torno al 80-90% durante el estadio preadulto, siendo, en condiciones normales, la tasa menor al 2% anual para la fracción adulta (O. Ceballos y J.A. Donázar, inédito). Por otro lado, la población insular de alimoche presenta la tasa de productividad más baja conocida para la especie en toda su área de distribución (Donázar et al., 2002b). Esta cifra se ha mantenido prácticamente constante a lo largo del periodo de estudio, no superando los 0.56 pollos/pareja/año, y está determinada por un alto número de fracasos reproductivos (Donázar et al., 2002b).

El hecho de considerar la edad de la primera reproducción en 4 años, sobre la base empírica del seguimiento fino de la población, tiene implicaciones en los resultados obtenidos por la simulación. La reducción en la edad de la primera reproducción tiene un gran efecto sobre la persistencia de pequeñas poblaciones, actuando como "tampón" ante el declive de dicha población (Ferrer, 2001), aunque rara vez son contemplados en los PVA (Ferrer et al., 2004). Este hecho puede introducir cierto sesgo e incluso subestimar la probabilidad de persistencia, ya que la mortalidad de adultos reproductores es probablemente el parámetro más sensible en la demografía de especies de gran tamaño, con larga vida y madurez sexual retardada (Lebreton y Clobert, 1991; Hone y Sibly, 2002; Stearns, 1992; Bowman et al., 1995; Hiraldo et al., 1996; Hunt et al., 1998; Ueta y Masterov, 2000; Whitfield et al., 2004; Ferrer et al., 2004). La reducción de la edad de la primera reproducción ha sido constatada en Fuerteventura, lo que puede estar asociado a una elevada mortalidad adulta, como de hecho ocurre, y a la virtual ausencia de individuos adultos flotantes, o no reproductores, en la población (Newton, 1979; Hunt et al., 1995; Hunt, 1998; Kenward et al., 2000). La edad de la primera reproducción en otras poblaciones de alimoche bien estudiadas, como las del Valle del Ebro, o la de Menorca, resulta ser mucho más elevada, en torno a los 7-8 años (autores, no publicado). Este hecho tiene una gran relevancia desde el punto de vista de la conservación, siendo de especial interés el estudio de los factores que regulan la edad reproductiva en una población.

La información precisa del seguimiento no sólo resulta extremadamente útil para construir un modelo realista, sino que nos permite, además, validar los resultados de dicho modelo sobre los patrones observados. De acuerdo con los resultados del PVA realizado, la población de Fuerteventura, se encuentra virtualmente estable o en muy ligero crecimiento. Esta apreciación está de acuerdo con los datos de seguimiento obtenidos en los años posteriores a 2002, en los que se ha constatado un ligero incremento del número de territorios ocupados. En el período comprendido entre 2002 y 2004 se pudo observar la recolonización de antiguos territorios ubicados en la zona más meridional de la isla, que habían sido abandonados hace décadas, y la creación de otros nuevos. No obstante, las simulaciones indicaban que pequeñas variaciones en los valores de los parámetros demográficos podrían revertir esta tendencia. De hecho, no ha tardado en notarse el efecto del aumento de mortalidad ocurrido en 2004, asociado a un serio episodio de envenenamientos (Gangoso y

Trujillano, 2005). El número de territorios ocupados descendió manifiestamente, y el número total de individuos censados también fue sensiblemente menor (Tabla II).

Un resultado particularmente interesante es el diferente efecto de la variación de dichos parámetros sobre las probabilidades de persistencia de la población. Así, la mortalidad determina cambios mucho más acusados que cualquier otra variable. Esta mayor sensibilidad de la tasa de crecimiento anual frente a la supervivencia adulta ha sido frecuentemente constatado en otras especies de aves y, en general de vertebrados, siendo más acusado en especies de larga vida (Crouse et al., 1987; Ferrer y Calderón, 1990; Ferrer e Hiraldo, 1991; Wootton y Bell, 1992; Gaona, 1993; Real y Mañosa 1997; Whitfield et al., 2004). La productividad, en cambio, no determinó variaciones importantes en la viabilidad de la población, como ha sido observado en otras muchas especies similares (Ferrer y Calderón, 1990; Bowman et al., 1995; Green et al., 1996; Hiraldo et al., 1996; Real y Mañosa, 1997; Hunt et al., 1998; Ueta y Masterov, 2000; Whitfield et al., 2004).

Con una tasa de mortalidad cercana al 5% y aun con una productividad similar a la actual (0.5), la población se mantendría, pudiendo incluso incrementarse. En estas condiciones y a largo plazo, la fracción reproductora podría superar el centenar de parejas, mientras que el número total de individuos podría ser superior al millar. La alta densidad poblacional es un fenómeno característico de las poblaciones insulares (MacArthur, 1972; Blondel et al., 1988), que aún hoy pueden ser observados en otras poblaciones isleñas de alimoche, como la de Menorca (30 parejas 781.84 Km²) o la de Socotra. Aunque la población de alimoche de Fuerteventura podría alcanzar densidades superiores a las actuales, como de hecho ocurrió en varias islas del archipiélago en el pasado, especialmente Gran Canaria y Tenerife (Meade-Waldo, 1983; Bannermann, 1963; Martín y Lorenzo, 2001), estas cifras supondrían la saturación de la isla. En ese caso, otros factores cobrarían importancia en la regulación de la población, como los ligados a la densodependencia o a la competencia tanto intra como interespecífica, entre otros (ver capítulo VII).

Así mismo, el tamaño actual de la población y el conocimiento de la misma hace pensar que la baja natalidad observada no es probablemente un fenómeno densodependiente, sino que puede estar relacionado con otros factores más sutiles, como por ejemplo los derivados de la presencia de patógenos, contaminantes o de la baja variabilidad genética o endogamia (Donázar et al., 2002b; Kretzmann et al., 2003).

La probabilidad de persistencia de la población de Fuerteventura decrece progresivamente en función del tiempo. Esto indica que la estocasticidad (demográfica genética y/o ambiental) puede llegar a desempeñar un importante papel, determinando un incremento en el riesgo de extinción con el paso del tiempo, como sería lógico esperar. Por otro lado, y a más corto plazo, cualquier incremento de la mortalidad, por pequeño que sea, puede conducir rápidamente a la desaparición de la población de guirres. Sería suficiente un incremento en torno al 10-15% para desencadenar este proceso. Desde el punto de vista práctico de la conservación, es necesario trabajar, por tanto, de modo preferente en la reducción de la

mortalidad, especialmente de la fracción adulta y preadulta (ej., Ferrer e Hiraldo, 1991; Real y Mañosa, 1997), diseñando las estrategias de manejo oportunas orientadas en el sentido de aumentar la supervivencia, frente a las relativas a productividad, que actualmente no resultan prioritarias. Además, aquellas son más efectivas desde el punto de vista demográfico, y por otra parte, su implementación resulta más sencilla. Las principales causas de mortalidad no natural de los alimoche canarios han sido claramente identificadas, siendo los accidentes en líneas eléctricas y el veneno las de mayor importancia en la actualidad (Donázar et al., 2002b; Gangoso y Palacios, 2002; Gangoso y Trujillano, 2004).

A una escala mayor, las poblaciones insulares pueden estar estructuradas como una metapoblación (Levins, 1969; Gilpin, 1987; Harrison 1991; Harrison et al., 1988), con parches discretos interdependientes de hábitat apropiado (las islas) conectados por un medio hostil. La conectividad entre los parches puede influenciar la tasa de recambio y de ocupación de los mismos, lo que puede influir decisivamente en la probabilidad de persistencia de una población en un parche determinado, al igual que la calidad del hábitat de éstos (Dennis y Eales, 1999; Hanski, 2001). La metapoblación de alimoche canario ha quedado reducida a sólo dos poblaciones, que presentan cierto flujo, aunque escaso, de individuos entre islas (autores, no publicado). Fuerteventura y Lanzarote, separadas por unos 11 Kms, presentan grandes similitudes ecológicas, pero difieren enormemente en su grado de humanización. La isla de Lanzarote, con una considerable densidad de población humana, si se compara con la vecina Fuerteventura (100 personas/km² frente a 30/km², Martín y Lorenzo, 2001), sumado a la alta presión turística (cerca de dos millones de visitantes al año), ha experimentado en las últimas décadas una ocupación y transformación del territorio sin igual. Acorde con ello, las infraestructuras se han multiplicado y los usos tradicionales han ido desapareciendo. La estabulación sistemática de la ganadería y la imposibilidad de depositar de animales muertos en muladares tradicionales ante el severo control de las medidas contra las EEB, reducen al máximo los recursos tróficos para los carroñeros como el guirre. La utilización incontrolada de pesticidas y fertilizantes en los cultivos de viñas (66% de la superficie insular) sigue siendo una práctica habitual, incluso en espacios protegidos, para combatir las plagas de langosta africana (*Schistocerca gregaria*) que periódicamente afectan a las islas (Martín y Cabrera, 2004). El estudio de prospección de líneas eléctricas realizado por Lorenzo et al. (1997) en Lanzarote puso de manifiesto la alta siniestralidad de estas estructuras (162 aves muertas pertenecientes a 20 especies distintas).

Por tanto, el asentamiento de guirres inmigrantes a Lanzarote y Alegranza desde Fuerteventura parece poco probable en las actuales condiciones. Por el contrario, es más posible que los pollos nacidos en estas islas se desplacen y asienten en Fuerteventura por efecto de atracción conoespecífica (Smith y Peacock, 1990...), especialmente los juveniles (Stamps, 1987; 1988; Shields et al., 1988), como de hecho parece estar ocurriendo. Hasta el momento se han marcado cinco pollos de guirre nacidos en el islote de Alegranza. Todos ellos, excepto el pollo nacido en 2005, han sido recapturados en varias ocasiones en Fuerteventura,

uno de ellos sólo tres meses después de ser marcado en el nido. De estos pollos, tres, es decir, el 60% han muerto en Fuerteventura por causas relacionadas con actividades humanas (dos por accidentes con las líneas eléctricas y uno por veneno). Por tanto, la posibilidad de disminuir la probabilidad de extinción en Fuerteventura a través de un "efecto rescate" (Brown y Kodric-Brown, 1977; Smith, 1980) de los individuos procedentes de Lanzarote parece muy baja. Por el contrario, no cabe descartar el efecto de una dinámica fuente/sumidero que puede estar conduciendo a que los inmaduros atraídos desde Lanzarote hacia Fuerteventura encuentren la muerte rápidamente en esta isla, con lo que la recuperación se tornaría aún más difícil.

Desde el punto de vista de la conservación de la metapoblación canaria de alimoche, la persistencia de la misma depende del balance entre las tasas de extinción y colonización locales (Levins, 1969; Hanski, 1998). El reforzamiento de Lanzarote mediante pollos introducidos elevaría la productividad o la tasa de inmigración, incrementando la capacidad de recuperación de la población (Hanski, 1998). Sin embargo, parece claro que la existencia de guirres en Lanzarote no podría garantizarse sólo mediante la reintroducción. La recuperación de las poblaciones de guirre en Lanzarote es totalmente dependiente de una futura tendencia positiva de la población de Fuerteventura. Una vez que la población majorera comience a recuperarse, será el momento de contemplar la posibilidad de reforzar los guirres de Lanzarote mediante introducciones. Mientras tanto, medidas similares a las que se apliquen en Fuerteventura deben implementarse en Lanzarote, siempre teniendo en cuenta las características ecológicas de la isla.

Dada la importancia de la mortalidad sobre la persistencia de la población, uno de los pilares para la conservación inmediata del guirre en Canarias es minimizar o incluso eliminar las actuales causas de mortalidad no natural. Sobre la base de estos resultados, se recomendó intervenir en este sentido, siendo las actuaciones correspondientes a la corrección de tendidos eléctricos y el control del uso de cebos envenenados uno de los ejes principales del proyecto LIFE-Naturaleza que actualmente se lleva a cabo en Fuerteventura para la población de guirre.

Tabla 1. Edad y frecuencia de los individuos en la población inicial de Fuerteventura (arriba) y Lanzarote (abajo) para el año 2002.

		<i>A No emparejados N=86</i>								<i>B emparejados N=54</i>							
A	<i>Edad</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
	<i>N</i>	15	16	12	14	8	8	4	2	1	1	1	1	1	1	1	
B	<i>Edad</i>	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	-	-	-	
	<i>N</i>	1	2	5	6	7	6	6	5	5	4	5	2	-	-	-	

		<i>A No emparejados N=8 B emparejados N=2</i>							
A	<i>Edad</i>	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>N</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
B	<i>Edad</i>	8	9	-	-	-	-	-	-
	<i>N</i>	1	1	-	-	-	-	-	-

Tabla 2. Evolución de los parámetros reproductores de la población de guirre en Canarias (Fuerteventura y Lanzarote). Para los cálculos del modelo sólo se utilizaron datos hasta 2002.

AÑO	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
Territorios ocupados	20	23	21	25	27	34	31	29
Productividad (a)	0.55	0.50	0.42	0.56	0.52	0.56	0.58	0.62
n	9	16	19	25	25	34	27	25

(a). Productividad: Nº de pollos volantes/ nº de parejas controladas.

Tabla 3. Reclutamiento de la población de guirres de Fuerteventura (sin datos de Lanzarote).

EDAD	2000	%	2001	%	2002	%	2003	%	2004	%
3	0/3	0	0/8	0	0/12	0	0/10	0	1/14	0,07
4	0/4	0	0/4 (3/7)	0,43	0/8 (1/9)	0,11	2/12 (3/13)	0,17 (0,23)	0/8	0
5	0/3	0	4/10	0,4	0/4	0	3/8	0,37	1/10	0,20
6			1/3	0,33	0/10	0	2/3	0,67	0/8	0
7					1/3	0,33	1/10	0,1	0/7	0

Los números entre paréntesis corresponden a los cálculos realizados incluyendo individuos no marcados de edad conocida.

Tabla 4. Sex ratio de los pollos de guirre nacidos en el período 1998-2003.

AÑO	Males	Females	% M
1998	3	3	0,50
1999	7	2	0,77
2000	7	3	0,70
2001	8	7	0,53
2002	8	7	0,53
2003	7	10	0,41
2004	6	8	0,43
2005	10	7	0,59

Media 0,56

Figura.1.4 Gráficos correspondientes a la simulación de la tasa de crecimiento de la población de guirre de Fuerteventura a medio (50 años), arriba, y largo plazo (99 años), abajo.

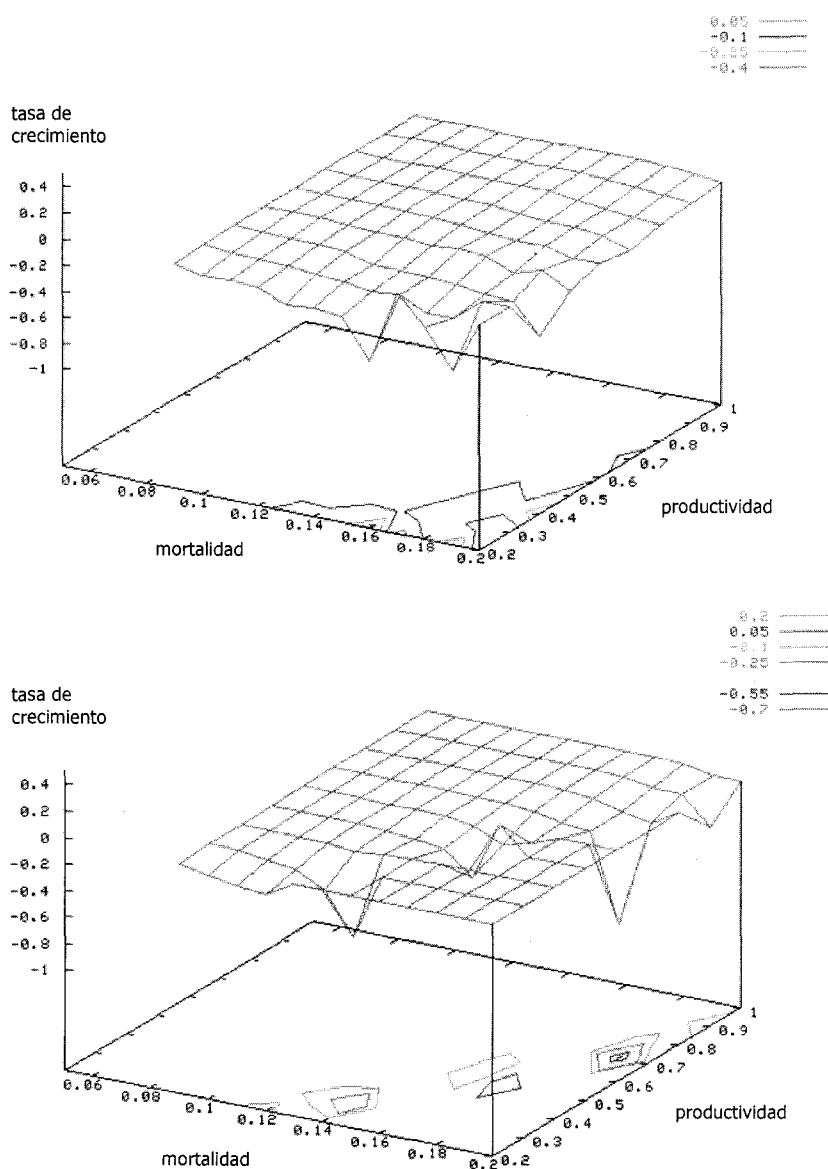


Figura 1.5 Gráficos correspondientes a la simulación del número de parejas de guirre de Fuerteventura a medio (50 años) , arriba, y largo plazo (99 años), abajo.

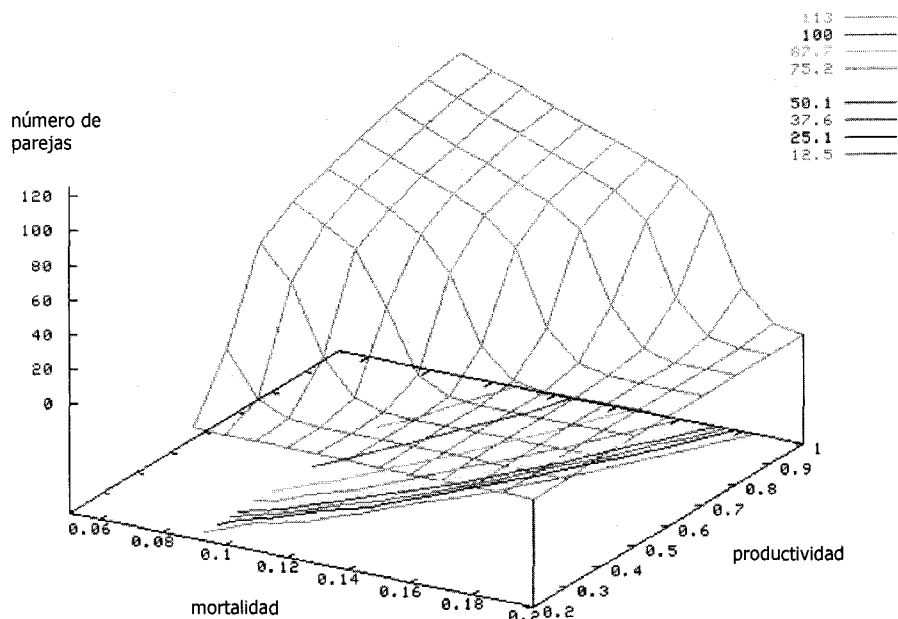
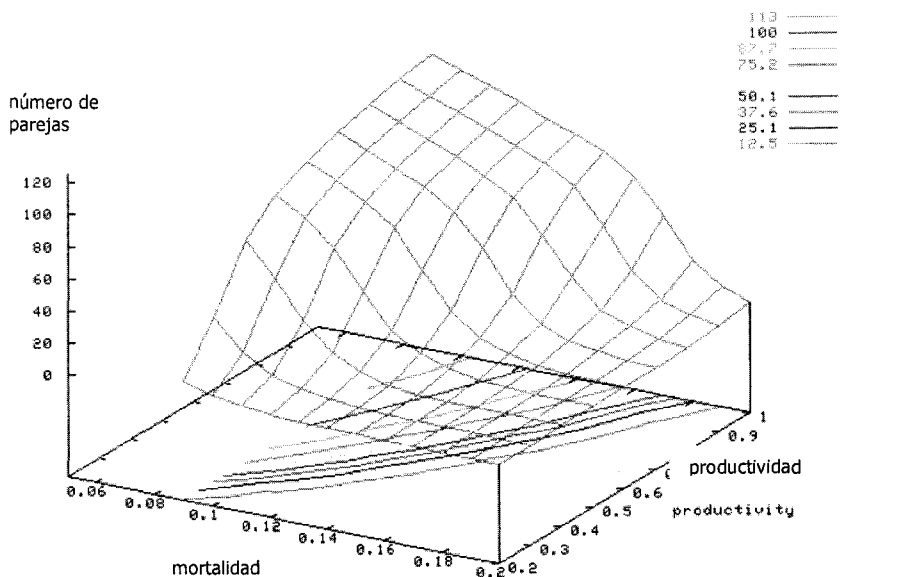


Figura 1.6 Gráficos correspondientes a la simulación de la tasa de crecimiento de la población de guirre de Lanzarote a medio (50 años), arriba, y largo plazo (99 años), abajo.

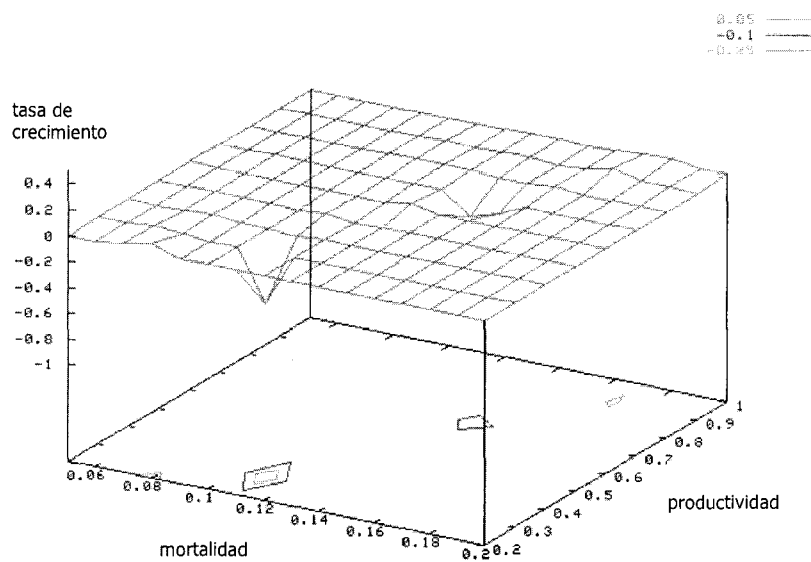
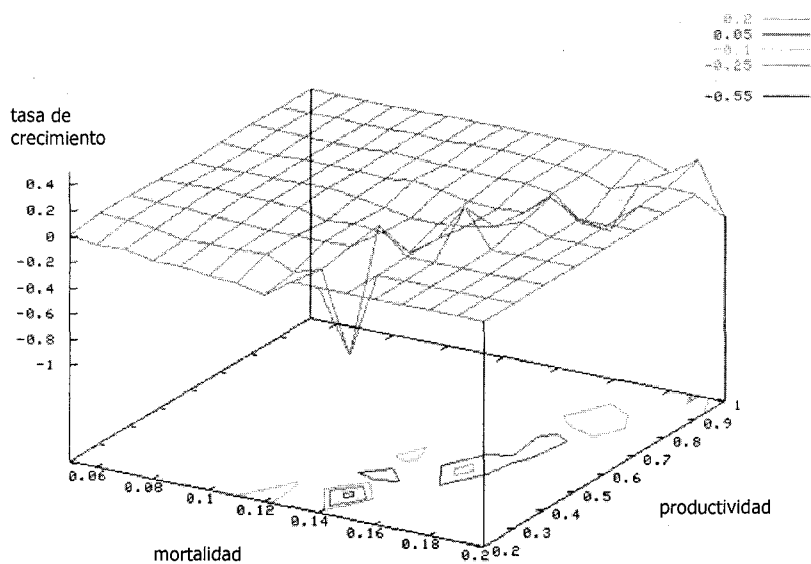


Figura 1.7 Gráficos correspondientes a la simulación del número de parejas de guirre en Lanzarote a medio (50 años), arriba, y largo plazo (99 años), abajo.

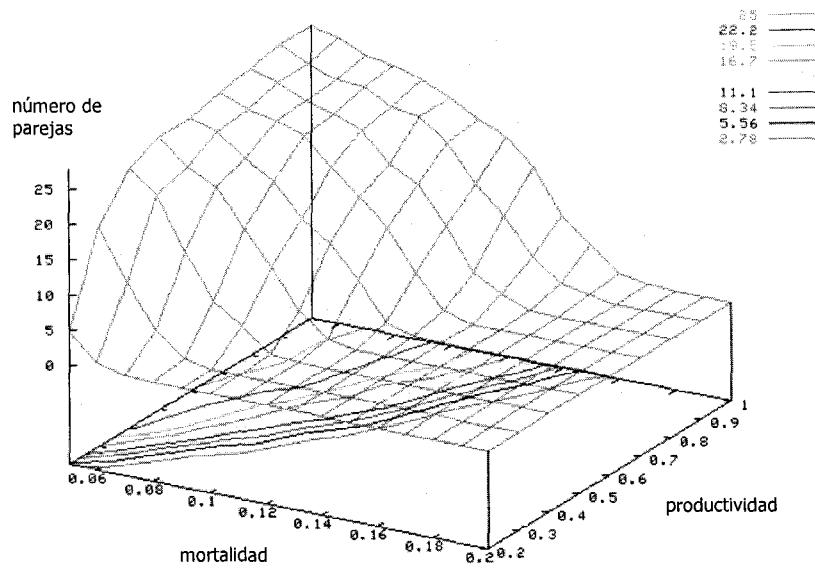
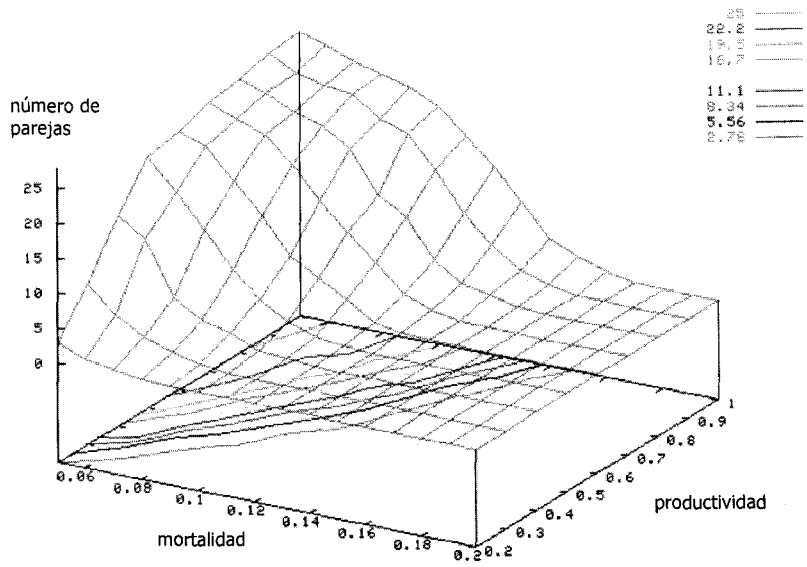


Figura 1.8 Gráficos correspondientes a la simulación del número de individuos de guirre en Lanzarote a medio (50 años), arriba, y largo plazo (99 años), abajo.

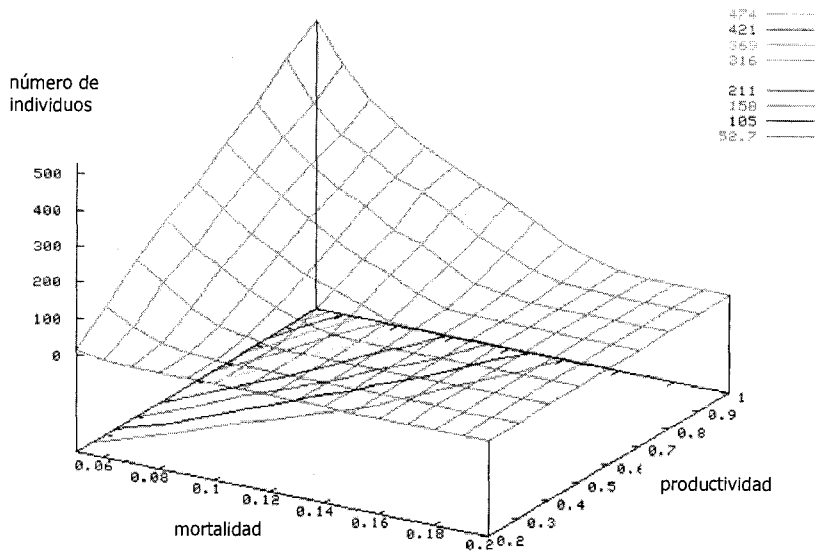
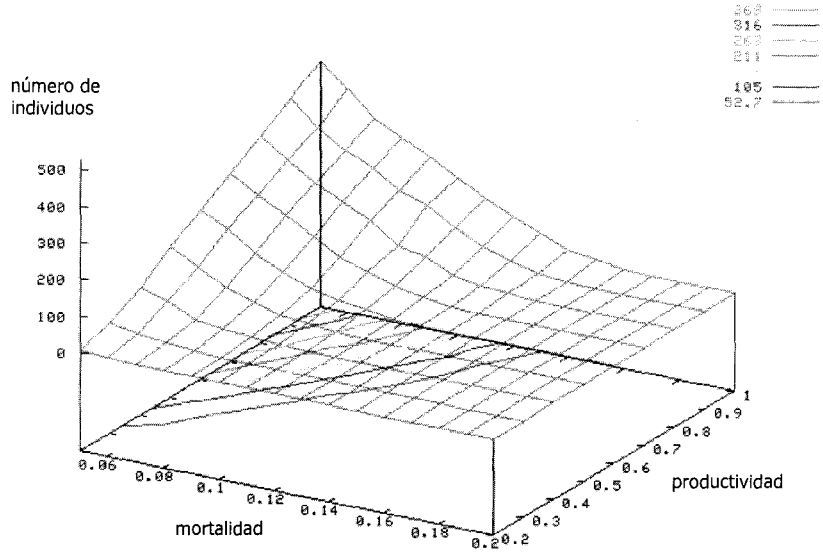
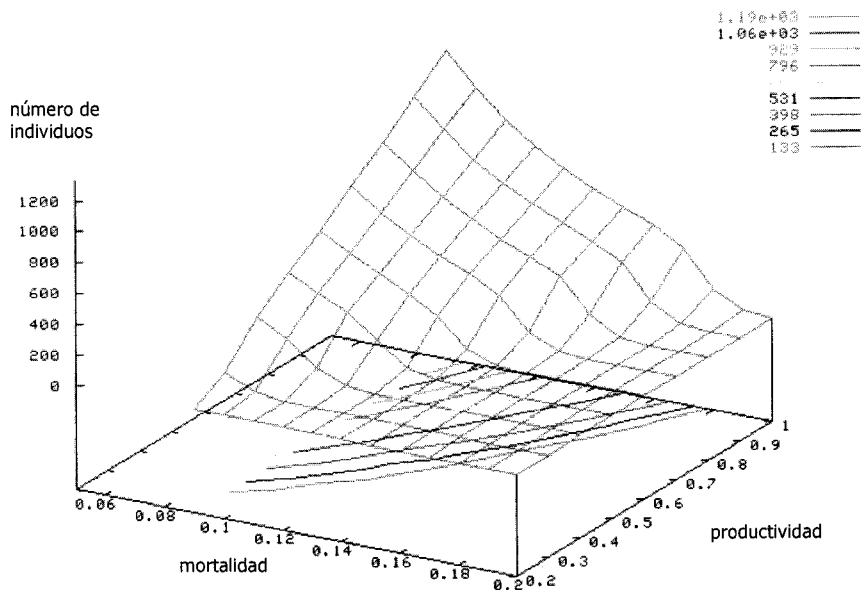


Figura 1.9 Gráficos correspondientes a la simulación del número de individuos en la población de guirre de Fuerteventura a largo plazo (99 años).



**Capítulo V: CONSECUENCIAS DE LA INTOXICACIÓN
POR PLOMO EN EL ALIMOCHE (*Neophron percnopterus*):
UNA APROXIMACIÓN COMPARATIVA ENTRE
POBLACIONES INSULARES Y CONTINENTALES**

CONSECUENCIAS DE LA INTOXICACIÓN POR PLOMO EN EL ALIMOCHE (*Neophron percnopterus*): UNA APROXIMACIÓN COMPARATIVA ENTRE POBLACIONES INSULARES Y CONTINENTALES

Resumen

La intoxicación por plomo ha sido descrita en dieciocho especies de rapaces. El plomo es depositado en el medio a través de distintas actividades humanas y, aunque existen muchas formas de incorporación de este metal, en el caso de las rapaces, la principal vía es la ingestión de perdigones embebidos en piezas de caza no cobradas. Los efectos subletales del plomo son muy diversos, y rara vez han sido constatados en poblaciones silvestres. En este trabajo realizamos una aproximación amplia a estos efectos a través del análisis de sangre y hueso en dos poblaciones de alimoche, una población insular sedentaria y una población continental migradora, que presentan distinto grado de exposición a este metal. La población insular presentó una mayor prevalencia de concentraciones elevadas de plomo en sangre, que fueron más altas durante el periodo cinegético en la isla. El examen de la morfología eritrocítica fue compatible con una respuesta eritropoyética ante la anemia inducida por intoxicación por plomo. Los huesos fueron analizados mediante espectrometría de infrarrojos por transformada de Fourier (FTIR) y difracción de Rayos X, mostrando una mayor concentración de plomo en la población insular, la cual estuvo directamente relacionada con la edad de los individuos, manifestando la existencia de una exposición crónica. Las propiedades estructurales del hueso se vieron negativamente afectadas por este contaminante, disminuyendo el grado de mineralización en función de la concentración de plomo. Estos resultados ponen de manifiesto la relevancia del papel que la intoxicación por plomo puede estar desempeñando sobre el declive de poblaciones amenazadas expuestas a este contaminante, y la necesidad de realizar mejores monitoreos dirigidos a evidenciar los efectos "silenciosos" del plomo y sus posibles interrelaciones con otros factores limitantes.

Introducción

El plomo es un metal pesado de gran persistencia ambiental, que puede ser incorporado al medio de múltiples formas, principalmente por actividades humanas de tipo industrial, minera y cinegética (Pattee, 1984). La intoxicación por plomo en aves ha sido puesta de manifiesto desde hace más de un siglo (Grinnell, 1894; Bellrose, 1959), siendo sus efectos tóxicos de sobra conocidos. Las intoxicaciones agudas por este metal (exposición a una alta concentración de plomo durante un periodo de tiempo corto) pueden causar la muerte de los individuos (Ramo et al., 1992; Mateo et al., 1998), mientras que la exposición crónica (exposición prolongada a concentraciones menores) puede tener efectos subletales diversos, afectando al éxito reproductor (Burger et al., 1986), comportamiento, respuesta inmune (Rocke y Samuel, 1991; Redig et al., 1991; Trust et al., 1990) y fisiología (Burger, 1995; Burger y Gochfeld, 1996; Mateo et al., 1997; Fair y Ricklefs, 2002). La suma de los efectos a nivel de individuo puede resultar, como es lógico, en declives de las poblaciones afectadas, lo que puede resultar grave cuando se trata de especies amenazadas (García-Fernández et al., 2005).

La mayoría de los estudios se han centrado en aves acuáticas, ya que este grupo presenta una alta predisposición a la intoxicación por plomo, (que incorporan a través de la ingestión de perdigones sueltos en el medio, Mateo, 1998), dado que su hábitat principal es una de las áreas con mayor presión cinegética. La elevada mortalidad de aves acuáticas a consecuencia del plomo, (en Estados Unidos estimada en 1.6-2.4 millones de aves anualmente, Bellrose, 1959, Friend, 1987), llevó incluso a modificar las legislaciones existentes en muchos países (Mateo, 1998), prohibiéndose en España el uso y tenencia de este tipo de munición en zonas húmedas Ramsar (Real Decreto 581/2001). Las rapaces (Falconiformes), situadas en la cúspide de las cadenas tróficas, son el segundo grupo en importancia afectado por este contaminante (Burger, 1995). Aunque existe una diferente exposición en relación con sus hábitos alimenticios y la probabilidad de ingestión de Pb (Mateo et al., 2003) y una diferente susceptibilidad a sus efectos (Custer et al., 1984; Beyer et al., 1988), la intoxicación letal por plomo se ha descrito en 18 especies de rapaces silvestres (Pain et al., 2005), tanto predatoras (p.e. águila imperial ibérica *Aquila adalberti*, Hernández, 1995; Mateo et al., 2001), como carroñeras (buitre leonado *Gyps fulvus*, Mateo et al., 1997a).

La intoxicación por plomo ha sido identificada como una de las principales amenazas para especies como los pigargos americano (*Haliaeetus leucocephalus*) o europeo (*H. albicilla*) (Franson, 1996, Kenntrner et al 2001), o el cóndor de California (*Gymnogyps californianus*), Wiemeyer et al., 1986, 1988) cuyo declive y recuperación están íntimamente relacionados con este contaminante (Behrens y Brooks, 2000). No obstante, los estudios acerca de efectos de la intoxicación por plomo en aves de presa han estado tradicionalmente limitados a aspectos descriptivos y son escasos los trabajos que hayan podido abordar en profundidad esta problemática entre rapaces silvestres (Mateo et al., 1999; Margalida y Heredia, 2005; Pain et al., 2005), y mucho menos aún, ahondar en las consecuencias a nivel individual (Blanco et al.,

2004) y los efectos ecológicos de la intoxicación por plomo. Una aproximación más compleja y, por tanto, de mayor interés, resulta particularmente difícil, ya que en la práctica totalidad de los casos se trata de especies con pequeños tamaños poblacionales y amenazadas, lo que, por un lado, dificulta su captura para la obtención de muestras, y por otro lado, imposibilita llevar a cabo estudios de tipo experimental o aquellos que impliquen el sacrificio del animal.

La incorporación de este metal en rapaces puede producirse a través de distintas formas (Harrison, 1986; Mateo, 1998), pero multitud de trabajos evidencian que la principal vía de entrada del plomo es la ingestión total o parcial de presas de caza no cobradas, conteniendo esquirlas de plomo en su interior (Redig et al., 1980; Mateo, 1998; Pattee y Hennes, 1983; García-Fernández et al., 1997, Clark y Scheuhammer, 2003; Pain et al., 2005). Aunque las esquirlas pueden ser regurgitadas en las egagrópilas, su ingestión repetida puede producir intoxicación aguda (Patee et al., 1981; Mateo et al., 2001), ya que parte de éstas son disueltas por los jugos gástricos en el estómago (pH en ventrículo= 1-1.2 en la mayoría de las aves de presa). Una vez absorbido, el plomo pasa rápidamente a diversos tejidos y órganos, principalmente sangre, hígado, riñones y hueso. Mientras que el plomo en los tejidos blandos tiene una tasa de recambio de semanas o meses, es retenido en el hueso durante años, reflejando una intoxicación de tipo reciente o crónica, respectivamente (Scheuhammer, 1987; Pain et al., 2005).

Existen distintos métodos para evaluar la exposición al plomo. Una de las técnicas más habituales en rapaces es el análisis de egagrópilas, el cuál nos permite determinar la presencia de plomo en la población estudiada, así como la frecuencia de exposición, estacionalidad y presas asociadas (Mateo, 1998). A nivel individual, la presencia de este metal puede ser directamente medida en la sangre, localizándose principalmente en los eritrocitos (>90%). Así, se considera que concentraciones >0.2 µg/ml en sangre son indicativas de exposición anormal, mientras que niveles superiores a 0.5 µg/ml son diagnósticos de plumbismo (LaBonde, 1995; Mateo, 1998). El examen hematológico permite obtener evidencias tanto de la exposición como de los efectos que el plomo ejerce sobre los organismos. La exposición prolongada al plomo inhibe la síntesis de precursores de la hemoglobina, causando anemia y acumulación de ácido delta aminolevulínico (d-ALA) en la sangre y orina, reduciendo también la vida media de los eritrocitos (Goyer, 1996; Mateo, 1998). La anemia regenerativa inducida por el plomo está asociada a una marcada respuesta eritropoyética, por lo que mediante el análisis de frotis se puede detectar un incremento en el número de eritrocitos inmaduros, policromáticos e hipocrómicos (Goyer, 1996; Campbell, 1994). En individuos muertos recientemente se puede recurrir al análisis de órganos como el hígado o los riñones, pero esta circunstancia se produce rara vez en poblaciones silvestres, por lo que el análisis de huesos se convierte en el método más eficaz, y además, el único que nos permite evaluar la exposición a largo plazo.

El hueso es un tejido calcificado metabólicamente activo, que se encuentra en continua remodelación (Lowestam, 1981; Boskey, 1999; Miller et al., 2001). La mineralización está regulada por una serie de procesos complejos, que pueden ser alterados por factores de tipo

endocrino (Bohannon et al., 2000), genético o ambiental (Glimcher, 1998; Andrews, 1989; Lind et al., 1999). Recientes estudios han puesto de manifiesto que ciertos contaminantes ambientales, como los metales pesados, pueden afectar directamente a la tasa de renovación del hueso, mediante la alteración de la actividad de osteoblastos y osteoclastos (Pounds et al., 1991; Lundholm, 1995; Kanti y Smith, 1997; Schirrmacher et al., 1998; Berglund et al., 2000). El ión Pb^{++} actúa como un análogo del ión Ca^{++} , compitiendo con él y sustituyéndolo con gran afinidad en el tejido óseo (Ehle, 1993; Scheuhammer, 1987). El plomo se acumula en el hueso durante toda la vida del individuo (Pain, 1996), llegando a suponer el 84-90% del total de plomo presente en el organismo (García-Fernández et al., 1997). Acorde con los datos revisados, niveles en hueso $>10-20 \mu\text{g/g}$ se consideran elevados (intoxicación subclínica), mientras que niveles $>20 \mu\text{g/g}$ son compatibles con intoxicación letal (Mateo et al., 2003). En general, las hembras acumulan mayores niveles de Pb en hueso que los machos. Así mismo, las hembras reproductoras pueden acumular 4-5 veces más Pb que las no reproductoras (Finley y Dieter, 1978). Esta mayor deposición está relacionada con el aumento en la tasa de renovación del calcio esquelético, necesario para la formación de la cáscara de huevo durante la reproducción (Taylor, 1970).

En este trabajo se analiza la exposición y los posibles efectos negativos del plomo en una población insular de alimoche (*Neophron percnopterus*), contrastando los patrones observados con poblaciones continentales de la misma especie, mediante la determinación toxicológica de los niveles de plomo y sus efectos en diversos tejidos. Nuestra hipótesis es que la población de alimoche canario presenta una mayor exposición al plomo que las poblaciones de alimoche continentales, y que esta alta exposición tendrá claros efectos negativos sobre los individuos. Por tanto, si los individuos canarios están en efecto más expuestos al plomo, podemos predecir que: (a) la frecuencia de aparición de esquirlas de plomo en egagrópilas será mayor en esta población que en la continental, (b) las intoxicaciones de tipo agudo reflejadas en el análisis de sangre serán más frecuentes que en la población continental (c) los niveles de plomo en hueso, indicativos de exposición crónica, serán más elevados en la población canaria, y si esto es así, (d) esperamos encontrar, por tanto, un efecto de bioacumulación en el hueso, que se verá reflejado en una relación positiva de la concentración de Pb con la edad. Por todo lo anterior, la intoxicación por plomo tendrá efectos negativos sobre los individuos más afectados, de modo que a nivel individual esperamos encontrar: (e) una relación negativa entre la concentración de plomo y el grado de mineralización de los huesos. Dentro de la población canaria, (g) la exposición al plomo se verá reflejada en alteraciones de los parámetros sanguíneos que indican respuesta ante una anemia regenerativa inducida por este contaminante.

Material y métodos

Área y poblaciones de estudio

Para testar estas predicciones se realizó un estudio comparativo entre distintas poblaciones de alimoche, una población insular y una población continental, las cuales difieren ampliamente en cuanto a su grado de exposición al plomo. Dentro de la población continental se incluyen individuos procedentes de Cádiz, Valle del Ebro y Segovia. A diferencia de la población insular, Las poblaciones peninsulares son migradoras, localizándose sus cuarteles de invernada en la zona del Sahel en el continente africano (Cramp y Simmons, 1980). La población de alimoches de Cádiz (9,500 Km²) mantiene aproximadamente 30 parejas reproductoras. Esta población apenas depende de los muladares tradicionales, sino que los individuos se alimentan mayoritariamente de carcasas de ganado extensivo y presas silvestres, principalmente conejo y palomas, como pone de manifiesto el examen del contenido de egagrópolis y presas encontradas en los nidos (Benítez et al., 2003). En el Valle del Ebro, (provincias de Zaragoza, Navarra y Huesca, 100 parejas, 12400 Km²) los alimoches consumen principalmente carcasas de ganado en muladares, presas silvestres, y restos de ganado doméstico y basuras en vertederos (Donázar, 1993, autores, no publicado). La población de Segovia (25 parejas Km²) se alimenta fundamentalmente en muladares, donde se depositan mayoritariamente carcasas de cerdos, aunque también consume presas silvestres, especialmente palomas, y visita con regularidad vertederos de residuos humanos (autores, no publicado). Las poblaciones peninsulares permanecen en las distintas áreas de reproducción entre los meses de marzo-septiembre (del Hoyo et al., 1994), y por tanto, su presencia no se solapa con la temporada cinegética en España, la cuál comienza en otoño-invierno, finalizando en los meses de enero-febrero, justo antes de la migración prenupcial de los alimoches. No obstante, en el período comprendido desde mediados de agosto hasta septiembre tiene lugar en la península lo que se conoce como media veda, durante la cuál se cazan conejos (*Oryctolagus cuniculus*) y tórtolas (*Streptopelia turtur*) con escopeta. La intoxicación por plomo no ha sido descrita en las zonas de invernada Africanas, y se ha sugerido que ésta debe ser baja (Mateo et al., 1999).

La población de alimoches de Fuerteventura (30 parejas, 1662 Km²) es sedentaria (Cramp y Simmons, 1980; Donázar et al., 2002b). El estudio de la alimentación realizado, muestra que la dieta consiste mayoritariamente en carcasas de presas silvestres, sobre todo conejo y paloma, y carcasas de cabra doméstica y semi-silvestre (Medina, 1999; Gangoso et al. 2005). La isla de Fuerteventura soporta una alta presión cinegética. Prácticamente toda la superficie insular es coto de caza potencial. Las especies cinegéticas son: conejo, Perdiz moruna (*Alectoris barbara*), Ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus*), codorniz (*Coturnix coturnix*), paloma bravía y recientemente los gatos asilvestrados (Dpto. de Caza. Consejería de Medio Ambiente, Caza, Seguridad y Emergencias del Cabildo de Fuerteventura). El número de licencias de caza fue de 1,984 en 2005, a las que habría que sumar el aproximadamente centenar de cazadores que llegan a Fuerteventura procedentes de otras islas. La temporada cinegética tiene una duración de 13-14 días (sólo domingos), y generalmente tiene lugar en los meses de Agosto a Noviembre.

Métodos

Para determinar inicialmente la exposición al plomo de las poblaciones de alimoche se recogieron un total de 751 egagrópilas en los dormideros comunales de la especie (424 egagrópilas en Fuerteventura en el año 2000 y 327 en el Valle del Ebro en el período 1999-2003). Las egagrópilas fueron separadas individualmente con una envoltura de papel de aluminio y analizadas mediante rayos X. Aquellas que presentaron esquirlas en su interior fueron diseccionadas y examinadas con lupa binocular, para determinar el tipo de presa asociada.

Durante el periodo 1999-2005 se obtuvieron 137 muestras de sangre de alimoches canarios, tanto de pollos volantones (N=61) como de individuos de otras edades capturados con redes cañón (N=76). Adicionalmente se tomaron 32 muestras de individuos continentales inmaduros y adultos (10 individuos de Aragón en 2002, 19 de Segovia en 2003-2004 y 3 de Cádiz en 2003). De cada individuo se extrajo una pequeña cantidad de sangre (1 ml) de la vena braquial, siendo almacenadas en tubos de heparina-litio e inmediatamente congeladas a -20°C. Finalmente, de cada individuo se obtuvieron dos frotis, los cuales fueron fijados 3 min. en metanol y teñidos con May-Grünwald Giemsa. De estos, se seleccionaron 64 individuos de la población canaria para la determinación de distintos parámetros hematológicos: porcentaje de policromasia, presencia y porcentaje de eritrocitos inmaduros, hipocrómicos, fusiformes y existencia de anomalías nucleares.

Las muestras de hueso se extrajeron de 39 alimoches recogidos como cadáveres entre los años 1999 y 2004. De entre estos, 28 procedían de Fuerteventura, 6 de Navarra y 5 de Cádiz. La edad se conocía en 16 ejemplares canarios, y en todos los individuos continentales. La edad y el sexo se conocía en 14 ejemplares canarios, 3 navarros, y 2 procedentes de Cádiz. El húmero (derecho 66.7% de los casos, o izquierdo 33.3%) de cada individuo fue extraído, medido y pesado tras retirar con un bisturí cualquier resto de músculo adherido. Posteriormente, de cada húmero se obtuvo un fragmento de aproximadamente 2 cm de la diáfisis. Seguidamente se procedió a la sección de pequeños fragmentos circulares del mismo. Las secciones obtenidas fueron lavadas repetidamente en agua destilada para eliminar posibles restos de la disección y corte. Finalmente, las muestras fueron criomolidas (Freezer/Mill, SPEX) para su posterior análisis (Savannah River Ecology Laboratory, University of Georgia).

Técnicas utilizadas

Exposición reciente.

El análisis de los niveles de plomo en sangre se realizó siguiendo a Benito et al. (1999). Tras el tratamiento previo de las muestras, la concentración de Pb se determinó en horno de grafito y absorción atómica con efecto Zeeman. Se analizaron muestras de referencia conocidas (sangre de bovino BCR nº 195) con 416 mg/ml de Pb para garantizar la calidad de la metodología. El límite de detección para el Pb fue de 0.06 g/l.

Exposición crónica.

Para determinar el efecto de la contaminación por plomo en la mineralización del hueso de los alimoches, se llevó a cabo un estudio en colaboración con Alejandro Rodríguez Navarro y Pedro Álvarez Lloret (Departamento de Mineralogía y Petrología, Universidad de Granada). Para realizar dicha aproximación se emplearon técnicas poco frecuentes, como la espectrometría de infrarrojos por transformada de Fourier (FTIR) y la difracción de Rayos X, habitualmente utilizadas para la caracterización del hueso (Rey et al, 1991; Smith y Rehman, 1995; Peters et al., 2000; Miller et al. 2001; Ou-Yang, 2001).

La cantidad de plomo contenido en los huesos se analizó mediante ICP-MS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry). Las muestras fueron preparadas previamente, sometiendo 50 mg de hueso molido a un ataque químico con 1 ml de ácido nítrico (HNO₃) al 70% y posteriormente a un nuevo ataque con 1 ml de peróxido de nitrógeno (H₂O₂) al 30%. Se digirieron en microondas y finalmente se llevó la disolución hasta 10 ml con agua *ultrapura*. Para los análisis se empleó un equipo Elan 600 ICP-MS (Perkin Elmer).

Para determinar la composición química del hueso se emplearon análisis de espectrometría infrarroja (FTIR). Para ello se mezclaron y homogeneizaron 5 mg de muestra de hueso en polvo y 90 mg de KBr. Las pastillas se obtuvieron bajo presión de 10 Tn métricas durante 10 minutos. Los espectros de infrarrojo se registraron usando un espectrómetro de FTIR modelo Magna IR200 Nicolet con detector de LiTaO₃. Los espectros se recogieron en modo absorbancia entre las frecuencias 400 cm⁻¹ y 4000 cm⁻¹, con una resolución de 2 cm⁻¹ y un total de 128 escaneados por muestra (3730 puntos de muestreo). Se utilizó una pastilla de referencia con composición constante (95 mg de BrK) para corregir el fondo de los espectros obtenidos de las muestras de hueso.

Las diferentes cantidades de fosfato, carbonato, colágeno y lípidos en las muestras de hueso se determinaron a partir del área de los picos de las bandas de absorción asociadas a enlaces de grupos carbonato, fosfato, amida y C-H alifático en el espectro de infrarrojo. La integración y cálculo de las áreas se realizó con la ayuda del paquete informático EZ-OMNIC® y PeakFIT®. La deconvolución de los picos que presentaban solapamiento entre áreas se resolvió mediante el cálculo de la segunda derivada de las funciones. Este método permite un mejor y más detallado análisis cuantitativo del espectro. El grado de mineralización del hueso se obtuvo como:

$$\text{Mineralización (\%)} = \text{fosfato mineral/colágeno}$$

Análisis estadísticos

Las concentraciones de plomo, tanto en sangre como en hueso no estuvieron normalmente distribuidas (Shapiro-Wilk, $p < 0.001$), por lo que esta variable fue normalizada mediante transformación logarítmica de [Pb+1] en ambos casos.

Pb en sangre

Para determinar la relación entre la concentración de plomo en sangre y la actividad cinegética en Fuerteventura, realizamos un análisis de la varianza univariante, considerando la concentración de Pb como variable respuesta. Los factores correspondientes a captura en temporada de caza (1) o fuera de ella (0), sexo hembras (1) o machos (2) y la edad de los individuos, así como sus posibles interacciones fueron considerados en el modelo.

La relación entre los parámetros hematológicos correspondientes al porcentaje de policromasia, prevalencia de inmaduros y la concentración de plomo, fue examinada mediante correlaciones no paramétricas de Spearman (pruebas de dos colas). La variación de la concentración de plomo en sangre entre individuos que presentaron eritrocitos inmaduros, fusiformes e hipocrómicos y los que no, fue examinada mediante análisis de la varianza (ANOVA).

Pb en hueso

Para determinar si existían diferencias en la concentración de plomo en hueso entre poblaciones realizamos un primer análisis de la varianza (ANOVA) considerando todo el conjunto de individuos, incluyendo la población canaria (1) o continental (0), el sexo hembras(1) o machos (2) y la edad (1-6) como factores. Posteriormente, realizamos un segundo ANOVA similar al anterior pero sólo para los individuos adultos (≥ 5 años). El efecto de la edad sobre la concentración de plomo sólo se analizó para la población canaria, ya que todos los ejemplares continentales de edad conocida eran adultos ($N=10$), salvo uno, de tres años de edad. Para determinar la existencia de un efecto de bioacumulación realizamos un análisis de la varianza univariante, considerando la concentración de Pb en hueso como variable respuesta. Los factores correspondientes a la edad (1-6) y sexo hembras (1) o machos (2), así como sus posibles interacciones fueron considerados en el modelo. Posteriormente, examinamos la relación de la concentración de plomo en hueso con la edad de los individuos mediante correlación de Pearson (prueba de una cola).

La normalidad de la variable "grado de mineralización" fue explorada mediante la prueba de Shapiro-Wilk ($p=0.245$). Las relaciones del grado de mineralización con las características poblacionales e individuales fueron examinadas mediante un análisis de la varianza univariante, donde se incluyó la población (canaria (1) o peninsular (0)), el sexo (hembra (1) o macho (2)) y la edad (1-7) como factores. La concentración de plomo se incluyó como una covariable.

El efecto del plomo sobre las propiedades estructurales del hueso, concretamente el grado de mineralización, fue analizado mediante correlaciones bivariadas (pruebas de una cola).

Resultados

El análisis de egagrópilas mostró que el grado de exposición al plomo a través de la ingestión de perdigones de caza fue claramente mayor en el caso de la población canaria,

donde se encontraron esquilas en 21 de las egagrópolis analizadas (5%, N=424) (Donázar et al 2002b), mientras que en ninguna de las egagrópolis examinadas en el continente (N=327) se detectó la presencia de esquilas de plomo.

Pb en sangre

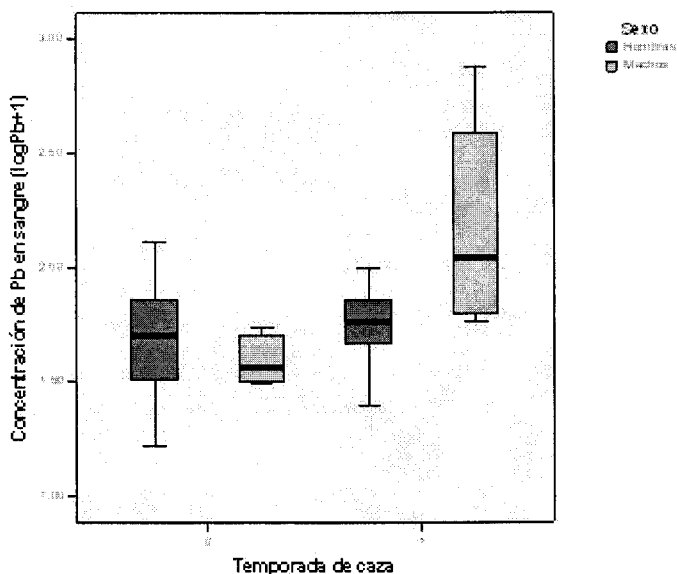
La frecuencia de individuos con concentraciones de plomo en sangre indicativa de intoxicación aguda (>200 µg/L) fue mayor en la población canaria que en el resto de poblaciones consideradas (Tabla I). Dentro de las poblaciones continentales, sólo un alimoche procedente de Segovia presentó concentraciones indicativas de intoxicación aguda (217.30 µg/L), mientras que en la población canaria 12 ejemplares mostraron niveles >200 µg/L, y 4 de ellos concentraciones superiores a los 500 µg/L. Uno de estos ejemplares capturado en septiembre del año 2000 presentó una concentración de 1,780 µg/L. El porcentaje de individuos con concentraciones de plomo en sangre elevadas (>100-200 µg/L), fue significativamente mayor en la población peninsular que en la canaria (prueba de Fisher, p=0.027).

Tabla I. Número de individuos y frecuencia (%) en cada una de las categorías establecidas para la concentración de Pb en sangre en todas las poblaciones estudiadas. Niveles >200 µg/L (ppb) son indicativos de intoxicación aguda.

Población	N	<100 µg/L	>100-200 µg/L	>200 µg/L
Fuerteventura	137	113 (82.48)	11 (8.03)	12 (8.76)
Cádiz	3	3 (100)	0	0
Segovia	19	14 (73.68)	4 (21.05)	1 (5.26)
Valle del Ebro	10	7 (70.00)	3 (30.00)	0
Península Ibérica	32	24 (75.00)	7(21.88)	1(3.13)

El análisis de la varianza univariante realizado para determinar la variación de la concentración de plomo en sangre entre individuos capturados en Fuerteventura dentro (Media geométrica=1.89, D.S=0.38, N=39) y fuera (Media geométrica=1.66, D.S=0.31, N=36) de la temporada de caza mostró que los niveles de plomo fueron significativamente mayores durante la temporada cinegética en la isla ($F_{1,71}=14.30$, $p<0.001$), y difirieron significativamente entre sexos ($F_{1,71}=4.41$, $p=0.041$) siendo mayores en el caso de los machos (Media geométrica=1.1.89, D.S=0.45, N=25) que en el de las hembras (Media geométrica=1.72, D.S=0.30, N=50), como puede observarse en la Fig 1. Además, la interacción entre ambas variables fue significativa, indicando que los machos en temporada de caza presentaron los niveles más altos de plomo ($F_{1,71}=9.53$, $p=0.003$). La edad y sus posibles interacciones no tuvieron efectos significativos.

Fig.1. Gráfico correspondiente a la diferencia de concentración de plomo en sangre entre individuos capturados dentro (1) y fuera (0) de la temporada de caza en Fuerteventura.



Pb en hueso

Sólo un individuo presentó concentraciones de plomo en hueso compatible con intoxicación letal (>20 µg/g) (Fig.2). Se trataba de un ejemplar de Canarias de tres años de edad (Tabla 2). Cuando se consideraron todas las clases de edad, las concentraciones de plomo no difirieron significativamente entre la población peninsular (media geométrica=0.76, DS=0.24, N=11) y la canaria (media geométrica=0.77, DS=0.30, N=28) (ANOVA, $F_{1,37}=0.21$, $p=0.65$), mientras que la edad si tuvo un efecto significativo (ANOVA, $F_{5,22}=4.85$, $p=0.004$) (Tabla III) . Sin embargo, al comparar sólo individuos adultos (>5 años), la concentración de plomo fue significativamente mayor en la población canaria (media geométrica=0.89, DS=0.18, N=11) que en la peninsular (media geométrica=0.72, DS=0.18, N=10) (ANOVA, $F_{1,19}=4.5$, $p=0.04$) (Fig. 3). El sexo no tuvo efecto significativo en ninguno de los análisis.

Tabla II. Frecuencia de individuos (%) en cada una de las categorías establecidas para la concentración de Pb en hueso (peso seco). Niveles >10-20 µg/g son indicativos de exposición anormal, niveles >20 µg/g son compatibles con intoxicación letal.

Población	N	<10 µg/g	>10-20 µg/g	>20 µg/g
Islas Canarias	28	21 (75)	6 (21.43)	1 (3.57)
Península Ibérica	11	9 (81.81)	2 (18.18)	0

Fig. 2. Concentración de plomo en hueso ($\mu\text{g/g}$) y frecuencia de individuos en las poblaciones canaria y peninsular.

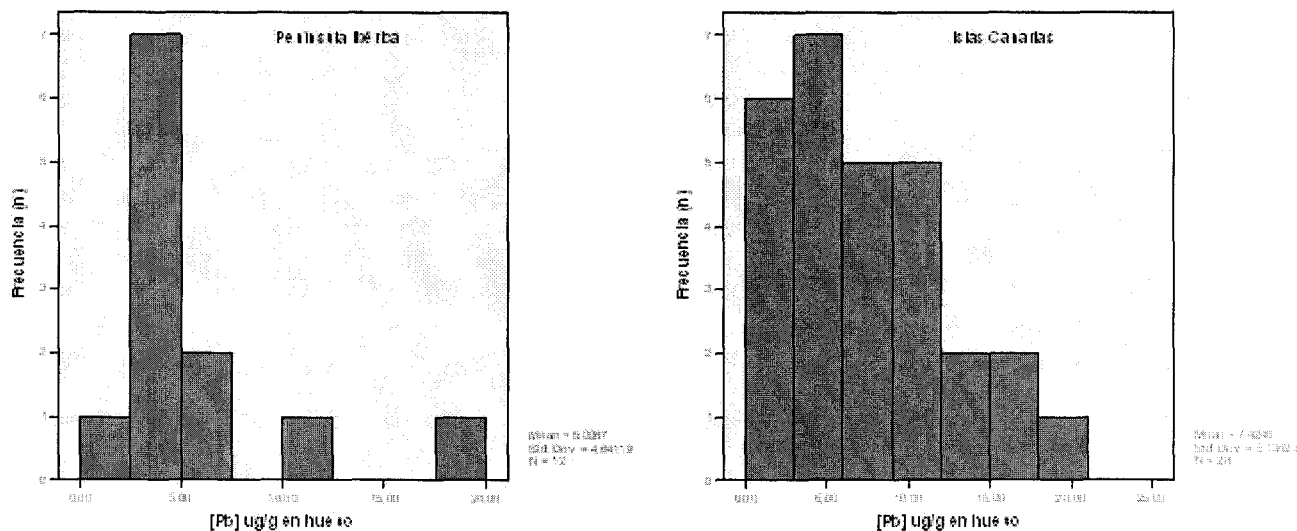


Fig.3. Gráficos correspondientes a las concentraciones de plomo en hueso ($\mu\text{g/g}$) entre poblaciones para todas las clases de edad (ANOVA, $F_{1,37}=0.21$, $p=0.65$) y sólo para individuos adultos (ANOVA, $F_{1,19}=4.5$, $p=0.04$).

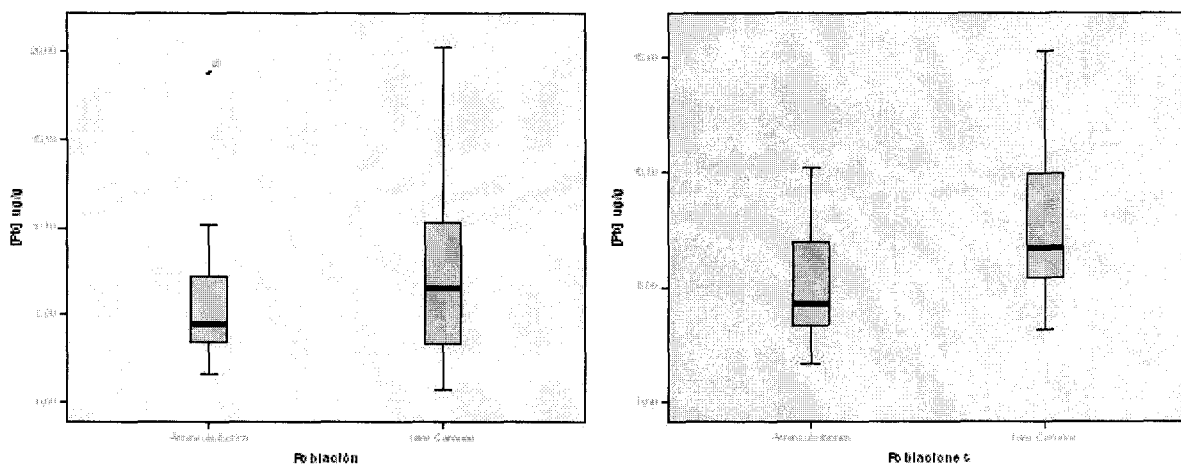


Tabla III. Media geométrica de la concentración de plomo en hueso ($\log [\text{Pb}+1]$) según la edad para el conjunto de individuos en ambas poblaciones (individuos de edad >5 se consideran adultos).

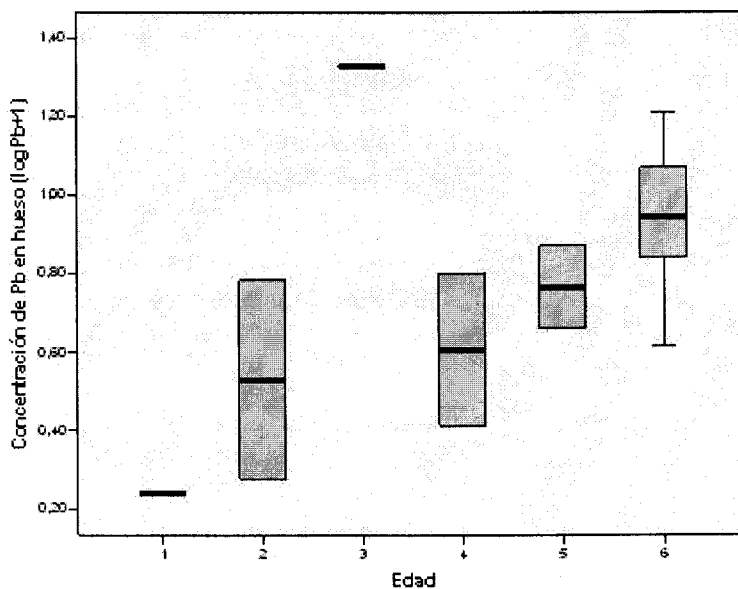
Edad	Media	N	DS	Media geométrica
1	0.2398	1	.	0.2398
2	0.5293	2	0.35865	0.4646
3	1.3116	2	0.02250	1.3115
4	0.6075	2	0.27350	0.5759
5	0.7668	2	0.14619	0.7598
6	0.8325	19	0.20475	0.8070
Total	0.8031	28	0.27621	0.7475

En el análisis de la varianza univariante realizado para examinar la variabilidad de la concentración de plomo en el hueso dentro de la población canaria, sólo la edad tuvo un efecto significativo en el modelo (ANOVA $F_{5,11}=4.418$, $p=0.019$, $N=17$) (Tabla IV), indicando un efecto de bioacumulación con el paso del tiempo (Fig 3). La correlación entre ambas variables fue positiva (r Pearson= 0.538 , $p=0.013$, $N=17$) (Fig.4). Un individuo de tres años de edad presentó la concentración de plomo en hueso más elevada, lo cuál puede ser compatible con una intoxicación de tipo agudo. La concentración de plomo en hueso no difirió significativamente entre sexos.

Tabla IV. Media geométrica de la concentración de plomo en hueso ($\log [Pb+1]$) según la edad en la población canaria (individuos de edad ≥ 5 se consideran adultos).

Edad	Media	N	DS	Media geométrica
1	0.2398	1	.	0.2398
2	0.5293	2	0.35865	0.4646
3	1.3275	1	.	1.3275
4	0.6075	2	0.27350	0.5759
5	0.7668	2	0.14619	0.7598
6	0.9378	9	0.18190	0.9210
Total	0.8126	17	0.30338	0.7421

Fig. 4. Efecto de bioacumulación de la concentración de Pb en hueso con la edad en individuos de Canarias (r Pearson= 0.538 , $p=0.013$, $N=17$).



En el análisis de la varianza univariante realizado para examinar las relaciones del grado de mineralización con las características poblacionales e individuales, ninguno de los factores ni sus interacciones tuvo efectos significativos. En la determinación de los efectos del plomo sobre las propiedades estructurales del hueso, cuando se consideró el conjunto de los individuos pertenecientes a ambas poblaciones, encontramos una correlación negativa entre el grado de mineralización y la concentración de plomo en este tejido (r Pearson=-0.30, $p=0.032$, $N=39$). Cuando se analizó sólo la fracción adulta de ambas poblaciones, el efecto fue bastante más acusado (r Pearson=-0.63, $p=0.001$, $N=20$).

Efectos clínicos

En los individuos de la población canaria en los que se examinaron los parámetros hematológicos ($N=64$), se encontraron porcentajes de policromasia muy elevados (rango 7-58%). Se encontraron eritrocitos inmaduros en 16 individuos (25.0%, prevalencia de inmaduros rango 3-16%) y eritrocitos hipocrómicos en 22 ejemplares (34.37%). La concentración de plomo se correlacionó positivamente con la prevalencia de eritrocitos inmaduros (Spearman $\rho=0.399$, $p<0.001$, $N=64$) pero no con el porcentaje de policromasia (Spearman $\rho=0.036$, $p=0.80$, $N=51$). La concentración de plomo de los individuos que presentaron eritrocitos inmaduros (media geométrica=2.11, $DS=0.57$, $N=16$) fue significativamente mayor que la hallada para los individuos que no los presentaron (media geométrica=1.66, $DS=0.30$, $N=43$) (ANOVA $F_{1,57}=18.42$, $p<0.001$), mientras que la concentración de plomo no difirió significativamente entre los individuos con y sin eritrocitos hipocrómicos ($p>0.05$).

Los eritrocitos de tipo "abalonado" se encontraron en un alto porcentaje de individuos (42.19%, $N=27$), siendo la concentración de plomo mayor en dichos individuos, aunque no significativamente. Finalmente, en 2 ejemplares (3.13%) se detectaron anomalías nucleares consistentes en daños en la estructura general del núcleo (cariolisis).

Discusión

Este estudio demuestra a través de una aproximación múltiple, que la población canaria de alimoche presenta una elevada y continuada exposición al plomo, debido a la ingestión de presas de caza conteniendo perdigones en su interior, siendo esta exposición mayor que la encontrada para las poblaciones continentales. Los análisis de egagrópilas muestran claramente que la vía de ingestión de plomo son las piezas de caza no cobradas y que la probabilidad de ingestión de este metal por este tipo de vía es considerablemente mayor en Canarias que en la península ibérica (Cramp y Simmons, 1980). El carácter sedentario de la población insular de alimoche incrementa la probabilidad de ingestión de perdigones de plomo (Donázar et al., 2002b), al coincidir temporalmente cada año con la temporada cinegética en la isla. Además, la reciente inclusión de especies como la Ardilla moruna o el gato asilvestrado en la lista de especies cinegéticas de Fuerteventura, hace que aumente la disponibilidad de presas con

perdigones embebidos en su interior, ya que dichas especies son directamente abandonadas en el campo tras ser tiroteadas, sin que hasta el momento exista ningún tipo de legislación o control sobre el abandono de estos cadáveres en el campo.

Consecuentemente con todo lo anterior, los niveles de plomo en los individuos canarios son mucho más elevados dentro del periodo cinegético que fuera de él. A este respecto, resulta interesante la diferente concentración de plomo encontrada entre sexos. Según nuestros resultados, los individuos machos tienen niveles de plomo superiores a los de las hembras durante el período cinegético. Esto podría estar relacionado con diferencias comportamentales entre sexos en la búsqueda de alimento. De hecho, las observaciones realizadas periódicamente en el muladar de Fuerteventura evidencian que este punto de alimentación es visitado preferentemente por las hembras. Además, en los trampeos realizados con redes cañón cebadas con carcasas de ungulados domésticos en la isla, la mayoría de los individuos capturados y recapturados posteriormente resultaron ser hembras, aún cuando el sex ratio de la población está en torno a 1:1 (autores, no publicado). Así, por razones no determinadas, aunque tal vez originadas por competencia intersexual por el alimento, o relacionadas con limitaciones de tipo nutricional, los machos podrían llevar a cabo un mayor consumo de este tipo de presas pequeñas y tener por tanto, una mayor probabilidad de ingestión de perdigones de plomo. No obstante, hay que considerar que la bioacumulación del plomo en los tejidos animales es un proceso altamente dependiente del sexo, de manera que las vías de incorporación y/o excreción de este contaminante pueden diferir de manera importante entre sexos (Tejedor y González, 1992).

La frecuencia de individuos de la población insular con concentraciones de plomo en sangre indicativas de intoxicación aguda ($>200 \mu\text{g/L}$) fue mayor que la encontrada en las poblaciones peninsulares. Cuatro ejemplares canarios presentaron concentraciones en sangre $>500 \mu\text{g/L}$, todos ellos capturados durante la época cinegética en la isla, lo cuál se considera como intoxicación subclínica. Uno de estos individuos capturado en el año 2000, presentó una concentración de $1,780 \mu\text{g/L}$, lo cuál es considerado como intoxicación clínica. Este ejemplar no volvió a ser visto en ninguno de los controles de anillas realizados desde el año 2001, por lo que podría considerarse como un caso de intoxicación letal por plomo en Fuerteventura. Sin embargo, las poblaciones peninsulares tampoco están exentas de este tipo de intoxicación. Nuestros resultados indican que esta exposición debe ser en efecto elevada, especialmente en las poblaciones de Segovia y el Valle del Ebro, dado el gran porcentaje de individuos con niveles de plomo en sangre $>100\text{-}200 \mu\text{g/L}$. Además, se detectó la presencia de un ejemplar con niveles de plomo en sangre $>200 \mu\text{g/L}$ en la población de Segovia. Las poblaciones continentales, pese a no coincidir espacio-temporalmente con la principal temporada de caza deportiva en la península, sí que permanecen expuestas, aunque en menor medida, a la ingestión de perdigones en la temporada de media veda, y a otras vías de contaminación, como las actividades industriales, que en el continente son mucho más acusadas, o la ingestión de restos de pinturas u otros materiales contaminados en los vertederos, donde los alimoche

peninsulares se alimentan con regularidad. Las poblaciones más afectadas son las que presentan una mayor dependencia de muladares y basureros, al contrario que la población gaditana, que consume preferentemente presas silvestres (Benítez et al., 2003).

La absorción y metabolización del plomo en los distintos tejidos de las aves es altamente variable, y depende de multitud de factores, tales como el sexo, la edad, la dieta, alteraciones hormonales (durante el período reproductor, la muda o por interacción con otros compuestos disruptores, como, por ejemplo, pesticidas), y las posibilidades de la continuación de la exposición (Honda et al, 1987; Humphreys, 1990; Goyer, 1996; Rocke y Samuel, 1991; Franson, 1996; Mateo, 1998). Esto puede resultar en diferencias en los efectos tóxicos del plomo, incluso ante una misma exposición. Es bien conocido que el plomo se acumula en el hueso a lo largo de la vida del individuo (Pain, 1996), evidenciando una exposición crónica. Este efecto, aunque no pudo ser constatado en las poblaciones continentales fue muy evidente en el caso de la población insular, donde encontramos un marcado efecto de bioacumulación de plomo en este tejido con la edad. Numerosos trabajos han puesto de manifiesto que las hembras presentan mayores niveles de plomo en hueso que los machos, en relación con una mayor movilidad del calcio durante los procesos de osificación y/o formación de la cáscara de huevo (Honda et al., 1987; Tejedor y González, 1992). El hecho de que no encontráramos diferencias en la concentración de plomo en hueso entre sexos puede ser debido, entre otras cosas, a que las hembras suelen acumular el plomo en huesos de alto contenido medular (fémur y esternón) que en los de bajo contenido medular (huesos de las alas), que no fueron analizados en este estudio (Finley y Dieter, 1978; Scheuhammer, 1987). A pesar de que la exposición reciente puede llegar a ser similar entre poblaciones durante el período reproductor, nuestros resultados referentes al contenido de plomo en hueso de los alimoches adultos revelan que en el caso de la población canaria, la exposición es continuada, o crónica, y claramente mayor que la que experimenta la población peninsular en el período no reproductor. Este hallazgo podría indicar que la exposición al plomo en la región africana de invernada es menor que la encontrada en el período reproductor, aunque lamentablemente, la información relativa a la presión cinegética en ese área durante ese período es ciertamente escasa, y mucho menor aún en lo referente a la disponibilidad de perdigones de plomo en el medio o intoxicación por este tipo de contaminación en las muchas especies que pueden verse afectadas.

La principal aportación de este estudio es la determinación toxicológica de los niveles de plomo en distintos tejidos de los alimoches, concretamente en el hueso y la sangre. Uno de nuestros resultados más relevantes obtenidos hasta el momento es la constatación del efecto negativo del plomo a largo plazo sobre las propiedades estructurales del hueso. Estudios recientes indican que los metales pesados, y en particular el plomo, pueden afectar a la correcta mineralización del hueso, alterando directa o indirectamente la tasa de recambio, a través de la actividad de osteocitos y osteoclastos (Puzas et al., 1992; Kanti y Smith, 1997; Berglund et al., 2000; Rodríguez Navarro et al., 2002) y desempeñando un importante papel como agente en la etiología de enfermedades óseas como la osteoporosis (Puzas, 2000).

Mediante el uso de las técnicas de espectrometría de infrarrojos (FTIR) y difracción de rayos X, hemos podido determinar que el grado de mineralización ósea fue menor en aquellos individuos que presentaron mayores niveles de plomo en este tejido. Esta disminución del grado de mineralización puede suponer un incremento de la fragilidad de los huesos (Fleming et al., 2000; Whitehead y Fleming, 2000). De hecho, en Fuerteventura se ha registrado una frecuencia de fracturas e incluso de amputaciones de patas inusualmente elevada (10 individuos cojos hasta 2005, 7%). Aunque estas fracturas se han originado en la mayoría de los casos por enganche en los estabilizadores de las líneas eléctricas (Gangoso y Palacios, 2002), muy probablemente, esta alta frecuencia puede estar potenciada por una mayor fragilidad ósea. Este tipo de accidentes además suponen consecuencias fatales para dichos individuos, dado que éstos pueden considerarse "muertos" a efectos demográficos ya que no existen evidencias de que se incorporen con éxito a la población reproductora (autores, no publicado). Esta investigación sigue aún en curso para tratar de profundizar más en los efectos del plomo sobre otros componentes y propiedades de la estructura ósea.

Nuestros resultados también evidencian la existencia de efectos clínicos de la intoxicación por plomo a nivel hematológico, evaluados en la población canaria. La concentración de este metal en sangre, indicativa de exposición reciente, estuvo claramente asociada a una respuesta eritropoyética compatible con anemia de tipo regenerativo (Campbell, 1999). Así, encontramos una elevada prevalencia de tipos de eritrocitos asociados a este tipo de respuesta (Goyer, 1996; Mateo, 1998), como los inmaduros (liberados ante un estado carencial o hemolítico antes de completar su proceso de maduración), policromáticos (eritrocitos inmaduros con punteado basófilo), fusiformes e hipocrómicos (observados ante una eritropoyesis acelerada y formación deficiente del grupo hemo). Finalmente, los efectos negativos del plomo también se evidenciaron a nivel de las anomalías nucleares, principalmente cariólisis compatible con la inhibición enzimática y daños celulares inducidos por el plomo (Campbell, 1994; Mateo, 1998).

Los efectos nocivos debidos a la contaminación por plomo dependen en gran medida de las especies (Beyer et al., 1988), siendo la tolerancia a este contaminante altamente variable (García Fernández et al., 2005). A pesar de la escasez de datos referentes a los niveles y efectos de la intoxicación de plomo en buitres (Reiser y Temple, 1981; Carpenter et al., 2003; García Fernández et al., 2005), nuestros resultados sugieren que los niveles encontrados en la población canaria de alimoche podrían tener importantes consecuencias sobre el estado de salud de los individuos, y, consecuentemente, sobre las probabilidades de persistencia de esta amenazada población (Donázar, 2004). Además, la gran cantidad de presas cinegéticas malheridas o no cobradas presentes en Fuerteventura también está disponible para otras especies endémicas predatoras o carroñeras como ratoneros (*Buteo buteo insularum*), halcones de berbería (*Falco pelegrinoides*) y cuervos (*Corvus corax canariensis*), las cuales son también sedentarias y todas ellas presentan alguna categoría de amenaza según el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias (Decreto 151/2001 de 23 de julio). La intoxicación por

plomo, puede también suponer un riesgo elevado para estas poblaciones, y no cabe descartar que haya desempeñado un importante papel en el declive de estas y otras especies de rapaces en el conjunto del archipiélago (García Fernández et al., 2005).

La intoxicación por plomo puede ser fácilmente subestimada, ya que sus efectos subletales son difícilmente detectables. Como ya ha sido mencionado, estos efectos negativos son muy diversos, y pueden manifestarse a muy largo plazo y en combinación con otros muchos factores (Franson et al., 1983; Buerger et al., 1986; Mateo et al., 1997b; Rocke y Samuel, 1991). Por el momento desconocemos en qué medida estas elevadas concentraciones de plomo encontradas en la población canaria de alimoche pueden estar afectando directa o indirectamente mediante la interacción con otros factores a la capacidad de respuesta inmune, éxito reproductor, comportamiento y en definitiva, a la supervivencia de los individuos. El monitoreo habitual basado en análisis de sangre tomados de manera puntual en el campo, resulta importante para constatar una exposición reciente al plomo, pero no aporta información acerca de la duración de la exposición, y menos aún de sus efectos (Fry, 2003). Sin duda, los efectos "silenciosos" puestos de manifiesto en este estudio, remarcan la necesidad de realizar monitoreos exhaustivos y amplios, dirigidos a la determinación de las características de la exposición, y especialmente a la detección y aislamiento de algunos de los diversos efectos negativos de este contaminante sobre los individuos, para poder determinar el papel que este contaminante puede estar desempeñando como factor limitante en relación al declive y recuperación de poblaciones amenazadas (Pattee et al., 1990; Fry, 2003).

**Capítulo VI: INSULARIDAD Y RIESGO DE
ENFERMEDAD: COMPARACIÓN DE POBLACIONES DE
ALIMOCHÉ (*Neophron percnopterus*) INSULAR VS.
CONTINENTAL**

INSULARIDAD Y RIESGO DE ENFERMEDAD: COMPARACIÓN DE POBLACIONES DE ALIMOCHES (*NEOPHRON PERCNOPTERUS*) INSULAR VS. CONTINENTAL

Resumen

*Las características inherentes a las poblaciones insulares, alta densidad, pequeños tamaños poblacionales, aislamiento y baja variabilidad genética, las hacen especialmente susceptibles a la irrupción de nuevos patógenos, lo que puede aumentar su riesgo de extinción, especialmente en relación al creciente proceso de humanización. La hipótesis principal que analizamos en este estudio es, por tanto, que los alimoches que habitan en islas estarán más expuestos a un creciente pool de patógenos, en comparación con la población continental, y que su capacidad de respuesta será comparativamente menor. Encontramos una mayor prevalencia de los patógenos *Candida* y *Salmonella* en la población canaria, y sólo en esta población se detectó la presencia de *Mycobacterium avium*. Además, varias especies de patógenos estuvieron claramente asociadas en la población insular. Esta mayor prevalencia no estuvo relacionada con la mayor densidad poblacional y agregación de la población canaria. Los individuos canarios presentaron una mayor susceptibilidad, siendo incapaces de responder ante la infección múltiple por varios patógenos. Adicionalmente, encontramos una alta mortalidad de pollos volantones y huevos no eclosionados asociada a la infección por patógenos. Esta mayor susceptibilidad puede estar ocasionada por una peor inmunocompetencia, asociada a una historia evolutiva insular, y acrecentada por la presencia de contaminantes y deterioro genético, o puede deberse a un contacto reciente con una serie de microorganismos patogénicos para los que la población insular no ha desarrollado adaptaciones defensivas. Nuestros resultados evidencian que los patógenos pueden desempeñar un importante papel en el bajo éxito reproductor asociado a la mayoría de poblaciones de vertebrados insulares, y por tanto, incidir negativamente sobre la dinámica poblacional y probabilidades de persistencia de estas poblaciones.*

Introducción

Los patógenos son considerados como potentes agentes de selección, reduciendo la eficacia individual y así, siendo capaces de producir rápidos cambios en el tamaño de la población, estructura demográfica y, en definitiva, la probabilidad de persistencia de la población hospedadora (Clayton y Moore, 1997). En consecuencia, su estudio está ganando creciente interés en ecología evolutiva y biología de la conservación (Altizer et al., 2001; Wikelski et al., 2004). El número y tipo, así como la virulencia de los agentes patogénicos a los que los vertebrados están expuestos, depende de la exposición a agentes infecciosos y de la susceptibilidad ante la infección (Hudson and Dobson 1997). Además, distintos aspectos de la biología del hospedador pueden influir en la probabilidad de encuentro con los patógenos en el medio (Vitone et al., 2004). Así, la agregación, la sociabilidad o el empaquetamiento, favorecen el contacto entre los individuos, incrementando la tasa de transmisión (Vitone et al., 2004), incluso si el número absoluto de hospedadores es bajo (Anderson y May, 1979, 1991; Lafferty y Gerber, 2002; Côté y Poulin, 1995).

El principal mecanismo de lucha para poder responder ante determinadas infecciones es el sistema inmune (Roitt et al., 1998, Blount et al., 2003), el cuál es uno de los fenómenos biológicos más complejos que se conocen (Schmid-Hempel y Ebert, 2003). Habitualmente se establece un compromiso entre la resistencia ante los patógenos y otras limitaciones relacionadas con la eficacia biológica (Svensson et al., 1998), como inversión reproductiva (Moreno et al., 1999, Lochmiller y Deereberg, 2000) o condición física (Snoeijs et al., 2004; Svensson et al., 1998). Además, la resistencia a la enfermedad puede verse dramáticamente reducida por pérdida de la variabilidad genética (Lafferty y Gerber, 2002; Reid et al., 2003; Spielman et al., 2004; Whiteman et al., 2006).

La exposición a patógenos está relacionada con el declive e incluso la total extinción de muchas poblaciones de vertebrados (Dobson y Fosfopoulos, 2001), especialmente aquellos que habitan en ambientes insulares (Warner, 1968; van Riper et al., 1986; Savidge et al., 1992; Diamond, 1994; Graczyk et al., 1995; Work et al., 2000). Las actividades humanas, en especial aquellas relacionadas con los movimientos de personas y su fauna asociada, son el principal factor causante de la introducción de determinados patógenos en nuevas áreas (Dobson, 1988; Lafferty y Gerber, 2002; Daszak et al., 2001; Gottdenker et al., 2005). El ganado doméstico, pollos, palomas o mascotas, han sido identificados como hospedadores de una gran variedad de patógenos (Dobson y McCallum, 1997). Aunque algunos patógenos son específicos, otros son capaces de saltar las barreras taxonómicas e infectar a múltiples especies (McCallum y Dobson, 1995; Woolhouse et al., 2005), llegando en ocasiones, a infectar a las especies silvestres (Angulo y Cooke, 2002; Lafferty y Gerber, 2002).

Las poblaciones insulares aisladas presentan de forma natural comunidades empobrecidas de patógenos (Dobson, 1988; de Bellocq et al., 2002) y una menor inmunocompetencia, probablemente como resultado de una baja exposición durante su historia

evolutiva y una baja variabilidad genética (Dobson et al., 1992; Paterson et al., 1999; de Bellocq et al., 2002; Macleod et al., 2005; Whiteman et al., 2006). Un largo tiempo sin contacto con patógenos podría conducir a una reducción en la selección hacia la resistencia ante éstos, resultando en una pérdida parcial del, por otra parte, energéticamente costoso sistema inmune (Lyles y Dobson, 1993; Lafferty y Gerber, 2002; Wikelski et al., 2004). Aunque la baja exposición a parásitos y patógenos puede haber contribuido a la colonización exitosa de las islas por potenciales hospedadores, la reducción en la respuesta inmune que parece estar asociada con este contexto evolutivo, hace que las poblaciones insulares sean especialmente susceptibles a la irrupción de nuevos patógenos, lo cuál puede aumentar su riesgo de extinción (Wikelski et al., 2004).

Existe muy poca información acerca de la inversión inmune en relación con limitaciones biogeográficas, poblacionales y ambientales en poblaciones insulares. La mayoría de los estudios se centran en la descripción de la riqueza y composición de comunidades de patógenos en sistemas insulares (de Bellocq et al., 2002, 2003). Crooks et al. (2001) encuentran una mayor prevalencia de parásitos exóticos en una población insular, en comparación con la población continental más emparentada. Recientemente, Lindstrom et al. (2004) investigaron las relaciones entre inversión inmune y la abundancia de parásitos en islas y Whiteman et al. (2006) relacionan la endogamia con la inmunidad innata y la carga parasitaria en poblaciones insulares.

En este trabajo exploramos si la exposición y susceptibilidad a los patógenos difiere entre poblaciones insular y continental de alimoche (*Neophron percnopterus*). Las carcasas son una fuente inherentemente rica en patógenos (Singh y Sherikar, 1994), de modo que se considera que los carroñeros están expuestos a un importante riesgo de infección con patógenos virulentos (Blount et al., 2003). La población insular de este buitre alcanza densidades mucho mayores que las continentales, y están sujetas a una importante presión humana, que se ha acrecentado en los últimos siglos, y especialmente en las últimas décadas. Bajo este escenario descrito, nuestra hipótesis es que los alimoches que habitan en islas estarán más expuestos a un creciente pool de patógenos, y que su capacidad de respuesta estará negativamente afectada. Así, podemos predecir que esta población: (i) tendrá una mayor prevalencia de patógenos; (ii) la probabilidad de transmisión horizontal estará relacionada con la proximidad y uso de fuentes de agregación de individuos. De este modo, esperaríamos que: a) para individuos inmaduros o adultos, un mayor uso de las fuentes de agregación determinará una mayor probabilidad de transmisión, y por tanto, una mayor prevalencia de los patógenos examinados, y b) en el caso de los pollos volantones, la probabilidad de infección estará negativamente relacionada con la distancia entre el nido y las fuentes de agregación y con el aislamiento del nido con respecto al conjunto de nidos de la población. Atendiendo a los individuos infectados, (iii) los alimoches insulares presentarán una mayor susceptibilidad determinada por una menor capacidad de respuesta ante la infección. Finalmente, los patógenos tendrán efectos negativos sobre la población aislada y

genéticamente deprimida. Así, esperaríamos (iv) una relación positiva entre la presencia de patógenos y el fracaso reproductor (viabilidad de huevos y pollos).

Material y Métodos

Poblaciones objeto de estudio

Para abordar este estudio estudiamos las poblaciones de alimoche de Fuerteventura (Islas Canarias; 30 parejas, 1,662 km²), el Valle Medio del Ebro (Norte de España; 100 parejas, 19,000 km²), y Cádiz (Sur de España; 30 parejas, 9,500 km²). Las áreas de estudio han sido bien descritas en Donázar et al. (1996, 2002a,b), y difieren ampliamente en algunos aspectos de su ecología. El alimoche es una especie moderadamente gregaria. Las poblaciones europeas son migradoras (ver Cramp y Simmons, 1980). Las poblaciones insulares presentan una mayor densidad que la encontrada en las regiones continentales. En Fuerteventura encontramos 0.09 aves/km², mientras que en la Península Ibérica las densidades no superan las 0.02 aves/ km² (autores, datos propios). Pese a alimentarse de pequeñas y medianas presas silvestres, los alimoches generalmente consumen carcasas de ganado doméstico, tanto en el campo como en los muladares, donde pueden encontrarse concentraciones de hasta 150 individuos (Donázar et al., 2002b, autores, datos propios). Además, los dormideros comunales pueden llegar a albergar hasta 200 individuos (Donázar et al., 1996, autores, datos propios).

Se utilizó un número variable de individuos y muestras según el tipo de aproximación que empleamos para medir la inmunocompetencia individual (Norris and Evans, 2000): a) para llevar a cabo las "monitoring techniques" (conteos celulares diferenciales y proteínas séricas) en 2004-2005 se muestrearon 70 pollos volantones (36 continentales y 34 insulares) y 31 inmaduros-adultos (11 continentales y 20 insulares), bien en el nido o capturados con redes-cañón. b) para medir la respuesta inmune mediante "challenge techniques" (respuesta inmune celular, a partir de aquí CMI) en 2002, se muestrearon simultáneamente 35 volantones (24 continentales y 11 insulares). Todos los individuos fueron sexados mediante técnicas moleculares (Ellegren, 1996, ver capítulo II). Finalmente, en la población de Fuerteventura se examinaron siete huevos no eclosionados (recogidos en los nidos cuando se confirmó el fracaso reproductor) y dos pollos volantones encontrados muertos en su nido.

(a) Examen de patógenos

Desarrollamos un estudio exhaustivo que abarcó cinco grupos de microorganismos altamente patogénicos (micoplasmas, chlamydias, bacterias, hongos y protozoos) con un total de siete especies distintas, capaces de causar enfermedad en aves domésticas y salvajes, al igual que en mamíferos, incluyendo humanos, especialmente si estos presentan algún tipo de inmunosupresión. Las infecciones micoplasmáticas son causantes de una elevada mortandad en aves silvestres. Varios *Mycoplasma sp.* son responsables de infecciones altamente específicas (Erdélyi et al., 1999). Las infecciones clamídicas son causadas por *Chlamydia psittaci* (antes

Chlamydophila) (Hubálek, 2004). Recientes investigaciones sobre distintas cepas de *Chlamydophila* y su patogenicidad, evidencian la existencia de claros patrones de especificidad por un determinado huésped (Clark, 2005; Pitcher y Nocholas, 2005). La transmisión ocurre preferentemente por contacto con individuos infectados o por consumos de carcasas contaminadas.

Las infecciones bacterianas son el objetivo principal de este estudio. *Salmonella* sp, *E. coli* O-86 y *Mycobacterim avium avium*. *Salmonella* puede ser transmitida por ingestión de animales infectados o por contacto orofecal. Su importancia como agente causante de infecciones graves en diversos grupos taxonómicos, incluidos los humanos, y esterilidad ha sido ampliamente documentada (Stewart y Rambo, 2000). La transmisión de *E. coli* O-86 está íntimamente relacionada con el consumo de aves migratorias, especialmente passeriformes. La adquisición de *M. avium* en aves silvestres ocurre principalmente por contacto con el suelo o ingestión de desperdicios contaminados con material fecal o carcasas de aves infectadas (Gerhold y Fisher, 2004). Estos patógenos son considerados como causantes de enfermedades infecciosas emergentes, dado que su rango geográfico, rango de hospedadores y prevalencia han aumentado considerablemente en tiempos recientes (Lederberg et al., 1992; Daszak et al., 2000; 2001, Dobson y Fosfopoulos, 2001).

Candida albicans es un hongo oportunista y ubicuo, capaz de causar enfermedades severas en la mayoría de las especies de vertebrados. Su transmisión ocurre preferentemente por ingestión de animales contaminados o vía oro-fecal y sexual (Samour y Naldo, 2002).

Trichomonas gallinae es un protozoo que se encuentra frecuentemente en la parte superior del tracto intestinal de las columbiformes, siendo transmitido precisamente por el consumo de estas aves. Existen varias cepas altamente patogénicas con acción osteolítica o localizaciones anormales (Schulz et al., 2005; Krone et al., 2005; Samour y Naldo, 2005).

i) Aislamiento Microbiológico

La cavidad oral fue muestreada mediante hisopos estériles para el aislamiento de la flora. Las muestras fueron colectadas bajo condiciones asépticas y transportadas medio de soja-trypticase y cultivadas en agar-sangre, agar Mc Conkey y agar Sabouraud. Las placas fueron incubadas durante 24h a 37°C, en condiciones atmosféricas normales y microaerófilas (10% CO₂). Después, los subcultivos de cada colonia diferente fueron recubiertos hasta su identificación.

Los hisopos de cloaca fueron colectados en condiciones asépticas, transportados en medio Amies y cultivados en 5% agar-sangre, y en dos medios selectivos para *Salmonella*, SM ID agar (BioMerieux) y xylose-lysine-desoxycholate (XLD) agar. Se desarrolló un procedimiento de enriquecimiento selectivo para las muestras bacterianas. El pre-enriquecimiento se llevó a cabo en un medio de peptona (Difco), cultivando después 1 ml en medio selenita verde brillante (Difco) y subcultivado en agar SMID y XLD. Las placas fueron incubadas a 37°C, en

condiciones de atmósfera normal y microaerófilas (10% CO₂) durante 24h, excepto el medio de peptona, el cuál fue incubado a 37°C durante 16h.

En el caso de *E. coli* O-86, las muestras fueron cultivadas en 5% agar sangre, agar chocolate y agar McConkey. Las placas se incubaron a 37°C en atmósfera normal y microaerófila durante 24h. Las colonias dudosas fueron subcultivadas en medio apropiado, identificando las distintas posibles especies mediante tiras de identificación multisustrato (API 20E; Bio Merieux).

ii) Serología de Salmonella enteritidis y S. typhimurium

La confirmación de la identificación de las especies de *Salmonella* se realizó utilizando métodos estándar (Popoff y Le Minor, 1997). El tipificado serológico de *Salmonella* se realizó en el Laboratorio Central de Veterinaria de Algete, Madrid.

iii) Cultivo y PCR de Mycobacterium avium

Las muestras de hisopos cloacales y fecales se procesaron siguiendo la metodología de Aranaz et al. (1997).

iv) Análisis por PCR para Mycoplasma sp. y Chlamydia psittaci

Las muestras de hisopos de conjuntiva se procesaron siguiendo el protocolo detallado en Turcsányi et al (2005). La determinación de las cepas se hizo mediante el protocolo de Andersen (2005).

v) Cultivo de Trichomonas gallinae y PCR para la determinación de cepas.

Las muestras de hisopos obtenidas en buche se procesaron según (Schulz et al., 2005). Las distintas cepas se determinaron mediante PCR en un laboratorio comercial.

(b) Monitoring techniques

Una muestra de sangre de 5 ml fue obtenida de la vena braquial a cada individuo. Tras esto, aproximadamente 4 ml se transfirieron a un tubo heparinizado e inmediatamente fueron refrigerados a 4-6°C. El plasma fue separado por centrifugación a 3000 r.p.m. durante 10 min. en el transcurso de las 8 horas siguientes a la extracción, y almacenado a -20 °C. Las muestras de plasma se emplearon para la electroforesis de proteínas plasmáticas y pruebas serológicas. Además, de cada individuo se obtuvieron inmediatamente dos frotis, los cuales fueron fijados 3 min. en metanol y teñidos con May-Grünwald Giemsa para la determinación de parámetros hematológicos.

(c) Immune challenge techniques

La edad de los pollos fue calculada mediante la longitud de la 7ª primaria (Donazar y Ceballos, 1989). En los nidos que tuvieron dos pollos, el orden de éstos fue determinado sobre la base de medidas corporales (ala plegada). Para cada pollo se calculó un índice de condición física, obtenido como los residuos la regresión Modelo II entre el log₁₀ del peso y el log₁₀ del ala plegada (Green, 2001; Jovani y Tella, 2005).

Las pruebas para evaluar la CMI se realizaron durante la última etapa del desarrollo de los pollos (35- 68 días) como es habitual en este tipo de estudios con aves (Tella et al., 2002). La CMI fue evaluada mediante la inyección subcutánea de 0.1 mL de 2 mg/mL PHA-P (Sigma) en tampón fosfato salino (PBS), en un punto determinado de la membrana interdigital de la pata. El grosor del sitio marcado fue medido tres veces con un micrómetro digital de precisión (0.001 mm) antes y 24 horas después de la inyección (Jovani y Tella, 2005). La CMI se calculó como la diferencia entre la media de la segunda medida menos la media de la primera (Smits et al., 1999). Cada pollo fue pesado (precisión de 25 g) al tiempo de la inyección de PHA y otra vez 24 horas después, coincidiendo con el momento de la medición de la hinchazón de la piel.

(d) Análisis estadísticos

Comparación de prevalencia

La bacteria *E. coli* O-86 sólo fue examinada en la población de Canarias, por lo tanto, la comparación de prevalencia (n° individuos infectados/ n° individuos examinados) entre las poblaciones insular y continental de alimoche se realizó considerando seis especies de patógenos. Atendiendo a la naturaleza de los datos de prevalencia (frecuencias) y los posibles tamaños de muestra no balanceados (Apanius et al., 2000), se emplearon tablas de contingencia, analizando separadamente los pollos volantones de los inmaduros-adultos. Anteriormente, habíamos comparado la prevalencia entre las dos poblaciones continentales, diferenciando dos clases de edad (pollos volantones y resto) dentro de cada localidad (pruebas de dos colas). No encontramos diferencias significativas ($p > 0.05$ en todos los casos), de manera que las poblaciones continentales fueron agrupadas (Iberia).

Densidad y agregación de alimoches vs. prevalencia

El papel de la agregación y densidad de individuos en la prevalencia de patógenos fue estudiado en la población insular de manera separada para individuos inmaduros/adultos y pollos volantones mediante dos aproximaciones distintas.

En el caso de los inmaduros/adultos, en primer lugar, se correlacionó la tasa de infección individual (n° patógenos detectado/ n° patógenos considerado) de 20 individuos, con la tasa de visitas de estas mismas aves al muladar (n° de días que se observó en muladar / n° de días de observación, media=0.49, mediana= 0.55, SD=0.22) mediante la prueba no paramétrica de Spearman (prueba de una cola). Segundo, para cada especie de patógeno, se comparó la tasa de visitas realizadas al muladar entre individuos infectados (1) y no infectados (0) mediante pruebas de la U de Mann-Whitney. En el caso de los pollos volantones, la prevalencia se relacionó con la distancia entre el nido natal y el muladar, y con el aislamiento del nido respecto del conjunto de territorios ocupados en la isla, mediante modelos lineales generalizados (GLMs). Como los distintos territorios estudiados fueron monitorizados repetidamente en un número variable de años, modelamos las estructuras de varianza-

covarianza con GLM mixtos (GLMMs, ver Littell et al., 1996), lo cuál nos permite controlar la potencial falta de independencia en el conjunto de los datos.

El índice de aislamiento se calculó siguiendo la siguiente fórmula modificada de Hanski et al.(1994): $I_i = -\sum \exp(-d_{ij})$, donde d_{ij} es la distancia (km) desde la localización focal i a las localizaciones j a n .

Utilizando el nº de patógenos encontrados en cada pollo como variable respuesta, se realizó un primer modelo con dos variables explicativas como covariables: la distancia (m) al muladar (media=14520, mediana= 13393, SD=5539) y el índice de aislamiento de cada territorio (ver arriba) (media= 0.96, mediana 1.05, SD= 0.47). Los factores territorio y año se incluyeron como términos aleatorios. Asimismo, se incorporaron la función enlace-log y error de Poisson apropiadas mediante SAS Macro GLIMMIX.

Complementariamente, se realizaron seis modelos similares, uno para cada especie de patógeno considerada. En este caso utilizamos la variable binomial presencia del patógeno (1)/ausencia (0) como variable respuesta. Las variables explicativas fueron las mismas utilizadas en el caso anterior. Territorio y año se incluyeron como términos aleatorios. Se incorporaron las funciones logit-link y error binomial en cada modelo.

Efecto de los patógenos sobre el sistema inmune

Para determinar el efecto de la presencia de patógenos sobre el sistema inmune de los alimoches, y para determinar si dicha respuesta difería entre las poblaciones insular y continental, se realizó un análisis de la varianza univariante para cada variable respuesta (células blancas e inmunoglobulinas, Tablas I y II) evaluando la respuesta inmune celular y humoral ante la presencia de patógenos. En cada análisis se incluyó la población (1=continental ó 2=insular) y seis especies de patógenos como factores. Cuando el tamaño muestral fue adecuado, se incorporaron las posibles interacciones entre la localidad y cada especie de patógeno. Además, se controló el posible efecto de las restantes variables que evalúan el sistema inmune y la condición física de los individuos, incluyéndolas como covariables en cada modelo (Tablas I y II). Se siguió un procedimiento de pasos secuenciales donde finalmente sólo se retuvieron aquellas variables y sus interacciones con efectos significativos sobre la variable dependiente.

La normalidad de estas variables se exploró mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Cuando estas no fueron normales, se realizaron las transformaciones oportunas. En el caso de los pollos, la variable " β -globulinas" fue transformada mediante logaritmo. Además, los recuentos diferenciales de total de células blancas, heterófilos, monocitos, eosinófilos, linfocitos grandes, leucocitos jóvenes, y las α - globulinas y γ -globulinas fueron rankerizadas. En el caso de los inmaduros-adultos, el recuento total de células blancas, heterófilos, linfocitos, monocitos, eosinófilos, linfocitos grandes y leucocitos jóvenes fueron rankerizados.

Finalmente, la CMI fue examinada mediante análisis GLMM, siendo el logCMI la variable respuesta en el modelo. Consideramos las variables: población (continental-1 ó insular-2), sexo (macho-1 ó hembra-2) y orden (primero-1 ó segundo-2) como factores fijos. El índice de condición física obtenido para cada pollo (ver arriba) se incluyó como covariable. La variable "territorio" fue considerado como un factor aleatorio. Adicionalmente, se incorporaron tanto la función enlace-identidad y el error-normal apropiados.

Resultados

(a) Examen de patógenos

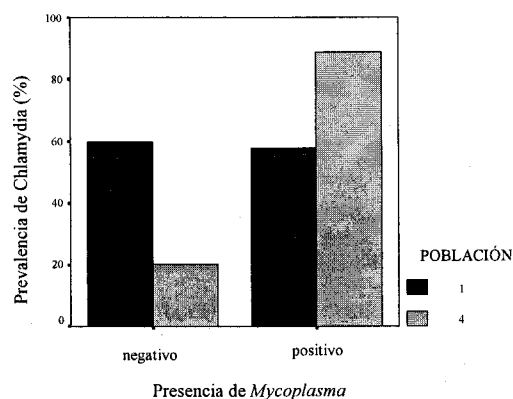
La prevalencia de *Salmonella* y *Candida* fue significativamente mayor en los pollos volantones de Canarias (Tabla III), aunque no se encontraron diferencias entre poblaciones para los individuos inmaduros/adultos. Tampoco se encontraron diferencias dentro de las poblaciones entre clases de edad (en todos los casos $p > 0.05$). La tipificación serológica realizada para los individuos de Canarias (N=120) mostró una gran prevalencia de anticuerpos contra *Salmonella enteritidis* (pollos 26.47 %, N = 34); inmaduros/adultos (20%, N=20) y *Salmonella typhimurium* (pollos 26.47 %, N = 34); inmaduros/adultos (25%, N=20). La tuberculosis aviar (*Mycobacterium avium*) fue analizada mediante cultivo y PCR. En Canarias fue encontrada en pollos (6%, N=34) y en inmaduros/adultos (10%, N=20), mientras que no fue detectada en individuos continentales, aunque no se encontraron diferencias significativas entre poblaciones, probablemente debido al pequeño tamaño muestral. La prevalencia de *Escherichia coli* O-86 se analizó sólo para ejemplares de las población insular, siendo similar en pollos (23.53%, N=34) y en inmaduros-adultos (15%, N=20) (prueba exacta de Fisher, $p=0.43$). Finalmente se detectó una clara asociación entre patógenos en el caso de los individuos de Canarias, analizada mediante tablas de contingencia, que no se encontró para los individuos continentales (en todos los casos $p > 0.05$). Así, la presencia de determinados patógenos incrementó la prevalencia de otros: para pollos volantones, se encontró una asociación entre *Chlamydothila* y *Mycoplasma* ($\chi^2 = 15.896$, $p < 0.001$) (Fig. 1) y en el caso de aves inmaduras-adultas, entre los patógenos *Chlamydothila* y *Salmonella* (Fisher exact test $p=0.050$) y marginalmente entre *Chlamydothila* y *Mycoplasma* (Fisher exact test $p=0.06$).

Tabla III. Prevalencia (proporción de individuos infectados) y comparación de 6 especies de patógenos entre pollos volantes y aves adultas e inmaduras de la Península Ibérica e Islas Canarias. Las comparaciones entre poblaciones se realizaron mediante tablas de contingencia (pruebas de una cola). Las diferencias significativas se muestran en negrita.

Pathogen species	Pollos volantes			Inmaduros/Adultos		
	Iberia	Islas Canarias	p	Iberia	Islas Canarias	p
<i>Candida albicans</i>	0.38 (13/34)	0.68 (23/34)	0.007	0.36 (4/11)	0.55 (11/20)	ns
<i>Salmonella</i> (todos serotipos)	0.06 (2/34)	0.32 (11/34)	0.003	0.09 (1/11)	0.30 (6/20)	ns
<i>Chlamydia psittaci</i>	0.59 (20/34)	0.59 (20/34)	ns	0.50 (5/10)	0.45 (9/20)	ns
<i>Tricomonas gallinae</i>	0.56 (19/34)	0.71 (24/34)	ns	0.60 (6/10)	0.65 (13/20)	ns
<i>Mycobacterium avium</i> (cultivo)	0.00 (0/35)	0.06 (2/34)	ns	0.00 (0/10)	0.10 (2/20)	ns
<i>Mycobacterium avium</i> (PCR)	0.00 (0/35)	0.06 (2/34)	ns	0.00 (0/10)	0.10 (2/20)	ns
<i>Mycoplasma</i>	0.56 (19/34)	0.56 (19/34)	ns	0.40 (4/10)	0.40 (8/20)	ns

Dentro de la población insular, no encontramos evidencias de que la riqueza y prevalencia de patógenos fuese afectada por la probabilidad de contacto entre individuos. No encontramos una correlación significativa entre la frecuencia de visitas al muladar y la riqueza de patógenos (Spearman=-0.22, $p=0.41$, $N=19$). Tampoco la frecuencia de uso del muladar difirió entre individuos infectados y no infectados, considerando por separado cada especie de patógeno (prueba U-de Mann Whitney, en todos los casos $p>0.05$). Finalmente, los resultados del GLMM (no mostrados) indicaron que la prevalencia de patógenos en pollos no se explicaba por la proximidad del nido al muladar ni por el aislamiento del nido respecto al resto de territorios (en ambos casos $p>0.05$).

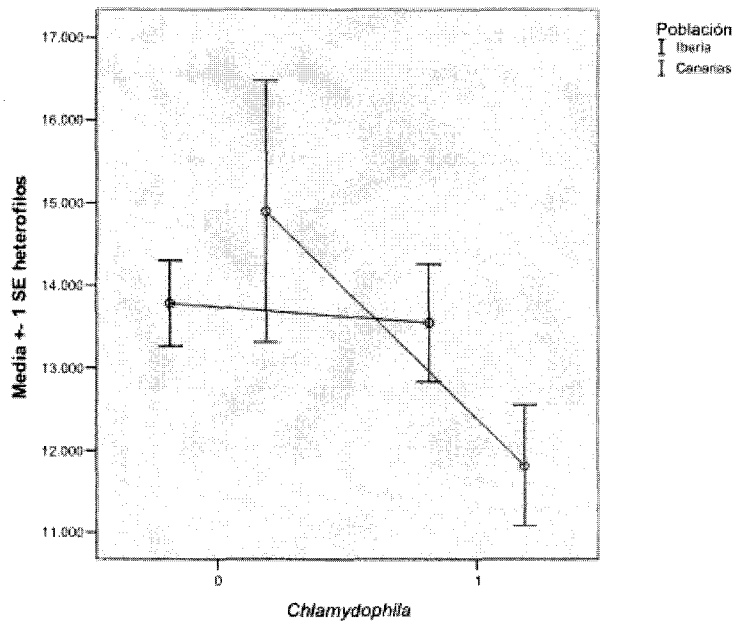
Figura 1. Diagrama que refleja la asociación entre los patógenos *Chlamydia* y *Mycoplasma* en pollos volantes de Canarias ($\chi^2=15.896$, $p<0.001$)



(b) Respuesta inmune

En el caso de los pollos volantones, el resultado de los análisis univariantes mostró que la respuesta difería notablemente entre poblaciones ante la presencia de un mismo patógeno. Mientras que los individuos de la población continental no presentaron variaciones en sus niveles de respuesta celular y humoral, los individuos canarios presentaron una respuesta de tipo celular ante la presencia de los patógenos *Chlamydoiphila* y *Mycoplasma*. En el modelo realizado para la variable dependiente "recuento de heterófilos", tras controlar por las variables β -globulinas ($F_{1,40}=7.796$, $p=0.008$) y MCV ($F_{1,40}=4.662$, $p=0.038$), se encontró un efecto significativo de la localidad ($F_{1,40}=15.721$, $p<0.001$), marginalmente significativo del patógeno *Chlamydoiphila* ($F_{1,40}=3.615$, $p=0.064$) y un efecto significativo de la interacción entre la población y el patógeno ($F_{1,40}=4.559$, $p=0.039$). Los niveles de heterófilos en la población canaria fueron significativamente más bajos en los individuos que presentaban el patógeno (Fig. 2).

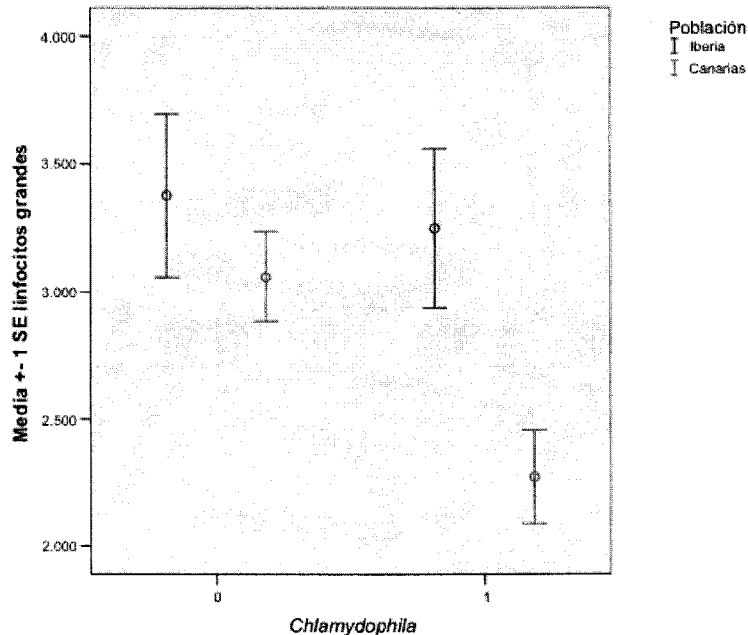
Figura 2. Gráfico correspondiente a la diferencia en el recuento de heterofilos (media + - el error estándar) para pollos volantones con y sin el patógeno *Chlamydoiphila*, pertenecientes a las poblaciones de Iberia e Islas Canarias. La interacción entre la población y *Chlamydoiphila* es significativa ($F_{1,40}=4.559$, $p=0.039$).



El análisis para la variable dependiente "recuento de linfocitos grandes" también mostró la existencia de una respuesta diferencial entre poblaciones. Tras controlar por el efecto del MCV ($F_{1,41}=4.527$, $p=0.039$), la población tuvo un efecto significativo ($F_{1,41}=10.693$, $p=0.002$). Aunque el patógeno *Chlamydoiphila* no tuvo un efecto estadísticamente significativo, en el caso de su interacción con la población si se detectó un efecto marginalmente significativo

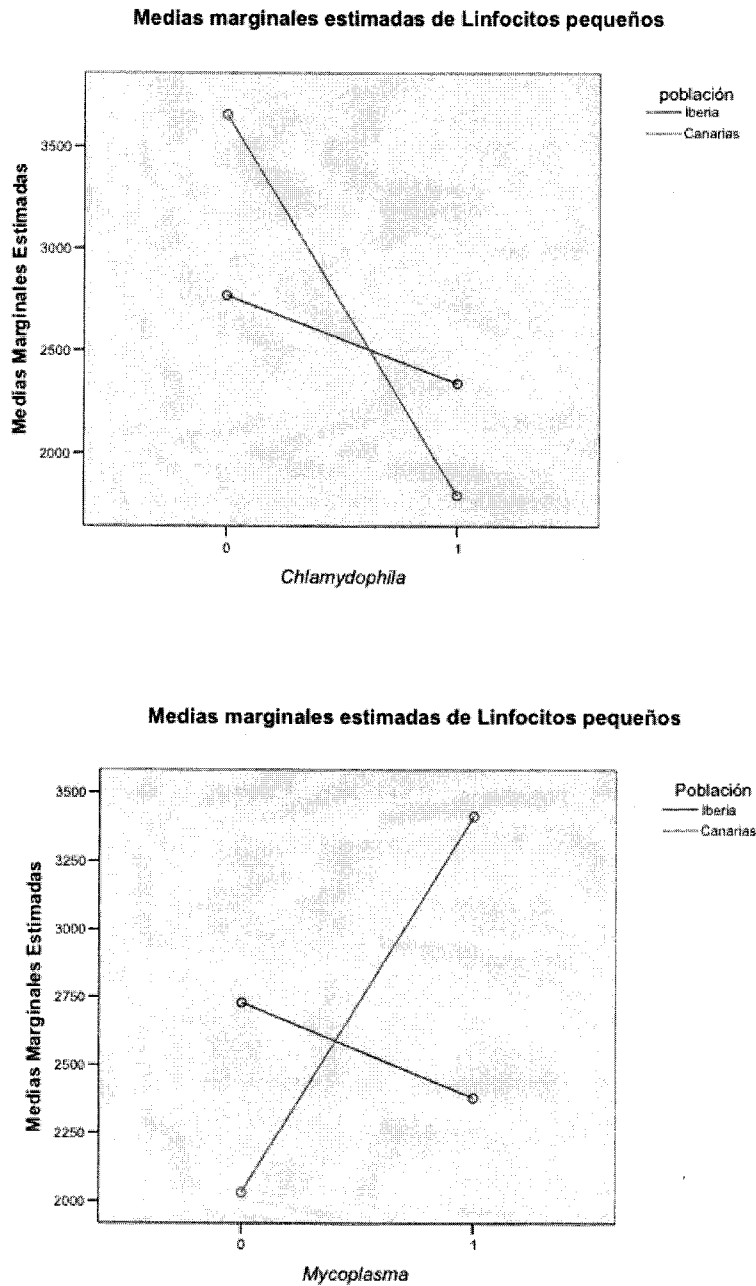
($F_{1,41}=3.802$, $p=0.058$), siendo los valores de los linfocitos grandes nuevamente menores para la población de Canarias en presencia de este patógeno (Fig. 3).

Figura 3. Gráfico correspondiente a a diferencia en el recuento de linfocitos grandes (media +- el error estándar) para pollos volantones con y sin el patógeno *Chlamydophila*, pertenecientes a las poblaciones de Iberia e Islas Canarias. La interacción entre la población y *Chlamydophila* es marginalmente significativa ($F_{1,41}=3.802$, $p=0.058$).



En el análisis realizado para la variable dependiente "recuento de linfocitos pequeños" encontramos una clara respuesta diferencial entre poblaciones. En este modelo, los efectos correspondientes a las interacciones entre la población y los patógenos *Chlamydophila* y *Mycoplasma* fueron estadísticamente significativos. (Población $F_{1,40}=0.396$, $p=0.53$; *Chlamydophila* $F_{1,40}=11.222$, $p=0.002$; Población**Chlamydophila* $F_{1,40}=4.361$, $p=0.043$; *Mycoplasma* $F_{1,40}=2.32$, $p=0.136$; Población**Mycoplasma* $F_{1,40}=6.4999$, $p=0.015$). Estas interacciones ponen de manifiesto un posible efecto sinérgico de los patógenos *Chlamydophila* y *Mycoplasma* en la población canaria. Si atendemos a los gráficos de las interacciones (Fig. 4), puede observarse que los individuos canarios responden mediante un incremento de linfocitos pequeños ante la presencia de *Mycoplasma*, y no así ante el patógeno *Chlamydophila*, donde los niveles de este tipo celular, siguiendo la tendencia general, son más bajos en aquellos individuos infectados con el patógeno.

Figura 4. Gráficos correspondientes a las interacciones entre la población y los patógenos *Chlamydophila* y *Mycoplasma* en pollos volantones. Se representan las medias marginales estimadas del recuento de linfocitos pequeños.



Los análisis univariantes realizados para inmaduros-adultos no mostraron ningún efecto significativo entre poblaciones. Por su parte, los resultados del análisis GLMM para evaluar la CMI tampoco mostraron diferencias entre los pollos de Iberia (N=24, media=1.60, SD=0.71) e Islas Canarias (N=11, media=1.77, SD=0.74). Las variables explicativas consideradas y sus interacciones no tuvieron efectos significativos sobre la variación en la CMI.

Tabla I. Valores hematológicos en pollos volantones e inmaduros-adultos de la población insular (arriba) y continental (abajo). Los parámetros MCV, MCH y MCHC fueron considerados como indicadores de condición física.

Islas Canarias		Pollos volantones N=34		Inmaduros-Adultos N=20	
Parámetro	Unidades	Media/Mediana	SD	Media/Mediana	SD
Recuento total de células blancas	Cel/mL ³	20512.78 (19340.00)	6831.66	16895.00 (14650.00)	7127.52
Heterófilos	Cel/mL ³	13555.45 (12411.00)	5006.52	10293.20 (8824.00)	4526.54
Linfocitos	Cel/mL ³	5308.58 (5343.00)	1766.58	4967.20 (4777.50)	1672.84
Linfocitos pequeños	Cel/mL ³	2513.68 (2435.00)	789.09	2304.75 (2179.00)	771.43
Linfocitos grandes	Cel/mL ³	3301.97 (2952.50)	1301.39	2640.65 (2310.00)	1155.89
Monocitos	Cel/mL ³	388.43 (322.00)	340.42	480.80 (287.00)	830.20
Eosinófilos	Cel/mL ³	1125.13 (1020.00)	633.92	1021.75 (906.00)	649.75
Leucocitos jóvenes	Cel/mL ³	1339.72 (1281.75)	574.70	521.40 (460.50)	390.66
Volumen corpuscular medio (MCV)		336.29 (336.25)	50.37	252.58 (249.62)	21.00
Hemoglobina corpuscular media (MCH)		91.82 (94.48)	12.20	77.07 (73.74)	12.01
Hemoglobina corpuscular media concentración (MCHC)		27.60 (27.34)	3.15	30.45 (30.15)	5.43
Península Ibérica		Pollos volantones N=36		Inmaduros-Adultos N=10	
Recuento total de células blancas	Cel/mL ³	21397.06 (19550.00)	4699.54	14550.00 (14250.00)	8689.00
Heterófilos	Cel/mL ³	13638.15 (13150.50)	2709.34	9309.40 (8680.00)	1619.55
Linfocitos	Cel/mL ³	5790.65 (5349.00)	1630.78	4091.30 (4185.00)	913.95
Linfocitos pequeños	Cel/mL ³	2513.68 (2435.00)	786.09	1988.90 (1990.00)	535.86
Linfocitos grandes	Cel/mL ³	3301.97 (2952.50)	1301.39	2030.90 (1991.00)	529.82
Monocitos	Cel/mL ³	871.21 (742.00)	668.16	498.40 (531.50)	227.56
Eosinófilos	Cel/mL ³	969.47 (882.00)	420.22	683.90 (707.50)	177.88
Leucocitos jóvenes	Cel/mL ³	856.68 (742.00)	879.63	521.40 (460.50)	390.66
Volumen corpuscular medio (MCV)		241.59 (239.61)	30.30	182.12 (181.18)	12.73
Hemoglobina corpuscular media (MCH)		75.32 (76.15)	7.92	66.76(64.30)	8.32
Hemoglobina corpuscular media concentración (MCHC)		31.42 (31.75)	3.28	36.73(35.15)	4.65

Tabla II. Valores de los proteinogramas obtenidos para pollos volantones y aves inmaduras-adultas procedentes de la población insular (arriba) y peninsular (abajo).

Islas Canarias		Pollos volantones N=34		Inmaduros-Adultos N=20	
Parámetro	Unidades	Media/Mediana	SD	Media/Mediana	SD
α-globulinas	g/dL	1.31 (1.27)	0.31	1.62 (1.62)	0.25
β-globulinas	g/dL	0.60 (0.60)	0.28	0.52 (0.49)	0.12
γ-globulinas	g/dL	0.27 (0.27)	0.07	0.28 (0.29)	0.15
Albúminas/Globulinas		0.86 (0.87)	0.16	0.64 (0.65)	0.14
Península Ibérica		Pollos volantones N=36		Inmaduros-Adultos N=11	
α-globulinas	g/dL	1.30 (1.29)	0.17	1.70 (1.68)	0.25
β-globulinas	g/dL	0.72 (0.73)	0.15	0.44 (0.45)	0.21
γ-globulinas	g/dL	0.29 (0.27)	0.09	0.48 (0.47)	0.06
A/G ratio		0.64 (0.65)	0.16	0.63 (0.62)	0.10

(c) Análisis de huevos no eclosionados y pollos muertos

Los resultados del análisis del contenido de siete huevos no eclosionados (3 huevos infértiles y 4 con embrión) sumado al de dos pollos de edades aproximadas de un mes y medio encontrados muertos, reveló la presencia de patógenos en ocho de ellos; en todos los casos esta era compatible con infertilidad y/o muerte (Tabla IV). El diagnóstico de salmonellosis fue aplicable en tres casos: en uno de los embriones analizados y en dos huevos infértiles. Este patógeno pudo ser adquirido de forma vertical por vía materna. Adicionalmente, tres embriones y uno de los pollos murieron por septicemia causada por coliformes: *Escherichia coli* O-86. Finalmente, en el cadáver de uno de los pollos se aisló *Erysipelothrix rhusiopathiae*. Esta bacteria patógena es un conocido agente causante de infección en animales, tanto silvestres como domésticos (Eamens et al., 1988, Reboli y Farrar, 1989) y en humanos (Gorby y Peacock, 1988, Wood, 1975). La mayor reserva de este patógeno son los cerdos domésticos, aunque es frecuente en aves y roedores (Reboli y Farrar, 1989), siendo transmitido por contacto directo con animales o subproductos infectados. La septicemia causada por este patógeno frecuentemente incluye una endocarditis severa.

Tabla IV. Diagnóstico de siete huevos no eclosionados y dos pollos volantones procedentes de la población de alimoche de Fuerteventura analizados para el aislamiento de cuatro especies de patógenos.

Nido ID	Estado	<i>Chlamydo- phil</i> a	<i>Mycoplasma</i>	<i>Salmonella</i> sp.	<i>E. coli</i> O-86	diagnóstico
1	Pollo volantón	0	0	0	-	<i>Erysipelothrix rhusiopathiae</i> septicemia
2	Huevo infértil	1	0	1	-	Salmonellosis
3	Huevo infértil	0	0	1	-	Salmonellosis
3	embrión	1	1	0	1	<i>E. coli</i> O-86 septicemia
4	Pollo volantón	1	0	0	1	<i>E. coli</i> O-86 septicemia
5	Huevo infértil	0	0	0	0	No concluyente
6	embrión	1	1	1	1	<i>E. coli</i> O-86 septicemia
7	embrión	0	0	1	0	Salmonellosis
8	embrión	1	0	0	1	<i>E. coli</i> O-86 septicemia

Discusión

Nuestros resultados muestran claramente que la insularidad determina una mayor prevalencia de patógenos virulentos y una mayor susceptibilidad ante la infección, especialmente en el caso de los pollos volantones. Los ejemplares de esta clase de edad de la población insular presentaron una mayor prevalencia de dos especies de patógenos, *Candida* y *Salmonella*. *Candida* es uno de los patógenos oportunistas más comunes en vertebrados, causando infección, e incluso la muerte de su huésped cuando sus defensas se encuentran mermadas. Este patógeno puede ser fácilmente adquirido por ingestión de carcasas de animales domésticos, sobre todo cerdos. En huéspedes inmunodeprimidos, la candidiasis puede ir desde la aparición de aftas asintomáticas en la cavidad oral, a una septicemia letal. Tras la crisis de la encefalopatía espongiiforme bovina (EEB) (Tella, 2001), las autoridades sanitarias insulares prohibieron el depósito de carcasas de cabra en el muladar. Así, en los últimos años, los cerdos han pasado a ser la principal especie de ganado doméstico al que los alimoches tienen acceso en este lugar. *Salmonella* es un patógeno facultativo intracelular, capaz de infectar a una gran variedad de hospedadores, resultando en diversas manifestaciones de la enfermedad. Tanto la intensidad como el desenlace de las infecciones producidas por serotipos específicos de *Salmonella*, dependen en gran medida de la forma en que esos microorganismos interaccionan con la mucosa intestinal de su huésped (Henderson et al., 1999). Estudios realizados con aves silvestres muestran que aquellas especies que habitan en contacto con humanos y se alimentan en vertederos, son más propensas a adquirir el patógeno. Las aves

silvestres son a menudo asintomáticas, aunque también se han descrito salmonelosis clínicas (Mikaelian et al., 1996). Uno de los resultados más interesantes, en lo que al análisis microbiológico se refiere, es el aislamiento de *Mycobacterium avium* en la población insular, y no así en los individuos continentales. Aunque este patógeno es ubicuo, generalmente sólo afecta a individuos inmunodeprimidos de la mayoría de especies de aves y mamíferos, incluido el hombre (Gerhold y Fisher, 2004). La tuberculosis se encontró en un área muy restringida de la isla de Fuerteventura. Los individuos infectados eran pollos nacidos en dos nidos muy próximos entre sí (separados sólo 2,191 m) en 2005. El otro individuo infectado fue un pollo nacido en 2004 en uno de esos nidos, que fue recapturado un año después, volviendo a dar positivo en las pruebas realizadas para la determinación de este patógeno. La adquisición de *Mycobacterium avium* puede estar facilitada por el contacto con la gran cantidad de cabras semi-salvajes presentes en la isla (alcanzándose densidades de hasta 53 cabezas/km²; Gangoso et al., 2005), aunque no es descartable el papel que pueden desempeñar las especies de aves introducidas, especialmente palomas. Se encontró una clara asociación entre especies de patógenos en la población insular de Alimoche, tanto para pollos volantones como para aves inmaduras y adultas. Esta asociación podría verse favorecida por una "facilitación" por infección de una especie de patógeno determinada, que mediante la debilitación de su huésped, permitiría la infección por otro tipo de patógenos oportunistas. En el caso de los pollos volantones, los patógenos *Chlamydophila* y *Mycoplasma* aparecieron claramente asociados, y en el caso del resto de individuos, la asociación incluyó, además de los dos anteriores, al patógeno *Salmonella*.

Los patógenos pueden propagarse rápidamente en una población inmunológicamente "naïve" (Plowright, 1982). Como ya ha sido sugerido, este hecho puede verse favorecido por un bajo número de especies de patógenos en el medio, aunque otros factores tales como la dieta y/o la inmunidad, pueden estar relacionados (Fromont et al., 2001). En particular, las altas densidades de hospedadores asociadas al conocido "síndrome insular" (Blondel et al., 1988), pueden incrementar la eficiencia de transmisión entre vertebrados insulares (Dobson, 1988). Sin embargo, nosotros no hallamos una clara relación entre la prevalencia y los estimadores de agregación de alimoches: distancia y frecuencia de uso del muladar y aislamiento de los nidos. Los análisis mostraron que la probabilidad de transmisión horizontal fue alta y similar para el conjunto de la población. El Alimoche es una especie social, y los contactos entre los individuos de la isla son continuos durante todo el año, no solo en el muladar, sino también en otros lugares de alimentación como corrales, carroñas dispersas o el dormidero principal (Donázar et al., 2002b). La agregación y la mezcla de las poblaciones europeas en las áreas de invernada del Sahel pueden explicar también el hecho de que no se encontraran diferencias en la prevalencia de patógenos entre las dos poblaciones continentales, pese a presentar condiciones distintas de agregación y densidad en las áreas de cría. Por otro lado, patógenos nativos de una zona geográfica y un huésped concretos, pueden expandirse dentro de esa población, como

resultado de nuevos factores externos de tipo ambiental, como, por ejemplo, la presencia de contaminantes (Ostfeld, 1997; Dobson y Fosfopoulos, 2001).

Nuestro resultado más relevante es que la población canaria de Alimoche presenta una mayor susceptibilidad a la infección por los patógenos considerados, en comparación con la población continental. Aunque la prevalencia de *Chlamydia psittaci* y de *Mycoplasma* fue similar en la Península Ibérica y en las Islas Canarias, sus efectos fueron claramente distintos entre ambas poblaciones. Los pollos volantones peninsulares no mostraron ninguna respuesta aparente ante ninguno de los patógenos considerados, lo cual podría estar indicando que en ese momento concreto, los patógenos estaban siendo eficazmente controlados por su sistema inmune, sin que éstos desencadenasen una enfermedad. Los pollos volantones canarios infectados por *Chlamydia* presentaron niveles más bajos de respuesta celular que los no infectados, como se comprobó al analizar los recuentos diferenciales de células blancas, especialmente heterófilos y linfocitos grandes. En cambio, al analizar los niveles de linfocitos pequeños, sí se observó una respuesta celular diferencial de los individuos canarios ante la infección múltiple por los patógenos *Mycoplasma* y *Chlamydia*. Los niveles de linfocitos pequeños se incrementaron ante la infección por *Mycoplasma*, mientras que los niveles de este tipo celular decrecieron ante la presencia de *Chlamydia*. Estos dos patógenos estuvieron claramente asociados en el caso de los pollos canarios, evidenciando la existencia de una infección de tipo concomitante, contra la que los alimoches insulares no pueden desarrollar una correcta respuesta inmune celular. Además, el efecto de un patógeno como *Chlamydia* o *Mycoplasma*, puede verse magnificado con la concurrencia de otros patógenos (e.g. *E. Coli* O-86, *Mycobacterium*, *Erysipelothrix*), impidiendo a los hospedadores multiinfectados desarrollar una respuesta inmune efectiva. Los linfocitos pequeños se destinaron mayoritariamente a combatir la infección causada por *Mycoplasma*, sin que pudieran hacer frente a otros patógenos oportunistas.

No encontramos efectos aparentes de los patógenos sobre el sistema inmune de los individuos inmaduros/adultos. Este hecho puede tener varias explicaciones no necesariamente excluyentes entre sí. Por un lado, los inmaduros-adultos podrían ser "individuos crónicamente infectados", esto es, supervivientes que han sido capaces de desarrollar inmunidad tras la infección temprana de esos patógenos adquiridos como pollos, lo cuál resulta difícilmente detectable mediante frotis sanguíneos (Atkinson et al., 2001). De hecho, encontramos anticuerpos contra serotipos de *Salmonella* en inmaduros/adultos, indicando que esos individuos habían estado expuestos al patógeno en un pasado reciente. Por otro lado, los alimoches inmaduros y adultos podrían estar "tolerando" la infección sin desencadenar una respuesta inmune, debido a condicionantes tales como el efecto bioacumulativo de ciertos tóxicos (metales pesados), estrés o limitaciones de tipo comportamental (reproducción) que no les permitirían asumir los intrínsecos y elevados costes que supone un sistema inmune activo (Hansen et al., 2004). Finalmente, la virulencia de los patógenos puede depender de la edad del hospedador, siendo los individuos juveniles más susceptibles a algunos tipos de infección

(Vlahović et al., 2004). El sistema inmune de los jóvenes alimoches, al igual que el de otras aves, puede prácticamente desarmarse tras la desaparición de las IgG maternas, siendo gradualmente reconstruido, hasta la obtención de una inmunidad humoral altamente eficiente (Blount et al., 2003). Por otro lado, el pequeño tamaño muestral del que disponíamos para el caso de los individuos adultos e inmaduros, puede dificultar evidenciar la existencia de efectos diferenciales entre poblaciones. De hecho, también se encontró asociación entre los patógenos *Chlamydophila*, *Mycoplasma* y *Salmonella* en los individuos canarios inmaduros y adultos, circunstancia que no fue manifestada en la población continental, lo que hace pensar que pueda estar ocurriendo un fenómeno similar al detectado para el caso de los pollos volantones. La mayor susceptibilidad de la población insular ante una invasión múltiple de patógenos puede ser entendida como una peor inmunocompetencia en relación a una historia evolutiva insular, exacerbada además por la presencia de contaminantes y deterioro genético (Whiteman et al., 2006), pero también como un reciente contacto con nuevos patógenos a los que nunca habían sido expuestos antes, y con los que la población insular no ha tenido ocasión, ni tiempo de coevolucionar (Hamilton et al., 1990; Lively y Apanius, 1995; Thompson 1999). Para poder discriminar entre estas dos hipótesis alternativas, sería necesario complementar nuestros resultados con otro tipo de análisis que nos permitan evidenciar si existe una peor inmunocompetencia o inmunosupresión debida a deterioro genético en pequeñas poblaciones aisladas (de Castro y Bolker, 2005; Whiteman et al., 2006), al efecto de los contaminantes (Wayland et al., 2002; Blanco et al., 2004), o si se trata de especies o cepas de patógenos exóticos que, tras cruzar barreras específicas y/o geográficas, pueden haber llegado recientemente a una población, inmunológicamente naïve (Plowright, 1982; Dobson y Fosfopoulos, 2001), aunque lo más plausible es que se trate de una suma de ambas posibilidades (Dobson y Fosfopoulos, 2001).

Nuestro estudio enfatiza el hecho de que no puede ser asumida una clara correlación entre los diferentes componentes del sistema inmune (Norris y Evans, 2000). Así, no encontramos relación entre la CMI y ninguna de las variables consideradas (sexo, orden, condición física o población), pese a que esas variables han sido constatadas como relevantes en la CMI en estudios previos observacionales y experimentales (Alonso-Alvarez y Tella 2001; Brinkhof et al., 1999; Soler et al., 2003; Tella et al., 2000). La CMI parece estar limitada por fluctuaciones a corto plazo de funciones demandantes de energía (Soler et al., 2003) y la disponibilidad de recursos (Lifjeld *et al.*, 2002). Además, estudios más recientes que consideran una escala temporal mayor (Jovani et al., 2005), han encontrado que la consistencia de las relaciones entre la CMI y las características individuales son cambiantes a través de los años. Nuestros resultados divergentes entre las "monitoring y challenge techniques", pueden ser debidos, por tanto, al hecho de que los individuos están expuestos a diferentes presiones (limitación de recursos, estado de desarrollo, presencia y tipo de infección) que pueden conducir a un compromiso o inversión estratégicamente diferencial, en los distintos componentes del sistema inmune (Norris y Evans, 2000).

Una peor inmunocompetencia estaría directa y negativamente relacionada con la supervivencia (Norris y Evans, 2000). Encontramos una alta tasa de mortalidad e inviabilidad de pollos y huevos atribuible a enfermedades infecciosas, principalmente por *Salmonella*, *E. coli* O-86 y *Chlamydothila*, lo que refuerza la idea de que la población insular presenta una mayor susceptibilidad ante los patógenos estudiados. La septicemia causada por *Erysipelothrix rhusiopathiae* fue la causa de muerte de uno de los pollos volantones muertos. Recientemente se describió un episodio infeccioso de este patógeno en una población de kakapo (*Strigops habroptilus*) de Nueva Zelanda (Gartrell et al., 2005), que tuvo importantes y costosas implicaciones para el manejo y la conservación de esta especie. Además, en 2003 en Fuerteventura, encontramos otros tres pollos volantones muertos en su nido, con aproximadamente un mes y medio de edad, sin síntomas de predación o inanición (autores, datos propios). Los alimoche de Fuerteventura presentan el más bajo éxito reproductor conocido para la especie en toda su área de distribución (0.5 pollos/pareja/año, Donázar et al 2002b). Nuestros resultados claramente indican que los patógenos pueden estar desempeñando un importante papel en la elevada tasa de fracaso reproductor observada. La creencia de que esta mortalidad es un hecho atribuible al efecto de los patógenos en un ambiente de insularidad se refuerza porque en poblaciones continentales bien monitorizadas y con alto éxito reproductor, la muerte de pollos volantones en el nido es anecdótica (menos de un 0.5% de los pollos, $n > 1000$; autores, no publicado). Adicionalmente, *Salmonella* es un conocido agente causante de infertilidad en aves. Además, si esos patógenos son más virulentos en individuos jóvenes, los efectos poblacionales pueden estar siendo mucho mayores e infravalorados, ya que parte de los pollos recientemente volados podrían morir poco después de abandonar el nido.

La ecología de las enfermedades infecciosas es por naturaleza críptica y difícil de estudiar en comunidades naturales (de Castro y Bolker, 2005), sin embargo, nuestros resultados enfatizan la importancia de considerar el rol de los patógenos aviares en la conservación de las poblaciones, especialmente aquellas que presenten un mayor nivel de amenaza (Gartrell et al., 2005; Dobson y Fosfopoulos, 2001). La población canaria de alimoche está aislada y presenta una baja viabilidad, que puede verse acentuada con la creciente humanización de la isla (Donázar et al 2002 a,b, Kreztnan et al 2003, ver capítulos II, IV, V y VII). El riesgo de enfermedad para las especies silvestres que habitan en ambientes humanizados parece inevitablemente aumentar a medida que el contacto con humanos y especies domésticas y exóticas introducidas se hace más frecuente (Cleaveland et al., 2002; Daszak et al., 2001). Los patógenos entran a formar parte de la compleja red de interacciones que tiene lugar entre humanos, fauna silvestre y animales domésticos viviendo en simpatria (Daszak et al., 2000).

Las especies insulares amenazadas están sujetas a activas medidas de manejo dentro de las estrategias adoptadas para su conservación, que en muchos casos favorecen las agregaciones de individuos, tales como las establecidas en lugares para la cría en cautividad,

puntos de alimentación suplementaria o programas de reintroducción o traslocación. Estas bienintencionadas actuaciones, sin embargo, pueden desempeñar secundariamente un papel no deseado tanto en la propagación como en el aumento de especies de patógenos (Cleaveland et al. 2002; Daszak et al., 2000; Dobson y Fosfopoulos, 2001; Lafferty y Gerber, 2002; Gartrell et al., 2005; Blanco et al. in prep). Hasta ahora no había sido tenido en cuenta el rol que pueden desempeñar los patógenos en el bajo éxito reproductor que habitualmente experimentan las poblaciones de grandes vertebrados en islas. A la vista de nuestros resultados, sin duda, este efecto no debe ser nada despreciable, lo que pone de manifiesto el potencial de las enfermedades emergentes sobre la dinámica poblacional y la persistencia de poblaciones amenazadas.

**Capítulo VII: COEXISTENCIA DE UN GREMIO DE AVES
CARROÑERAS EN UN SISTEMA INSULAR:
CONSECUENCIAS PARA EL GUIRRE**

**COEXISTENCIA DE UN GREMIO DE AVES CARROÑERAS EN UN SISTEMA INSULAR:
CONSECUENCIAS PARA EL GUIRRE (*Neophron percnopterus majorensis*)**

Resumen

*Las especies de grandes vertebrados que habitan en sistemas insulares están generalmente sujetas a altas tasas de extinción. La competencia interespecífica en la explotación de recursos puede desempeñar un importante papel en ese proceso, pudiendo ser, además, exacerbada por la humanización del medio. En este escenario, las poblaciones de especies subordinadas pueden llegar a desaparecer. En la isla de Fuerteventura, coexisten tres especies de aves carroñeras con tendencias poblacionales divergentes: las poblaciones de ratonero *Buteo buteo insularum* y cuervo *Corvus corax canariensis* han aumentado de forma notable en tiempos recientes, mientras que la de guirre *Neophron percnopterus majorensis* ha descendido bruscamente. Nuestra hipótesis es que la humanización y la concurrencia interespecífica pueden limitar las posibilidades de nidificación, en particular, para el caso del guirre. Además, la coexistencia en lugares de nidificación puede acarrear efectos negativos al éxito reproductor de esta especie.*

Nuestros resultados demuestran que las características fisiográficas y la humanización no tuvieron gran efecto sobre la selección de hábitat de las tres especies, aunque el guirre sí presentó selección hacia lugares con más pendiente. Esta ausencia de selección determinó que la mayoría de los lugares potenciales de cría estuvieran ocupados, hecho que puede ser también consecuencia directa de la presión demográfica derivada de las altas densidades poblacionales alcanzadas. Los índices de asociación en los lugares de nidificación fueron mayores de lo que cabría esperar por azar, lo que sugiere la existencia de cierta atracción interespecífica. A pesar de esta concurrencia, las intrusiones interespecíficas en los territorios de cría de guirre no afectaron al éxito reproductor, probablemente debido al eficaz comportamiento defensivo de la especie. Aunque la coexistencia del gremio en este momento no parece ser perjudicial para los guirres, si las alteraciones humanas continúan en aumento, pueden favorecer un mayor solapamiento de estas especies y, en última instancia, la exclusión competitiva de la más amenazada, en este caso, el guirre.

Introducción

La riqueza de especies y la abundancia en islas están condicionadas por las características intrínsecas del lugar (fundamentalmente la superficie), y por los procesos de colonización, extinción y evolución (MacArthur and Wilson, 1967; Ricklefs and Lovette, 1999; Johnson et al., 2000). Además, las características propias de las especies pueden desempeñar un importante papel (Lomolino, 2000; Donázar et al., 2005). En términos generales, los sistemas insulares se caracterizan por presentar un menor número de especies y mayores densidades poblacionales que superficies de similares características en el continente (MacArthur, 1972). Una de las principales consecuencias de este empobrecimiento de especies en islas, es que cada especie puede tener acceso a mayor cantidad de hábitat y de recursos, produciéndose una relajación de la competencia interespecífica (relajación de los patrones de reparto de recursos), lo que podría permitir a cada especie expandirse en el espacio ecológico que de otra forma estaría ocupado por otros competidores en el continente "competitive release" y alcanzar altas densidades de población "density compensation" (Diamond, 1970; MacArthur, 1972; Case, 1975; Blondel et al., 1988). De este modo surgen conflictos interespecíficos cuando los recursos son escasos y las densidades altas.

Las islas oceánicas se caracterizan por ser ecosistemas simples e inestables, con escasa diversidad de hábitats y escasez de potenciales nichos ecológicos (Whittaker, 1998; Brown and Lomolino, 2000). Tanto el área de la isla como los recursos se encuentran estrictamente limitados por barreras geográficas, de modo que la competencia entre especies ecológicamente similares puede llegar a ser mucho más acusada que la observada en los ecosistemas continentales (Thiollay, 1993; Nijman, 2004). En este escenario, la coexistencia de especies similares es frecuentemente inestable (Wang et al., 2005), dando lugar a la ocupación de hábitats subóptimos y bajos tamaños poblacionales de los taxones desplazados. Además, las poblaciones insulares están geográficamente limitadas y expuestas a condicionantes de tipo genético. En suma, la persistencia de esas poblaciones es incierta, y el riesgo de extinción local es mayor que el que presentan las poblaciones continentales (Chown et al., 1998).

Tres subespecies endémicas conforman el gremio de aves carroñeras en Fuerteventura: guirres *Neophron percnopterus majorensis*, ratoneros *Buteo buteo insularum*, y cuervos *Corvus corax canariensis* (Gangoso et al., 2005). Históricamente, este gremio estuvo ampliamente representado en otras islas de la región Macaronésica (Donázar et al., 2005), pese a que actualmente sólo se encuentra en Fuerteventura. Las tres especies explotan los mismos recursos, tanto el alimento (carcasas de pequeños y medianos mamíferos) como los lugares de nidificación (cortados) (Gangoso et al., 2005). Este marco para la competencia puede verse favorecido por la simplicidad ecológica de la isla y la ausencia de altas montañas, lo que potencialmente aumentaría la diversidad de hábitats (Carrascal y Palomino, 2002). En este escenario, se puede presentar competencia de tipo consumptive, territorial and encounter (Schoener, 1983), y, como parece ser la norma dentro de las comunidades de grandes aves de

presa (Newton, 1979; Mikkola, 1983; Krüger, 2002), pueden tener lugar ataques mortales entre ellas. En los lugares de nidificación, los ratoneros son especies altamente agresivas, atacando con frecuencia a los guirres vecinos (autores, inédito). Los cuervos son conocidos predadores de huevos y pollos de grandes rapaces, incluidos los buitres (Ratcliffe, 1997; Bertran y Margalida, 2004). En Fuerteventura, sin embargo, las intrusiones intraespecíficas de guirre en territorios de conoespecíficos son mucho menos frecuentes (autores, no publicado). Parece razonable pensar que la concurrencia con esas especies en los lugares de nidificación puede ser causante del fracaso reproductor de la población de guirres de Fuerteventura, presentando la tasa más baja de productividad conocida para esta especie en toda su área de distribución (Donazar et al., 2002). La isla de Fuerteventura, y en general, el archipiélago canario, ha experimentado un crecimiento espectacular, acentuado en las últimas décadas. La pérdida y modificación del hábitat son cada vez más patentes, abandonándose los usos tradicionales de agricultura y ganadería, hacia un profundo cambio socioeconómico basado fundamentalmente en el turismo. Se han urbanizado grandes superficies de la isla y acorde con ello, se ha incrementado notablemente la red de infraestructuras. Además, y más grave aún, es la colonización dispersa que parece predominar en Fuerteventura, donde prácticamente toda la superficie está salpicada por viviendas, pequeños corrales o construcciones humanas.

En este contexto hipotetizamos que la humanización del medio y las tensiones interespecíficas dentro del gremio pueden ser limitantes para los guirres en Fuerteventura. Las predicciones concretas serían: (a) El guirre sería la especie más exigente frente a las características del hábitat y la más sensible a la humanización. Si los guirres se ven limitados por la presencia de las otras dos especies, entonces, cabría esperar que (c) la co-ocurrencia (asociación) de especies en un mismo cortado será menor que lo que cabría esperar por azar. Finalmente, (d) la probabilidad de intrusiones de ratoneros y cuervos en los territorios de guirre se incrementará con la proximidad a esos vecinos, y (e) la probabilidad de fracaso reproductor se incrementará tanto con la cercanía de los nidos de guirre a fuentes de potenciales intrusos como con la frecuencia de intrusiones.

Material y métodos

Área de estudio

La mayor parte del trabajo de campo se realizó en Fuerteventura, aunque también se realizaron algunas observaciones en el islote de Alegranza. Fuerteventura tiene aproximadamente 100 km de largo, y 25 km de ancho (1662 km²), alcanzándose la altitud máxima en la zona Sur (807 m s.n.m.). A diferencia de otras islas del archipiélago, la altitud media es baja: 87% por debajo de los 400 m. Algunas de las zonas montañosas presentan laderas escarpadas y cortados. El clima es extremadamente seco, con sólo 105 mm de precipitación al año, siendo la aridez exacerbada por la casi constante presencia de los vientos alisios. El paisaje está dominado por pastos y plantas crasas (*Pegano-salsolatea*, Rodríguez et

al., 2000), con escasísima arboleda. La superficie cultivada representa < 1%, estando restringida a pocos valles y barrancos con suelos fértiles. Históricamente, la densidad humana ha sido muy baja (1,000 – 3,000 habitantes antes de la colonización europea, Cabrera, 1996). Tras la llegada de los primeros europeos, hace aproximadamente 600 años, y especialmente durante el último siglo, la población humana ha crecido notablemente, pasando de 11,668 habitantes en 1900 a 69,260 en 2000, Anón., 2001). Además, en épocas recientes, más de un millón de turistas visitan la isla anualmente.

El gremio

El guirre es un buitre de mediano tamaño que se alimenta de cadáveres de pequeños y medianos vertebrados. Cría en cuevas u oquedades localizadas en cortados de tamaño variable (Cramp y Simmons, 1980). En el pasado, la especie era muy abundante en todo el archipiélago canario (Bannerman, 1963; Bannerman y Bannerman, 1968), pero actualmente su población (estimada en 2004 en 140 individuos, 28 parejas) está restringida a la isla de Fuerteventura (Donázar et al., 2002). La mortalidad no natural, debida principalmente a accidentes con líneas eléctricas, contaminantes y venenos, es considerada como el principal factor limitante de la población (Donázar et al., 2002b; Gangoso y Palacios, 2002; Gangoso y Trujillano, 2004).

El ratonero es una rapaz de mediano tamaño que antiguamente ocupó todo el archipiélago (Bannerman, 1963). En Fuerteventura estuvo al borde de la extinción en la década de los 70 (5–7 parejas, Emmerson, 1983). Actualmente la isla mantiene una población de más de 80 parejas (Gangoso y López, 2004). Cría comúnmente en cortados (Martín y Lorenzo, 2001), y es un activo predador de pequeños mamíferos, como conejos o ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus*), aunque las carcasas de cabras y ovejas son explotadas por esta especie de forma regular, especialmente por los individuos inmaduros (Gangoso et al., 2005).

El cuervo es un passeriforme de gran tamaño, antiguamente abundante en todo el archipiélago, aunque sus poblaciones han experimentado un reciente y acusado declive (Blanco y González, 1992; Nogales, 1992). Actualmente la especie es común sólo en El Hierro y Fuerteventura (Nogales, 1992; autores, no publicado). Cría generalmente en repisas de cortados y más raramente en árboles, al menos en Fuerteventura. La dieta del cuervo incluye un amplio espectro de presas, siendo mayoritarias las carcasas de mamíferos de tamaño variable (desde conejos a ungulados domésticos) (Gangoso et al., 2005).

Técnicas empleadas

Monitoreo de la población

Entre 1998 y 2004 se han llevado a cabo censos de estas tres especies. El tamaño de la población y el éxito reproductor de la población de guirre se conoce con precisión desde el año 1998, mientras que la calidad de la información ha ido incrementándose gradualmente para el caso de ratoneros y cuervos. Los censos se llevaron a cabo prospectando la práctica totalidad de la superficie de la isla, excluyéndose sólo los pueblos y zonas periféricas. Se prestó especial

atención a los cortados, barrancos y áreas montañosas, aunque también se visitaron zonas menos abruptas, dado que se ha constatado que el guirre puede llegar a criar incluso en el suelo (Gangoso y Palacios, 2005). La búsqueda de territorios de nidificación se llevó a cabo desde febrero hasta mayo, coincidiendo con el principio de la época de cría de las tres especies (Martín y Lorenzo, 2001; autores, no publicado). Se realizaron censos a pie, observaciones desde puntos fijos y recorridos en barco alrededor de la costa. La península de Jandía (15,000 ha), en el extremo sur de la isla, no se consideró para este estudio, debido a la escasez de información previa de calidad. En cualquier caso, el número de parejas que habitan la zona es escaso (en 2004, sólo dos territorios de guirre y en torno a 10 en el caso de las otras especies).

Disponibilidad de alimento

Los índices de disponibilidad de alimento fueron calculados en la primavera de 2002. Consideramos las tres especies que aportan la mayoría de las carcasas al gremio: cabras semi-salvajes y estabuladas *Capra hircus*, ovejas *Ovis aries*, y conejos silvestres. Para ello se dividió la superficie de la isla en una rejilla de 5 km x 5 km cuadrados (n=99). Dentro de cada cuadrícula, y sobre la base de CORINE Land Cover database (CEC, 1991), determinamos el porcentaje ocupado por seis tipos de hábitat distintos: 1=cultivos, 2=llanos pedregosos, 3=llanos herbáceos, 4=dunas, 5=laderas y 6=malpaís. A partir de ahí, y de acuerdo con el número de hábitats presentes, se seleccionaron entre 1 y 4 puntos para censado. Los censos se realizaron de dos formas distintas. Primero, durante 15 minutos se realizó el conteo de ganado. Segundo, se contaron las letrinas de conejo a lo largo de un transecto de 1 km. Los índices finales se obtuvieron relativizando esos conteos en relación al porcentaje de superficie ocupada por cada tipo de hábitat dentro de la cuadrícula.

Interacciones interespecíficas

La frecuencia y el tipo de interacciones interespecíficas fueron estudiadas durante los años 2001 y 2002 en 22 territorios distintos de guirre (16 y 21 nidos diferentes, respectivamente). En 2002 también se realizaron observaciones en el islote de Alegranza, donde se registraron sólo las posibles interacciones de cuervo, ya que el ratonero no está presente en dicho islote. Este hecho determina que en los futuros análisis el tamaño de muestra varíe en función de la identidad de la especie intrusa.

Es bien conocido que la intensidad de la defensa territorial varía en función de la edad de la prole (Regelmann y Curio, 1983; Curio et al., 1984; Redondo, 1989). Dado que nuestro principal objetivo era determinar el papel de las intrusiones interespecíficas en el éxito reproductor de los guirres, limitamos las observaciones al periodo comprendido entre el 15 de marzo y el 10 de junio, cuando los nidos contienen huevos o pollos recién eclosionados y que son altamente vulnerables a la predación y las molestias. De hecho, la mayoría de los fracasos reproductivos de los guirres tienen lugar en ese periodo (autores, no publicado). Se seleccionaron aquellos territorios con buena visibilidad. Para evitar cualquier tipo de

interferencia, las observaciones se llevaron a cabo con telescopios y prismáticos a una distancia mínima de 500 m. En cada territorio se realizaron al menos dos observaciones de 120 min. de duración cada uno de los años. El 62% de éstas se llevaron a cabo por la mañana (8.00-12.00 h) y el 38% por la tarde (12.00– 17.00 h.). En suma, en el transcurso de los dos años de estudio se realizaron 100 observaciones con un total de 200 horas.

Para determinar la tasa de intrusiones y describir la respuesta de los guirres ante ellas, consideramos como territorio un radio de 200 m. alrededor del nido (Donázar, 1993). Cada vez que los ratoneros o los cuervos penetraban en este área se registró: a) la identidad del intruso, b) el máximo número de intrusos, c) la distancia mínima (en metros) alcanzada por el intruso en relación al nido, y d) la duración máxima de la intrusión (en segundos). Además, se registró el tipo de respuesta del adulto de guirre respecto al intruso; evaluamos si: a) el adulto se levantaba, y en caso afirmativo, el tiempo (en segundos) que los huevos o los pollos permanecían descubiertos; b) el adulto abandonaba el nido y el tiempo (en segundos) que el nido permanecía desatendido. Finalmente, para cada intrusión, registramos si la pareja de guirres estaba presente en el territorio.

Tratamiento y análisis de los datos

Selección de nido y asociación entre especies

Los análisis de selección de nido y asociación interespecífica se llevaron a cabo en 156 territorios activos y 122 cortados elegidos al azar que no contenían nidos de ninguna de las tres especies. Las coordenadas de los nidos al azar se generaron mediante un proceso aleatorio con hojas de cálculo. El cortado más cercano sin nidos fue entonces seleccionado. A partir de ahí, se descartaron aquellos puntos al azar localizados a menos de 500 m de cortados ocupados con nido. Los cortados ocupados y al azar fueron incorporados en una base de datos GIS. Todos ellos fueron caracterizados a través de 25 variables que evaluaban características del hábitat, disponibilidad de alimento, relaciones interespecíficas y grado de humanización (Tabla 1). Algunas de estas variables se evaluaron en radios de 1000 m alrededor del cortado para determinar tanto la calidad del nido como la susceptibilidad a las molestias humanas. La disponibilidad relativa de recursos tróficos se obtuvo sobre la base de los datos procedentes de las cuadrículas de 5x5 km² (ver arriba). Ésta fue sopesada en relación con las potenciales áreas de campeo de las especies estudiadas siguiendo a Cramp y Simmons (1980). Así, las áreas de campeo para ratonero y cuervo pueden alcanzar radios de 3-5-km, aunque las áreas intensivamente explotadas pueden encontrarse más cercanas al nido. Las áreas de campeo calculadas para 30 guirres radiomarcados en Fuerteventura se extendieron en un radio en torno a los 5 km (autores, no publicado). En consecuencia, consideramos que radios de 2-km y 5-km, respectivamente, eran buenos indicadores de la disponibilidad de recursos tróficos en torno a los cortados analizados.

Tabla 1. Lista de variables explicativas utilizadas en los análisis de selección de hábitat y solapamiento. La longitud y la distancia se expresan en metros. ^(*) El modelo digital se generó con Miramón. ^(a) La orientación se consideró en octantes: 1=N; 2=NE; 3=E; 4=SE; 5=S; 6=SO; 7=O; 8=NO.

Habitat characteristics	Source	Measure
Slope	Field/ Map	From the nest site*
Orientation	Field/ Map	From the nest site*
Altitude	Field/ Map	From the nest site, metres above sea level*
Relief	Map	No. of isolines bisected by a 200m-long cross centred on the nest site*
Minimum distance to the coast	Map	
Length of coast	Map	
Food availability		
Abundance index of goats kept in enclosures	Field/ Map	
Abundance index of free-living goats	Field/ Map	
Abundance index of wild rabbits	Field/ Map	
Interspecific relationships		
Distance to the nearest Eurasian buzzard nest	Field/ Map	
Distance to the nearest common raven nest	Field/ Map	
Distance to the nearest Egyptian vulture nest	Field/ Map	
Humanization		
Distance to the nearest paved road	Map	
Distance to the nearest path	Map	
Distance to nearest unpaved road	Map	
Distance to nearest transmission power line	Map	
Distance to nearest distribution power line	Map	
Distance to the nearest inhabited building	Map	
Distance to the nearest village (>10 buildings)	Map	
Length of paved roads	Map	
Length of paths	Map	
Length of unpaved roads	Map	
Length of transmission power lines	Map	
Length of distribution power lines	Map	
Urban area (m ²)	Map	

Las comparaciones estadísticas entre nidos y puntos al azar se llevaron a cabo sobre tamaños de muestra idénticos. Así, para cada especie, se eligió una submuestra del total de cortados al azar. Se siguieron dos procedimientos analíticos distintos. En primer lugar, para obtener una descripción básica de los patrones de selección, desarrollamos comparaciones univariantes con pruebas de U de Mann-Whitney. Segundo, para cada especie y para evaluar los factores que influenciaban la probabilidad de ocupación de un cortado, utilizamos Modelos Lineales Generalizados ejecutados con el procedimiento Genmod con el paquete estadístico SAS 8.0. La variable respuesta fue presencia (1) o ausencia (0) de la especie en el cortado. Para ello se empleó una distribución binomial y función de enlace-logística. La variable orientación se consideró como un factor. Cada variable explicativa (Tabla 1) y sus interacciones se probaron siguiendo un procedimiento de ajuste progresivo por pasos, que permite obtener el modelo más

adecuado para explicar la variación de la variable dependiente, reteniendo sólo los efectos significativos (Forero et al., 2002).

Patrones de asociación interespecíficos

Para detectar posibles asociaciones entre nidos, los cortados ocupados separados por menos de 500 m, tanto entre especies como dentro de especies, fueron considerados como pertenecientes a la misma localización. En esos casos, el nido de la primera especie detectada fue considerado como el punto de referencia para posteriores medidas. Como paso previo, y sobre la base de los valores observados y los modelos GLM de selección de cortado (ver antes), se impusieron una serie de condiciones o restricciones para que un nido o un cortado al azar fuese ocupado. Así, aquellos cortados por debajo de los 57 m s.n.m. (95% CI) fueron excluidos al ser considerados como inapropiados para ratonero, y aquellos con una pendiente <19 m y >71 m (95% CI) fueron excluidos por ser inadecuados para guirre. Todos los cortados se consideraron adecuados para cuervo. Para evitar el efecto de la competencia intraespecífica, lo que obviamente limita la distribución de especies territoriales (Ceballos y Donázar, 1989), se excluyeron los nidos localizados por debajo de la mediana de la distancia (Tabla 2) al conespecífico más cercano.

Siguiendo estas restricciones, simulamos 1,000 distribuciones al azar de los 156 nidos de las tres especies en una red de 232 puntos potencialmente adecuados. Las asociaciones entre especies se examinaron primero comparando la distribución de los cortados ocupados (N=110) con aquella obtenida en las simulaciones. Después, utilizando el índice de similitud de Jaccard (Jaccard, 1901), examinamos si la frecuencia de coincidencia entre dos especies en el mismo cortado difirió de la obtenida mediante las simulaciones. Este índice relaciona el número de localidades donde dos especies coinciden con el número de localidades en que se encuentra al menos una de ellas.

Intrusiones interespecíficas y éxito reproductor

Para determinar si las frecuencias de intrusiones observadas en los nidos de guirre controlados dependieron de la densidad y distancia a los vecinos, correlacionamos la tasa de intrusiones (nº de intrusiones / tiempo de observación) realizadas por ratoneros o cuervos con a) la distancia entre el nido de guirre y el nido del ratonero o cuervo más cercano, y b) la densidad de ratoneros y cuervos en un radio de 1000 m. Además, correlacionamos la frecuencia de intrusiones con la distancia al muladar presente en el centro de la isla (Tabla 3). En él, se depositan carcasas de cabra (1 – 4 a la semana) y restos del matadero (aprox. 200 kg/semana) (Gangoso et al., 2005). Hasta 40 ratoneros y 100 cuervos (fundamentalmente aves inmaduras) pueden observarse a un mismo tiempo en dicho lugar (Donázar et al., 2002; Gangoso et al., 2005). Parece lógico, por tanto, investigar si el muladar constituye una fuente de potenciales intrusos.

Tabla 2. Descripción de las variables relativas al hábitat y a la humanización para cada especie y para las localizaciones al azar. Los valores relativos para disponibilidad están estimados para radios de 2000 y 5000m. Los resultados significativos de la comparación entre cortados con nido y al azar (prueba de U de Mann-Whitney), tras la corrección secuencial de Bonferroni se señalan en negrita: (*) 0.05; (**) 0.01; (***) 0.001.

Species	Random N=122		B. buteo N=70		C. corax N=57		N. percnopterus N=29	
	Median (Average)	SD	Median (Average)	SD	Median (Average)	SD	Median (Average)	SD.
Slope	27,9 (28,2)	11,93	28,8 (27,8)	10,73	32,4 (33,8)	17,53	42,3 (44,4)***	12,20
Altitude	242,7 (271,9)	150,12	345,8 (341,5)**	145,71	246,5 (254,2)	180,06	259,8 (251,6)	168,51
Relief	24,0 (24,1)	7,63	26,5 (26,3)	9,12	24,0 (24,8)	10,65	35,0 (32,3)***	9,68
Length of coast ¹	0,0 (568,9)	1734,41	0,0 (39,5)*	260,52	0,0 (1063,8)	2292,28	0,0 (1347,7)	2371,77
Goats kept in enclosures ²	33,9 (55,2)	62,22	31,1 (55,9)	59,12	17,2 (44,7)	60,09	10,9 (41,9)	52,49
Free living goats ²	19,8 (50,3)	72,80	20,9 (59,3)	81,48	16,7 (54,7)	85,01	63,4 (93,6)	102,75
Rabbits ²	3,2 (4,0)	4,04	3,2 (4,6)	4,43	2,9 (3,5)	2,03	2,7 (3,0)	2,13
Goats kept in enclosures ³	282,9 (311,9)	233,79	292,7 (334,5)	236,25	238,7 (280,1)	282,87	198,1 (244,1)	210,44
Free living goats ³	144,2 (279,3)	285,31	204,6 (336,0)	328,81	145,4 (284,5)	314,94	361,9 (405,7)	341,35
Rabbits ³	20,6 (22,5)	13,39	24,1 (28,9)	17,83	19,4 (20,6)	9,25	19,5 (19,7)	10,94
Distance to nearest buzzard nest	1769.18 (2223.94)	1472.77	1626.28 (2099.61)	1603.85	509.90 (1623.78)	2205.71	664.83 (1558.80)	1760.54
Distance to nearest raven nest	2560.95 (3047.62)	2105.40	880.11 (1703.44)	1879.05	2080.86 (2321.05)	1330.44	707.67 (1494.45)	2064.37
Distance to nearest E. vulture nest	2861.74 (3574.28)	2577.30	2202.31 (2684.06)	2253.43	1820.44 (2950.33)	3722.06	3680.27 (4141.53)	2502.58
Distance to paved road	1602,4 (1869,9)	1046,66	1332,3 (1480,1)*	886,51	1549,9 (1844,3)	1156,46	1308,6 (1667,9)	1198,81
Distance to path	542,3 (624,5)	535,54	530,9 (581,2)	436,16	472,9 (639,6)	594,60	463,7 (770,5)	822,08
Distance to nearest unpaved road	625,9 (664,1)	389,055	449,9 (488,2)*	336,45	509,0 (570,2)	458,05	608,5 (686,9)	374,94
Distance to nearest m.t. electricity line	2072,7 (2320,9)	1449,0	1563,4 (1648,6)	954,9	2097,8 (2504,5)	1750,24	2252,5 (2559,1)	1471,65
Distance to nearest inhabited house	825,1 (864,0)	447,13	548,7 (607,3)***	396,78	604,8 (672,8)	421,52	758,5 (753,4)	394,22
Distance to houses >10	2120,4 (2461,2)	1187,74	1717,9 (2048,4)	984,87	2412,2 (2593,7)	1404,23	1797,3 (2363,1)	1320,27
Length of m.t. electricity line ¹	0,0 (218,2)	581,8	0,0 (394,9)	778,7	0,0 (211,7)	532,7	0,0 (149,36)	450,23
Urban surface ¹	29729,2 (87340,5)	149207,7	67070,3 (144822,8)	189242,4	62500,0 (106451,3)	137583,3	9504,6 (72634,3)	109369,8
	1=8.3		1=12.9		1=10.5		1=3.4	
	2=11.6		2=14.3		2=8.8		2=0.0	
	3=11.6		3=14.3		3=10.5		3=6.9	
Orientation	4=18.3		4=8.6		4=12.3		4=13.8	
Frequency %	5=15.0		5=20.0		5=19.3		5=31.0	
	6=20.0		6=15.7		6=14.0		6=24.1	
	7=8.3		7=10.0		7=14.0		7=20.7	
	8=8.3		8=4.3		8=7.0		8=0.0	

(¹) Círculo de 1000 m de radio; (²) Círculo de 2000m de radio; (³) Círculo de 5000 m de radio.

Tabla 3. Proximidad y densidad de potenciales intrusos en nidos de guirre donde se ha registrado el éxito reproductor. Se asume que los intrusos pueden llegar tanto de territorios vecinos como del muladar presente en el centro de la isla. Se presentan los valores para el conjunto de la población (n=29) y para aquellos nidos (n=21) intensivamente monitorizados en los que se determinaron los patrones de intrusión y la respuesta de los guirres ante éstas.

	Monitored n=21		Population n=29	
	Average	Sd.	Average	Sd.
Distance to the nearest buzzard nest (m)	1136.5	1570.1	1550.0	1962.6
Distance to the nearest raven nest (m)	1238.3	2327.2	1110.3	1057.4
No. of buzzard nests in 1000m radius	0.85	1.00	0.72	0.70
No. of raven nests in a radius of 1000m	0.83	1.00	0.69	0.66
Distance (m) to the vulture restaurant	13419.0	7097.2	14544.8	6909.5

Los factores determinantes de la respuesta de los guirres ante la presencia de intrusos se analizaron mediante GLMs. Dado que los territorios fueron monitorizados dentro y entre años, modelamos las estructuras de varianza-covarianza con modelos mixtos (GLMMs, ver Littell et al., 1996), lo que permite controlar la potencial falta de independencia de los datos. La variable respuesta fue de tipo binomial (1/0), definida como (1) si el adulto del nido se levantaba y/o abandonaba el nido. Si no se observó una respuesta aparente, la variable dependiente se computó como (0). Ocho variables explicativas y sus posibles interacciones fueron probadas mediante el procedimiento de ajuste progresivo por pasos: a) identidad del intruso: ratonero (1) o cuervo (2); b) número de intrusos: uno (1) o más de uno (2); c) distancia mínima (m) alcanzada por el intruso con relación al nido; d) duración máxima de la intrusión (seg); e) presencia de la pareja: presente(1) o ausente (0); f) periodo: mañana (1) o tarde (0); g) año (2001 o 2002), y h) código del territorio (1 a 22). Territorio y año fueron incorporados como variables aleatorias. Las variables a), b), e), y f) fueron consideradas como factores fijos.

Para determinar si las relaciones interespecíficas influían en el fracaso reproductor de los guirres, realizamos dos grupos de GLMMs. En ambos casos, evaluamos la probabilidad de fracaso mediante la variable respuesta binomial (fracaso=1, éxito=0) del intento de cría. El primer modelo se realizó sobre los datos obtenidos de 21 nidos monitorizados en detalle. El modelo se ajustó con 12 variables explicativas como covariables: distancia (m) al nido más cercano de: a) ratonero y b) cuervo; número de nidos en un radio de 1000 m de: c) ratonero y d) cuervo; e) distancia al muladar; frecuencia de intrusiones (nº/hora por hora de observación) de: f) ratonero y g) cuervo; h) % de tiempo (de todo el periodo de observación) y i) tiempo total (seg) que el adulto de guirre permaneció de pie; j) % de tiempo (de todo el periodo de observación) y k) tiempo total (seg) que el adulto de guirre abandonó el nido; l) % de tiempo (de todo el periodo de observación) que la pareja estuvo presente en el territorio. El segundo modelo se hizo considerando el éxito reproductor observado para el conjunto de la población (N=29 territorios) durante siete años de estudio. Las variables explicativas utilizadas fueron aquellas que evaluaban fuentes de potenciales intrusos (a – e, descritas antes). Controlamos la posible falta de independencia de las observaciones incluyendo el territorio y el año como variables aleatorias. Se incorporaron la función de enlace y estructura de error apropiadas para una distribución binomial mediante SAS Macro GLIMMIX.

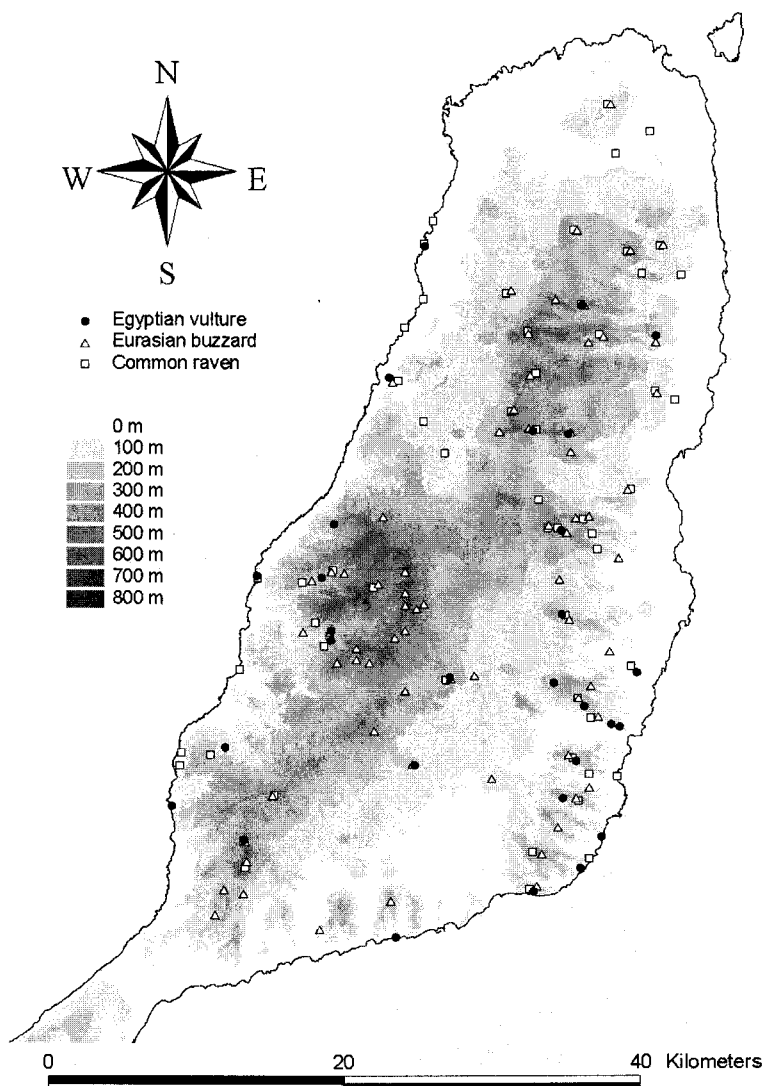
Resultados

Selección de nido

En 2004 disponíamos de información precisa referente a todos los territorios de guirre presentes en la mayor parte de la isla (n=29). Además, se localizaron 70 nidos de ratonero y 57 de cuervo. Por todo ello, estimamos que hemos controlado más del 90% del total de las poblaciones de las especies objeto de estudio (Figura 1). Veintitrés cortados presentaron nidos

de dos especies: 3 con nidos de guirre y ratonero, 2 de guirre y cuervo, y 18 de ratonero y cuervo. Adicionalmente, 11 cortados contuvieron nidos de las tres especies.

Las tres especies objeto de estudio mostraron escasa selección respecto a los lugares disponibles. Considerando las comparaciones univariantes, los ratoneros ocuparon cortados mayores, más alejados de la costa y significativamente más cercanos a carreteras y construcciones que los puntos al azar, mientras que los guirres mostraron preferencia por cortados de mayor pendiente localizados en áreas más abruptas (Tabla 2). Finalmente, los cortados ocupados por cuervos no difirieron en sus características respecto a los puntos al azar. El modelo GLM para el guirre incluyó sólo dos variables, explicando un gran porcentaje de la devianza total (57.6%). Los cortados fueron ocupados con mayor probabilidad si estaban localizados en laderas con pendiente (efecto positivo de la pendiente) y orientados al sur o suroeste (estadísticas LR para análisis tipo 3): Pendiente $\chi^2=21.31$, $gl=1$, $p<0.0001$; Orientación $\chi^2=28.51$, $gl=7$, $p=0.0002$). Pese a ser significativa, la variable orientación no permitió discriminar entre los distintos niveles, de modo que realizamos *a posteriori* likelihood ratio tests para identificar las diferencias entre los mismos (Figuerola et al., 2003). Los resultados de los contrastes mostraron que el efecto detectado estaba influido por una marcada evitación de las orientaciones NO y NE. El modelo para el ratonero explicó poca devianza (16.5%) e incluyó tres variables (estadísticas LR para análisis tipo 3): Altitud $\chi^2=7.47$, $gl=1$, $p=0.006$; Distancia al nido de cuervo más cercano $\chi^2=16.03$, $g.l.=1$, $p<0.0001$; Distancia a la casa habitada más cercana $\chi^2=7.08$, $gl=1$, $p=0.007$). Así, los cortados ubicados en áreas de montaña y próximos a construcciones y territorios de cuervo, tuvieron una mayor probabilidad de ocupación por ratoneros. En el caso del cuervo, no se obtuvo ningún modelo estadísticamente significativo.

Figura 1. Mapa de Fuerteventura donde se indica la distribución de los nidos de las tres especies de estudio.

Patrones de asociación interespecífica

El número de cortados ocupados ($n=110$) fue significativamente menor que el obtenido mediante las simulaciones (media=125, DS=3.6, $N=1,000$; $t=133.0$, $gl=999$, $p<0.0001$). Además, los índices de asociación de Jaccard entre pares de especies obtenidos por simulación resultaron ser siempre significativamente menores que los observados en el campo (Tabla 4). Dado que este índice es una medida de proximidad, estos resultados indican claramente que las tres especies están más agrupadas de lo que cabría esperar por azar.

Tabla 4. Índices de asociación de Jaccard observadas y simuladas (N=1,000) entre especies, en relación con la ocupación del cortado de nidificación. Se muestran los resultados de la comparación mediante la prueba-t.

	Observed	Simulation Average (SD)	t_s	P
Egyptian vulture - Eurasian buzzard	0.19	0.10 (0.03)	3.30	<0.01
Egyptian vulture common raven	0.22	0.09 (0.03)	4.48	<0.001
Eurasian buzzard common raven	0.42	0.16 (0.03)	8.18	<0.001

Intrusiones en territorios de guirre y su efecto sobre el éxito reproductor

Registramos 152 intrusiones en los territorios de guirre monitorizados, siendo similar (50%) el número de ellas protagonizado por ratoneros y cuervos. La frecuencia de intrusiones de ratonero estuvo positivamente correlacionado con el número de nidos de ratonero en un radio de 1000 m ($r_s=0.4$, $p=0.01$, $N=36$), y negativamente con la distancia al nido de ratonero más cercano ($r_s=-0.3$, $p=0.04$, $N=36$) y con la distancia al muladar ($r_s=-0.57$, $p<0.001$, $N=36$). La frecuencia de las intrusiones de cuervo no se correlacionó significativamente con ninguna de las variables examinadas (en todos los casos: $p>0.05$).

La frecuencia total de intrusiones varió significativamente entre los territorios de guirre estudiados y no difirió respecto a la identidad de la especie intrusa (ratonero: media=2.0, DS=3.3, rango=0-14; cuervo: media=2.0, DS=3.5, rango=0-13; prueba de U de Mann-Whitney $p>0.05$). Una baja proporción (11.8%, $N=76$) de las intrusiones de bufeo estuvo protagonizada por más de un individuo; siendo este porcentaje significativamente mayor en el caso de los cuervos (51.3%, $N=76$) (prueba de Fisher, $p<0.0001$). La duración de esas intrusiones fue similar para las dos especies (ratonero: 189.5 seg, DS=302.2; cuervo 199.8 seg, DS=285.7; prueba de Mann-Whitney, $p>0.05$). No se encontraron diferencias respecto a la distancia mínima alcanzada por los intrusos (ratonero: 79.5 m, SD=129.6; cuervo: 104.0 m, SD=121.4; prueba de Mann-Whitney, $p>0.05$). Además, la frecuencia de la respuesta de los guirres adultos fue similar para ambas especies (ratonero: 21.0%; cuervo: 26.3%, $\chi^2=0.328$, $p>0.05$). Finalmente, la mayoría de las intrusiones interespecíficas tuvieron lugar cuando la pareja de guirre estuvo ausente (77.6% y 79% de las intrusiones de ratonero y cuervo, respectivamente).

La respuesta de los guirres adultos no difirió con respecto a la identidad del intruso. Ésta fue similar en relación al porcentaje de veces que el guirre se levantó (ratonero 11.8%, $N=76$; cuervo 7.9%, $N=76$, prueba de Fisher $p=0.589$), o abandonó el nido (ratonero: 3.9%; cuervo: 2.6%, prueba de Fisher $p=1$). Tampoco se encontró una diferencia significativa en cuanto a la duración de la respuesta observada: adulto de guirre levantado (ratonero: 83.3 seg, DS=77.8, vs. cuervo: 63.2 seg, DS=116.2; prueba de Mann-Whitney, $p>0.05$) o que abandona el nido (ratonero: 140.0 seg, DS=91.6, vs. cuervo: 205.0 seg, DS=219.2; prueba de Mann-Whitney, $p>0.05$). El mejor modelo que describió la probabilidad de respuesta incluyó una sola

variable explicando el 46.7% de la devianza inicial. Esto revela que la probabilidad de levantarse y/o volar se incrementaba cuando la pareja estaba presente en el territorio (estimación del parámetro): pareja presente= 1.2077 ± 0.6215 SE, ausente= $-2.54 \pm 0,679$ SE; $F=30.52$, $p<0.0001$).

El éxito reproductor (% de nidos con pollos volantones) para los territorios de guirre monitorizados en 2001 fue del 75% (N=16), reduciéndose al 48% (N=21) en 2002. El modelo reveló que la probabilidad de fracaso fue independiente de las variables que evaluaban la presencia y densidad de potenciales intrusos, la frecuencia de las intrusiones, y la respuesta de los guirres. Además, durante el periodo 1998-2004, se registraron 166 intentos de cría para el total de la población de guirres de la isla; el éxito reproductor varió anualmente entre el 36 y el 67% (DS= 9, N=7). El GLMM no mostró efectos significativos con respecto a las variables que evaluaban la presencia y densidad de potenciales intrusos en la vecindad de las áreas de cría, ni respecto a la distancia al muladar.

Discusión

Selección de nido y asociación interespecífica en áreas de cría

El mejor modelo describió la selección de nido en el caso del guirre sobre la base de dos características fisiográficas, pendiente y orientación, que explicaron una gran proporción de la variación inicial (58%). Este hecho puede estar reflejando un preferencia por pendientes con vientos de ladera, que podrían facilitar el acceso a los nidos, como se ha observado en otros estudios realizados con aves planeadoras de mediano y gran tamaño (Donázar et al., 1993, 2002). Los nidos de guirre en Fuerteventura están orientados preferentemente al sur suroeste, lo que indicaría que estas aves evitan activamente los vientos estacionales dominantes de componente norte-noreste (alisios) (Juan et al., 2000), que pueden llegar a ser de gran intensidad y cargados de humedad, por lo que estas aves tenderían a buscar protección frente a condiciones climáticas adversas (Newton, 1979). El mejor modelo para la selección de nido del ratonero explicó una pequeña proporción de la variabilidad encontrada (17%). La probabilidad de ocupación por ratonero estuvo favorecida por la presencia de cuervos, que podría suponer la existencia de ventajas ligadas a la defensa ante predadores, ocupación eventual de nidos ajenos, y evaluación de la calidad del hábitat (Sergio et al., 2004). El efecto positivo de la altitud puede relacionarse así mismo con las facilidades para el vuelo descritas antes. La selección de lugares con mayor altitud como medida para evitar la presencia humana (Donázar et al., 1993) no parece una explicación razonable, ya que los territorios de ratonero están incluso asociados, según muestra el modelo, con estructuras humanas como construcciones. Este hecho puede venir determinado por factores de tipo trófico: las principales presas en la dieta del ratonero son conejos y ardillas (Gangoso y López-Darias, 2004; Gangoso et al., 2005), que parecen ser especialmente abundantes en las inmediaciones de los pueblos

(*pers. obs.*). Sin embargo, no puede descartarse que, puntualmente, la presencia humana determine en algunos casos la no colonización de áreas humanizadas.

Estos resultados indican que dos especies (ratoneros y cuervos) son virtualmente no-selectivas en su solapamiento con el guirre en grandes cortados, lo que implica que las tres especies presenten una distribución prácticamente continua en la isla (Figura 1). La flexibilidad en los patrones de selección se demuestra también por el hecho de que las tres especies críen de manera frecuente en lugares accesibles, incluso sobre el suelo (Martín y Lorenzo, 2001; Gangoso y López-Darias, 2004; Gangoso y Palacios, 2005). El solapamiento en la selección de nido puede estar favorecido por la distribución homogénea de los recursos. La abundancia de carcasas de cabra es extremadamente alta en la isla, y los conejos y ardillas, aunque de forma irregular, parecen estar también bien distribuidos (Gangoso y López-Darias, 2004; Gangoso et al., 2005). Además, la histórica ausencia de mamíferos predadores puede haber contribuido a la aceptación de un amplio rango de posibilidades para la ubicación del nido: fenómeno comúnmente descrito en sistemas insulares (Newton, 1979; Grant, 1998). Las colas de la distribución en la selección del lugar de nidificación pueden favorecer el solapamiento entre las especies.

Las simulaciones realizadas mostraron una aparente agregación interespecífica. El número observado de cortados ocupados fue menor que lo que cabría esperar por azar, debido a la coincidencia de dos o incluso las tres especies en un mismo cortado. Los índices de asociación entre especies fueron así mismo mayores que los generados por azar. Estos patrones pueden ser el resultado de la existencia de presiones externas poco conocidas, que conduzcan a la obligada agregación. En particular, puede argumentarse que la persecución humana podría estar desempeñando un papel impidiendo la ocupación de otros cortados, por lo demás aparentemente apropiados (Sánchez-Zapata y Calvo, 1999). Nuestros resultados, contrariamente, muestran claramente que ninguna de las tres especies evita de manera activa las áreas con presencia humana. La búsqueda de recursos de alta calidad puede conducir a la agregación. Las características a nivel de micro-escala, tales como refugio contra las condiciones climáticas adversas (Newton, 1994) pueden resultar de importancia. La relevancia de la orientación del nido en el caso del guirre avala este razonamiento. Además, para aves de gran tamaño que nidifican en cortados, la estructura del nido en sí misma resulta muy valiosa, dado que sirve para indicar la ocupación de un territorio y puede proporcionar un nido alternativo en caso, por ejemplo, de infestación por parásitos, de modo que los robos de nidos entre especies constituyen un fenómeno frecuente (Fernández y Donázar, 1991; Margalida y García, 1999; Carrete et al., 2005). Hemos observado al menos un caso de usurpación de nido por cuervo, que fue previamente ocupado por una pareja de guirre vecina.

Finalmente, la agregación de nidos interespecífica puede originarse de la existencia de beneficios derivados del mutualismo o el parasitismo. La detección y defensa ante predadores terrestres y aéreos pueden verse favorecidas por la asociación con especies agresivas (Blanco y Tella, 1997; Sergio et al., 2004). Por otro lado, la piratería de alimento puede jugar un

importante papel. Las habilidades del cuervo como ladrón son bien conocidas (Tella y Torre, 1990; Ratcliffe, 1997; Bertran y Margalida, 2004). Por su parte, los alimoche han sido vistos parasitando incluso a especies altamente agresivas como el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) en territorios vecinos (Tella y Torre, 1990). Aparte de esto, la muerte y consumo de los pollos de nidos vecinos es un hecho común entre grandes especies nidificantes en cortados (Donázar, 1993). A propósito de ello, nosotros hemos encontrado restos de pollos volantones de ratonero en un nido de alimoche (authors, unpubl.). La muerte de los pollos de especies vecinas supone la adquisición de un buen recurso alimenticio, especialmente en los periodos de escasez (Palomares y Caro, 1999), lo cual puede llegar a ser de importancia en una isla como Fuerteventura, sujeta a severos episodios de sequías.

Consecuencias de las intrusiones interespecíficas

Los territorios de guirre recibieron continuas intrusiones de ratoneros y cuervos (0.6-0.7/hora). Las intrusiones protagonizadas por ratoneros dependieron de la distancia al vecino más cercano y de la distancia al muladar. La mayoría de estas intrusiones fueron llevadas a cabo por individuos solitarios, que frecuentemente mostraron un comportamiento altamente agresivo, incluyendo ataques directos a los guirres que se encontraban incubando. Este tipo de "encounter competition", estaría dirigida al desplazamiento de un vecino indeseable o peligroso, capaz incluso de matar a su propia prole (ver arriba). El muladar congrega diariamente a un elevado número de aves, maximizando la probabilidad de intrusiones en los territorios de guirre circundantes. Las intrusiones de cuervo fueron llevadas a cabo en la mayoría de los casos por grupos de dos o más individuos, incrementando sus posibilidades de éxito. Como ha sido descrito para otras aves de presa, (Ratcliffe, 1997; Bertran y Margalida, 2004), los cuervos tratan de sacar los palos de los nidos de guirre, molestando así a los adultos, presumiblemente para tratar de forzarles a abandonar el nido dejando su prole momentáneamente desatendida.

Los guirres rara vez reaccionaron a estas intrusiones interespecíficas (21% y 26% de las intrusiones de ratonero y cuervo, respectivamente). Esa frecuencia de respuesta es similar a la encontrada (23%) para las intrusiones de cuervo en nidos de alimoche en el Valle del Ebro (norte de España) (O. Ceballos y J.A. Donázar, inédito). Nuestros resultados muestran que sólo la presencia de la pareja determina que el adulto que se encuentra incubando deje a su prole desatendida. Así, el comportamiento defensivo de los guirres parece ser poco flexible, careciendo aparentemente de mecanismos de evaluación fina del riesgo de predación (Kleindorfer et al., 2005). Este hecho podría explicarse por un balance extremadamente segado entre costos y beneficios de la defensa. Las intrusiones interespecíficas entrañan un importante riesgo para los guirres reproductores ya que los potenciales predadores, especialmente los cuervos, son muy eficientes ante sus oportunidades de robo (ver arriba). El guirre posee una estrategia vital conservadora, lo cual implica madurez sexual retardada, largo período de cría y baja productividad. En última instancia, la pérdida de huevos o pollos puede resultar muy costoso para la eficacia individual de los adultos reproductores (Serrano et al., 2005). Como

consecuencia, los individuos que incuban o atienden a su prole sólo defenderán el nido cuando la presencia del otro adulto en el territorio puede reducir sustancialmente las posibilidades de predación.

Aunque no se han detectado respuestas claras frente a los intrusos, las intrusiones interespecíficas no están libres de coste para los guirres, ya que probablemente pueden estar operando otros factores más sutiles. El comportamiento defensivo es energéticamente costoso y causante de estrés (Svensson et al., 1998; Wallin, 1987; Galeotti et al., 2000), lo que puede afectar negativamente al estado de salud general de los individuos reproductores, que a su vez puede restar tiempo y energía a la inversión en actividades de prospección y búsqueda de alimento (Carrillo y Aparicio, 2001; Downes, 2001). Finalmente, los efectos negativos potenciales de las intrusiones interespecíficas pueden verse enmascarados por otros factores. De este modo, las limitaciones de tipo genético pueden reducir la fecundidad. La variabilidad genética de la población canaria de alimoche es muy baja en comparación con las poblaciones continentales, y presumiblemente sujeta a un alto grado de endogamia (Donázar et al., 2002; Kretzmann et al., 2003). Por otro lado, los factores ligados a la persecución humana directa e indirecta (venenos, contaminación por plomo, accidentes en líneas eléctricas) son responsables en buena parte de una elevada mortalidad adulta, pudiendo conducir en muchos casos al fracaso reproductor (Sergio et al., 2004). En este escenario, los efectos de la "encounter competition" en los lugares de cría pueden tornarse poco aparentes.

Competencia dentro del gremio: perspectivas en un sistema insular cambiante

El gremio estudiado representa un caso notable de coexistencia entre tres especies con cuasi-idénticos requerimientos de lugares de nidificación y un amplio solapamiento de la dieta (Gangoso et al., 2005). Este hecho es inusual, dado que la segregación de hábitat a través del cambio de nicho o desplazamiento de carácter parece ser la norma cuando coexisten espacialmente especies con requerimientos ecológicos similares (Pianka, 1978; Nijman, 2004; Dayan y Simberloff, 2005). En ausencia de partición de nicho, es esperable que los gremios y comunidades sean inestables, con desenlaces asimétricos y frecuentes procesos de extinción (Carrete et al., 2005). Probablemente, este estudio refleja una "foto fija" dentro de un sistema ecológico inestable a largo plazo. En tiempos recientes, las altas densidades de especies carroñeras y su cerrada coexistencia en áreas de cría pueden haberse visto favorecidas por modificaciones en la disponibilidad de recursos derivadas de actividades humanas. La ardilla moruna fue introducida en 1965 (Machado, 1979); actualmente la especie está presente en la práctica totalidad de la isla. El número de herbívoros domésticos (cabras y ovejas) se ha multiplicado al no depender totalmente de los pastos naturales gracias al frecuente aporte de grano y piensos por los pastores (Gangoso et al., 2005). La respuesta numérica de los ratoneros y cuervos ha sido patente en los años recientes (ver arriba), mientras que la población de guirre, con una estrategia vital más conservadora, permanece aparentemente estable. Si esta tendencia se mantiene, cabe esperar crecientes asimetrías dentro del gremio de

carroñeros, pudiendo unas especies sobrepasar a otras a través de la monopolización de los recursos, incluyendo los lugares de nidificación. La creciente presión humana puede acelerar más aún estas tendencias. Más de un millón de turistas visitan la isla cada año, generando una rápida expansión de las áreas urbanas. En última instancia, este proceso puede conducir a una reducción en la capacidad de carga del medio y, consecuentemente, afectar al tamaño de las poblaciones. Aquellas especies con mayores niveles de tolerancia, como los cuervos o los ratoneros (Watson and Moss, 2004), se verán menos afectadas en comparación con los guirres, que son más proclives a sufrir los efectos directos e indirectos de la humanización (Donázar et al., 2002). Además, una creciente presencia humana en la vecindad de las áreas de cría puede determinar que aquellas especies menos capaces de tolerar las molestias sufran mayor predación por cuervo (Brambilla et al., 2004). Las relaciones dentro del gremio pueden verse alteradas por la presencia humana a largo plazo y la subsiguiente destrucción del hábitat, favoreciendo la predación oportunista y competencia exclusiva de las especies subordinadas (Skagen et al., 1991). Finalmente, la modificación de la calidad del hábitat a través de medidas de conservación (como, por ejemplo, el aporte de alimento en muladares) debe ser examinada en detalle, ya que puede ser responsable de cambios asimétricos en la distribución espacial y abundancia de las especies competidoras (Wilmers et al., 2003).

**Capítulo VIII: CONTRADICCIONES EN LA
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS INSULARES:
PLANTAS, HERBÍVOROS INTRODUCIDOS Y AVES
CARROÑERAS EN LAS ISLAS CANARIAS**

**CONTRADICCIONES EN LA CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS INSULARES:
PLANTAS, HERBÍVOROS INTRODUCIDOS Y AVES CARROÑERAS EN LAS ISLAS
CANARIAS**

Resumen

*La introducción de herbívoros exóticos en los sistemas insulares ha tenido efectos devastadores sobre la cobertura vegetal, riqueza florística y composición de las comunidades, pudiendo ser algunas especies totalmente extirpadas por la presión de pastoreo. Las cabras (*Capra hircus*) y los conejos silvestres (*Oryctolagus cuniculus*) fueron introducidos en las Islas Canarias 500 años a.C. La Ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus*) fue introducida en 1967. Las tradicionales explotaciones extensivas de ganado se han mantenido hasta la actualidad, pero en las últimas décadas, el número de cabras ha aumentado hasta alcanzar densidades de 53 cabezas/km². El sobrepastoreo y el pisoteo han afectado de manera importante a once especies de plantas endémicas insulares, de modo que algunas poblaciones se han visto reducidas a menos de 10 individuos viables. Por otro lado, las carcasas de ganado y las poblaciones de conejo y ardilla contribuyen actualmente a mantener las poblaciones de tres especies de aves carroñeras amenazadas. Este conflicto presenta importantes ramificaciones de tipo económico y social: mientras que diversos fondos públicos (principalmente a través de proyectos LIFE europeos) son destinados a la conservación de taxones endémicos de fauna y flora, el número de cabezas de ganado crece rápidamente gracias a las subvenciones derivadas de la Política Agraria de la Unión Europea (PAC).*

Conflictos similares aparecen en otros sistemas insulares de la cuenca del Mediterráneo. Es imprescindible, por tanto, consensuar los objetivos ganaderos y conservacionistas en las Islas Canarias. El impacto de las cabras sobre la vegetación debe minimizarse mediante la limitación del pastoreo en áreas sensibles, con alta tasa de endemismos. Así mismo, la creación de muladares puede reducir la dependencia de los carroñeros de las explotaciones de ganado extensivas. Se recomienda un estudio minucioso acerca de las relaciones ecológicas que se establecen en las comunidades insulares, donde especies no nativas pueden desempeñar un papel clave, como ocurre en otros archipiélagos de la cuenca del Mediterráneo.

Introducción

Las invasiones de especies exóticas son una de las principales causas del declive de poblaciones, y en ocasiones de la extinción, de taxones nativos, especialmente en el caso de ecosistemas insulares (Williamson, 1996; Wilcove et al., 1998; Mooney y Cleland 2001). En consecuencia, su erradicación, cuando parece factible, es habitualmente recomendada (Myers et al., 2000; Simberloff, 2001). Este tipo de manejo, sin embargo, no debe ser llevado a cabo sin la información necesaria acerca de las posibles relaciones entre especies nativas y exóticas y cambios en la composición de la comunidad (Zavaleta et al., 2001; Veitch y Clout 2002). En ocasiones, taxones introducidos pueden jugar un papel clave, con una o más especies nativas dependientes de estos (Myers et al., 2000). De este modo, su erradicación puede provocar alteraciones no deseadas de las relaciones recientemente establecidas dentro de las redes tróficas (Zavaleta et al., 2001).

La introducción de herbívoros exóticos ha sido tradicionalmente considerada como responsable de la alteración del hábitat y destrucción de especies de plantas en todo el mundo. Su liberación en sistemas insulares ha desencadenado efectos considerables sobre la cobertura vegetal, la riqueza florística, y, en consecuencia, sobre la estructura de las comunidades (Donlan et al., 2002). La cabra doméstica (*Capra hircus*) y los conejos (*Oryctolagus cuniculus*) son considerados como plagas ecológicas, siendo responsables de la alteración de varias biotas insulares (Coblentz, 1978; Wilson, 1992). Su erradicación se considera como el primer paso hacia la restauración del ecosistema (Donlan et al., 2002). Por el contrario, los herbívoros introducidos pueden desempeñar papeles cruciales en los ecosistemas insulares, una vez que los organismos nativos han sido rarificados (Hunter, 1992). Sin embargo, se ha dedicado poca atención a esta parte del problema.

En este trabajo describimos un caso particular en las Islas Canarias donde las cabras y otros herbívoros introducidos son responsables de la cuasi-extinción de algunas plantas endémicas, mientras que, por otro lado, mantienen poblaciones de carroñeros y predadores nativos. Mostramos también evidencias de que situaciones similares pueden estar ocurriendo en otros archipiélagos de la cuenca del Mediterráneo. Finalmente, se discute la necesidad de integrar proyectos de conservación en islas donde los sistemas de ganadería extensiva se encuentran fuertemente arraigados tanto en la economía local como en la cultura tradicional.

El escenario

El archipiélago canario, junto con otros archipiélagos macaronésicos (Cabo Verde, Azores y Madeira), forma parte de la cuenca mediterránea, región considerada como un importante "hot spot" de biodiversidad (Médail y Quézel, 1999). El 28% de las 13,000 especies de fauna y flora canarias son endémicas, siendo la tasa de endemismos por área una de las

mayores del mundo (Humphries, 1979; Beltrán et al., 1999; Juan et al., 2000; Fernández-Palacios y Días, 2001; Izquierdo et al., 2001). Fuerteventura (1,662 km²) es la isla más al este del archipiélago y la más cercana al continente africano (100 km). Se formó aproximadamente hace 20 m.a. principalmente por actividad volcánica (Coello et al., 1992; Ancochea et al., 1996; Juan et al., 2000). La altitud media es baja, con algunas montañas alcanzando los 600-800 m.s.n.m. (Criado, 1991). El clima es extremadamente seco, con un promedio de 105 mm de lluvia anual. La aridez es favorecida por los fuertes vientos de componente Norte. El paisaje estaba cubierto originalmente por matorral arbustivo subdesértico (principalmente *Euphorbia spp.* y *Kleinia neriifolia*) y bosquetes (sobre todo compuestos de acebuche *Olea europaea ssp. guanchica*) (Criado, 1990; Rodríguez et al., 2000). Las islas orientales (Fuerteventura y Lanzarote) comparten características ecológicas similares, mientras que el resto de las islas del archipiélago presentan condiciones de mayor humedad, lo que favorece la existencia de una variedad de ecosistemas que incluyen bosques de pino y laurel.

Pobladores de origen bereber se establecieron en las Islas Canarias alrededor de 500 a.C. (Macías, 1995; Cabrera, 1996). Las actividades humanas alteraron las formaciones vegetales originales de Fuerteventura, principalmente por sobrepastoreo y explotación para leña y agricultura. En consecuencia, las comunidades de herbáceas y crasas pertenecientes en su mayoría a *Pegano-salsolatea* dominan actualmente el paisaje (Rodríguez et al., 2000). La colonización europea (entre 1,400 y 1,500 años d.C.) aceleró la degradación de los ecosistemas insulares. Seiscientos setenta y ocho plantas vasculares se han registrado en Fuerteventura (Scholz, en prensa). 13 especies son endémicas de la isla, 33 son endemismos de las islas orientales (Fuerteventura y Lanzarote) y 42 endemismos, del archipiélago canario. Fuerteventura posee el mayor porcentaje de taxones Saharo-sindian y norteafricanos (Sunding, 1979); algunas especies sólo se localizan en esta isla: *Mesembryanthemum teurkauffii*, *Eritrichum sventenii*, *Pulicaria burchardii*, *Zygophyllum gaetulum*, and *Rhus albida* (S. Scholz, no publicado).

Los actores

Los colonizadores pre-europeos introdujeron rebaños de cabras en las Islas Canarias (Cabrera, 1996, 2001). El número de cabras se incrementó en Fuerteventura hasta el punto de que la isla fue llamada "Capraria" por Plinio (siglo I) (Torriani, 1978). La población aborigen probablemente no superaba los 1,000-3,000 habitantes a la llegada de los europeos. En ese momento, el número de cabras estimado para la isla fue de 30,000-60,000 (18-36/km²) (Cabrera, 1996). Siguiendo a este autor, los habitantes nativos mantenían los rebaños de cabras en régimen de subsistencia. El número de animales estaba fuertemente limitado por las sequías. Los europeos continuaron con una estrategia de pastoreo extensivo similar, con números máximos de cabras y ovejas cercanos a los 30,000, en años con abundantes pastos durante el siglo XVIII. Durante las sequías prolongadas, en cambio, la isla fue abandonada por

los humanos y la mayoría del ganado murió (Roldán, 2002). La capital de la isla, hoy Puerto del Rosario, fue durante siglos conocida como "Puerto Cabras", por la gran población de cabras mantenida en sus inmediaciones.

El número de cabras parece haberse mantenido prácticamente estable en Fuerteventura hasta finales del siglo XX. El primer censo exhaustivo (1970) registró unas 20,000 cabras (12/km²). Desde 1970 en adelante, sin embargo, el número de cabras aumentó considerablemente: 34,000 en 1984, 62,000 en 1990, 71,000 en 1998 y 88,000 (53/km²) en 2000. Las ovejas, antes raras en la isla, han aumentado también en las últimas décadas pasando de 3,000 a 21,000 entre 1970 y 2001 (ver revisiones en González Morales, 1989; Anónimo, 2001). Actualmente, la mayoría de las cabras y ovejas se mantienen estabuladas para la producción de leche. Los rebaños suelen dejarse pastar libremente al menos una vez al día, para la ingestión de fibra y evitar así posibles problemas gástricos (Jarrige, 1988), pero regresan a los corrales al atardecer para beber y alimentarse de los piensos. Una parte variable de la ganadería (hasta 20,000) no es sometida a explotación económica continuada, habitando en áreas montañosas en régimen de semilibertad. Varias veces al año tienen lugar encuentros de ganaderos en lo que se conoce como "apañadas", de origen pre-europeo. En esas ocasiones, los rebaños son reunidos desde la montaña en pequeños corrales, donde los animales son marcados, y algunos sacrificados (Navarro, 1989). Actualmente, Fuerteventura es la única isla canaria donde los sistemas tradicionales de pastoreo son aún parcialmente mantenidos, aunque existe una clara tendencia hacia su modernización.

Los europeos introdujeron otras dos especies más de herbívoros en Fuerteventura. Durante el siglo XV, se soltaron conejos en todas las islas del archipiélago, encontrándose hoy grandes poblaciones en hábitats óptimos (Cabrera, 1997). La Ardilla moruna, nativa del norte de África, fue introducida en 1967. En la actualidad, esta especie ocupa la totalidad de la isla, siendo especialmente abundante en hábitats rocosos secos (Machado, 1979).

Tres subespecies de aves endémicas de Canarias consumen regularmente las carcasas de herbívoros introducidos. El guirre (*Neophron percnopterus majorensis*) ocupó todas las islas del archipiélago, estando actualmente restringido a la isla de Fuerteventura, donde mantiene en torno a 25 parejas reproductoras (Donázar et al., 2002). La subespecie canaria de ratonero (*Buteo buteo insularum*) también distribuida en la antigüedad por la totalidad del archipiélago, desapareció de Lanzarote en el pasado siglo, aunque mantiene poblaciones aparentemente sanas en hábitats arbolados de otras islas (Martín y Lorenzo, 2001). En Fuerteventura, su población se ha incrementado notablemente. Aunque fue considerada muy escasa hace 30 años, en la actualidad existen 85-90 territorios ocupados. El cuervo (*Corvus corax canariensis*) está presente en todas las islas, aunque sus poblaciones han disminuido sensiblemente, siendo en la actualidad escaso en Tenerife, Gran Canaria y Lanzarote. Fuerteventura mantiene la mayor población con aproximadamente 100 parejas (Martín y Lorenzo, 2001).

El Conflicto

Efectos del pastoreo sobre la vegetación

La superpoblación de cabras en territorios sujetos a frecuentes sequías provoca la destrucción de la cobertura vegetal, incrementándose así la aridez, el avance de la erosión y la extinción de especies (Kunkel, 1977; Cabrera, 1993; Rodríguez et al., 2000). El sobrepastoreo afecta directamente al crecimiento, reproducción y supervivencia vegetales, reduciendo el número y la calidad de los individuos y, en última instancia, conduciendo a la desaparición local de poblaciones y especies. Además, el continuo pisoteo puede dañar más severamente a la vegetación que el ramoneo directo. Las pezuñas pueden destruir las plántulas dejando el suelo expuesto, siendo entonces fácilmente desgastado por agentes erosivos. Las estimaciones de pérdida de suelo en Fuerteventura son aproximadamente de 75 tm/ha/año. Esos efectos son particularmente evidentes en las inmediaciones de corrales y otras explotaciones ganaderas (Aguilera et al., 1994). Estudios de dieta indican que las cabras son directamente responsables del declive poblacional de especies de plantas endémicas de Canarias (Nogales et al., 1992; Rodríguez-Piñero y Rodríguez-Luengo, 1993). Los efectos de otros herbívoros introducidos, conejos y ardillas, son poco conocidos, aunque parece razonable pensar que no deben ser desdeñables (Machado, 1979; Rodríguez-Piñero y Rodríguez-Luengo, 1993).

En resumen (Tabla 1), 10 endemismos vegetales insulares, 13 de las islas orientales y 4 de Canarias son afectados por ramoneo y pisoteo derivados de las prácticas ganaderas. Más grave resulta aún la crítica situación de endemismos locales: *Crambe sventenii* (300 individuos), *Argyranthemum winteri* (300 ind.), *Echium handiense* (200 ind.), *Onopordon nogalesii* (100 ind.), y *Salvia herbanica* (50 ind.). Algunos endemismos canarios con poblaciones todavía grandes en otras islas (y, por tanto, no globalmente amenazadas), mantienen en Fuerteventura poblaciones extremadamente pequeñas confinadas en abruptas laderas: *Convolvulus floridus* (50 individuos), *Ceballosia fruticosa* (6 ind.), *Lavatera acerifolia* (4 ind.) and *Bosea yervamora* (2 ind.). Una suerte similar padecen otros endemismos macaronésicos, tales como *Heberdenia excelsa* (30 ind.), *Rubus bollei* (30 ind.), *Jasminum odoratissimum* (20 ind.), *Visnea mocanera* (10 ind.), *Picconia excelsa* (2 ind.) and *Sideroxylon marmulano* (1 ind.). Estos taxones pueden desaparecer en un futuro inmediato si esos factores limitantes continúan operando. Ese parece ser el caso de *Atalanthus pinnatus*, una especie endémica canaria que no ha sido registrada en la isla en el transcurso de las dos últimas décadas (S. Scholz, no publicado).

La protección de la flora en las Islas Canarias ha sido de especial interés para las administraciones europea, española y canaria (Tabla 1). Este hecho, sin embargo, complica el estatus legal de los taxones amenazados y hace difícil la adopción de estrategias de conservación operativas.

Tabla 1. Efectos de las cabras sobre plantas raras y amenazadas de Fuerteventura. Categorías del Libro Rojo: CR=Peligro Crítico; EN=En Peligro; V=Vulnerable; R=Rara; K=Desconocida (basado en la IUCN 1994; 2001).

	Effects of goats ^a	Endemism ^b	European Habitat Directive ^c	Habitat Red Data Book ^d	Canarian Red Data Book ^e	Canarian Endangered Species List ^f
<i>Aichryson bethencourtianum</i>	Grazing	FV			EN	Sensitive to habitat alteration
<i>Aichryson tortuosum</i>	Grazing	EI			R	
<i>Argyranthemum winteri</i>	Trampling *	FV	Included	EN	VU	Sensitive to habitat alteration
<i>Bupleurum handiense</i>	Grazing	EI	Included	EN	VU	Sensitive to habitat alteration
<i>Caralluma burchardii</i>	Trampling	EI	Included	VU		Sensitive to habitat alteration
<i>Carduus bourgaei</i>	Grazing	FV			VU	
<i>Convolvulus caput-medusae</i>	Grazing	CAN	Priority	VU	R	Sensitive to habitat alteration
<i>Crambe sventenii</i>	Grazing*	FV	Priority	EN	EN	Endangered
<i>Crepis canariensis</i>	Grazing*	CAN			VU	Sensitive to habitat alteration
<i>Echium bonetii</i>	Grazing	CAN			K	
<i>Echium handiense</i>	Grazing*	FV			VU	Endangered
<i>Euphorbia handiensis</i>	Trampling	FV	Priority	VU	EN	Sensitive to habitat alteration
<i>Ferula lancerottensis</i>	Grazing*	EI			VU	
<i>Helianthemum thymiphyllum</i>	Grazing	EI			VU	
<i>Limonium bourgeaui</i>	Grazing	EI			VU	Sensitive to habitat alteration
	Trampling					
<i>Maytenus canariensis</i>	Grazing	CAN			NT	
<i>Minuartia platyphylla</i>	Grazing	EI			R	
<i>Minuartia webbii</i>	Grazing	EI			K	
<i>Ononis christii</i>	Grazing*	FV			EN	Sensitive to habitat alteration
<i>Ononis hebecarpa</i>	Grazing	EI			R	
	Trampling					
<i>Onopordon nogalesii</i>	Grazing	FV	Priority	CR	EN	Endangered
<i>Nauplius sericeus</i>	Trampling	FV				
<i>Pulicaria canariensis</i>	Grazing	EI			V	Sensitive to habitat alteration
	Trampling					
<i>Reichardia famarae</i>	Grazing	EI			R	Sensitive to habitat alteration
<i>Rutheopsis herbanica</i>	Grazing*	EI			V	Sensitive to habitat alteration
<i>Salvia herbanica</i>	Grazing*	FV			E	Endangered
<i>Senecio bollei</i>	Trampling	EI			V	Sensitive to habitat alteration
<i>Sideritis pumila</i>	Grazing	EI				Sensitive to habitat alteration
	Trampling					
<i>Volutaria bollei</i>	Grazing	EI			V	Sensitive to habitat alteration

^a De Beltrán et al., 1999; y S. Scholz (datos no publicados). * : Especies profundamente afectadas. ^b CAN = Islas Canarias; EI = Islas Orientales (Fuerteventura y Lanzarote); FV = Fuerteventura. ^c Directiva Europea 92/43/EEC, (21st May 1992), sobre la conservación de habitats naturales y fauna y flora silvestre. ^d Lista de especies amenazadas de

Canarias basada en la Directiva Hábitat Europea 92/43/EEC. ^e Libro Rojo del Gobierno de Canarias (Gómez Campo 1996). ^f Legislación canaria sobre especies amenazadas: Decreto 151/2001.

Dependencia de las aves carroñeras endémicas de los herbívoros introducidos

La presencia de las tres especies de aves carroñeras en las Islas Canarias se sabe anterior a la llegada de los humanos (Rando y López, 1996; Jaume et al., 2003), aunque los hábitos alimenticios que tenían son desconocidos. La mayoría de las islas estaban habitadas por especies gigantes de roedores y reptiles (Crusafont-Pairó y Petter, 1964; González et al., 1996). Los europeos registraron gran número de Focas monje (*Monachus monachus*) así como enormes colonias de aves marinas (Cabrera, 1996). Las carcasas de estas aves y de mamíferos marinos son aún hoy el principal recurso alimenticio de algunas poblaciones de buitres del Nuevo Mundo en Sudamérica (Wallace y Temple, 1988). Parece entonces razonable pensar que las aves carroñeras de la isla explotasen esos recursos antes de la llegada de los humanos.

Las aves carroñeras de Fuerteventura dependen en la actualidad en gran medida de los cadáveres de ungulados domésticos (Tabla 2). El contenido de egagrópilas refleja que el guirre consume principalmente carroña procedente de cabras y ovejas, las cuales aparecieron en el 79% de las egagrópilas.

Tabla 2. Hábitos alimenticios de tres especies de aves carroñeras en Fuerteventura. Se muestra la frecuencia de aparición (%) en egagrópilas. Las notas al pie indican los autores y las especies más comunes dentro de cada categoría de presa.

	Egyptian vulture ^a	Eurasian buzzard ^b	Common raven ^c
Mammals			
Crocidura canarensis			0.3
Mus musculus			5.1
Rattus sp			1.3
Atlantoxerus getulus	0.6	52.6	8.4
Oryctolagus cuniculus	12.0	21.0	25.6
Atelerix algirus	1.7	2.1	0.3
Capra hircus	78.9	18.9	12.0
Ovis aries	2.5		2.0
Unidentified livestock			5.5
Birds	39.7 ^d	15.8 ^f	9.8
Reptiles	0.6		2.7
Fish	1.1		
Invertebrates	13.6 ^e	8.4	87.5 ^g
Fruits			75.8 ^h
Excrements	1.3		
Total number of pellets	523	95	296

^a Medina (1999); ^b Autores (datos no publicados); ^c Nogales y Hernández (1994). ^d Gallina (*Gallus domesticus*) y paloma domésticas (*Columba livia*); ^e Escarabajos (*Coleoptera*); ^f Paloma (*Columba livia*); ^g Caracoles, escarabajos (*Coleoptera*) y saltamontes (*Acrididae*); ^h Higos

Del resto de presas, sólo conejos y aves (paloma doméstica y perdiz moruna) tuvieron importancia. El ratonero se alimenta principalmente de Ardilla moruna (53% de las egagrópilas) y conejo (21%). Los restos de cabra aparecieron en el 19% de las egagrópilas. Los cuervos son aves omnívoras que consumen preferentemente invertebrados y frutas (88 y 76% de las egagrópilas, respectivamente). De entre las presas animales, el conejo y la cabra (probablemente consumidos como carroña) fueron dominantes (26 y 12% de las egagrópilas). Pese a que el análisis de egagrópilas está sujeto a un sesgo potencial, aporta una idea aceptable de las principales presas consumidas por la especie de estudio (Houston, 1976). En consecuencia, los datos antes mencionados deben ser considerados como conservativos. En conjunto, las cifras muestran la importancia de los herbívoros introducidos en la dieta de las tres especies. Esas presas aparecen en el 80% de las egagrópilas de guirre y ratonero, y alcanzan casi el 50% en la dieta del cuervo.

Los análisis de dieta realizados en otras islas del archipiélago confirman la importancia del conejo en la dieta del ratonero (Martín y Lorenzo, 2001) y la aparición constante de conejo (hasta un 67%) y restos de ganado (hasta un 23%) en egagrópilas de cuervo (Nogales y Hernández, 1994). Los estudios de dieta realizados en la región mediterránea han demostrado que los Alimoches pueden consumir un amplio espectro de presas. Sin embargo, una gran parte de la dieta de esta especie está basada en carcasas de animales de mediano o gran tamaño, como los ungulados domésticos (ver revisiones en Donázar, 1993; Cramp y Perrins, 1994)

Las observaciones realizadas en lugares de alimentación aportan aún más evidencias de la importancia de las carcasas de cabra para las aves carroñeras en Fuerteventura. A pesar de la existencia de leyes sanitarias, un gran número de estas carcasas son depositadas en puntos fijos en el campo, generalmente asociados a las explotaciones ganaderas.

Muchos animales mueren también en lugares remotos sin que sean retirados. Además, existe un muladar en la isla donde las carcasas de cabra (1-4 por semana) y despojos del matadero son depositados por los responsables de la conservación de la naturaleza. Los censos semanales de aves carroñeras se han realizado en dicho lugar desde 1998 hasta 2002. En 2002, en un mismo día pudieron contabilizarse hasta 50 guirres, lo que supone el 38% de la población insular (130 individuos; ver Donázar et al., 2002). Estimaciones de captura-recaptura basadas en la lectura de anillas plásticas revelaron que sobre un 50% de las aves inmaduras y un 25% de los adultos reproductores pueden ser localizados un mismo día en dicho lugar (autores, no publicado). Además, hasta 40 ratoneros y 100 cuervos visitan diariamente el muladar. Finalmente, el seguimiento radiotelemétrico de 6 inmaduros y 4 adultos de guirre reveló que estas aves invertían el 52% de su tiempo de alimentación en los muladares y 36.3% en áreas próximas a corrales donde las carcasas de cabra son abandonadas (autores, no publicado).

La densidad de cabras y ovejas en Fuerteventura está en la actualidad muy por encima de los requerimientos para mantener a la población de guirre (Donázar et al., 2002), pero es razonable pensar que una reducción futura de la ganadería puede afectar negativamente a la

viabilidad de estas especies de aves carroñeras, como ya ha sido descrito para otros sistemas con ganadería de ovejas que mantienen poblaciones de aves carroñeras (Newton et al., 1982).

Las especies endémicas que actualmente habitan en Fuerteventura difícilmente podrían mantener las poblaciones de guirre, ratonero y cuervo. No existen medianos o pequeños mamíferos nativos, salvo la musaraña canaria (*Crocidura canariensis*). Las aves de mediano tamaño son relativamente escasas o parcialmente distribuidas (Martín y Lorenzo, 2001). Por último, los reptiles no alcanzan tallas por encima de los 20 cm. En conclusión, la reducción y eventual desaparición de los herbívoros introducidos puede ser considerada como una amenaza real para el mantenimiento de las poblaciones de rapaces endémicas en Fuerteventura, dada la ausencia de presas alternativas de similar valor nutritivo.

La reciente evolución de las poblaciones de aves carroñeras en la vecina y ecológicamente similar isla de Lanzarote resulta ilustrativa. En ella, el número de cabras y ovejas aumentó de 10,000 en 1970 a 18,000 cabezas en 2001. Pero al mismo tiempo, la mayoría de las explotaciones extensivas desaparecieron. La estabulación de la ganadería determina que las carcasas de cabras sean enterradas o destruidas, siendo muy raramente abandonadas en el campo. Tampoco existen muladares. En la década de los sesenta, paralelamente a los cambios en la ganadería, el ratonero se extinguió en Lanzarote (Trotter, 1970; Gangoso y López-Darias, 2005). Las poblaciones de guirres y cuervos también descendieron dramáticamente, pasando de 20 a 2 y de 150 a 50 parejas, respectivamente (Martín y Lorenzo, 2001). Esta aparente respuesta numérica de las aves carroñeras a los cambios en las prácticas ganaderas puede haberse visto reforzada por la ausencia de otros herbívoros introducidos. No hay Ardilla moruna en la isla y las poblaciones de conejo son menores que las de Fuerteventura, debido a la intensa actividad agrícola en parte de la isla. El dramático declive de las poblaciones de cuervo en otras islas como Tenerife o Gran Canaria parece estar también estrechamente asociado con la práctica desaparición de explotaciones de ganadería extensiva, así como la ausencia de muladares para especies carroñeras (Martín y Lorenzo, 2001, obs. pers.).

Los componentes sociales y económicos

El conflicto antes expuesto es aumentado por las contradicciones encontradas entre aspectos legislativos y económicos. En primer lugar, dos Directivas de la Unión Europea (Aves 79/409/CEE, y Hábitat 92/43/CEE) establecen la estricta protección de la fauna y flora endémicas. En segundo lugar, los Estados de la Unión Europea (en este caso, España) promueven la conservación de taxones endémicos mediante su inclusión en Libros Rojos, lo que obliga a los gobiernos regional y estatal a adoptar medidas efectivas en favor de esas especies (Tabla 1). El nuevo Libro Rojo de las aves amenazadas de España asigna a todos los carroñeros endémicos de Canarias alguna categoría de amenaza. El guirre, el ratonero y el cuervo están catalogados como "En Peligro Crítico", "Casi Amenazada" y "En Peligro", respectivamente (Palacios, 2004; Atienza et al., 2004; Barone, 2004). Los fondos públicos para la conservación

de taxones endémicos insulares son cada vez más numerosos. Dos proyectos LIFE Europeos para la recuperación de la flora canaria han sido recientemente desarrollados con una financiación total de 1.23 millones de euros. Otro proyecto LIFE financiado con 0.8 millones de euros está en funcionamiento para la conservación del guirre en Fuerteventura durante el período 2004-2008. Además, se han invertido grandes sumas de dinero estatal y regional para la recuperación de las poblaciones de guirre y de cuervo en las Islas Canarias (Palacios et al., 2002).

Por otro lado, la Política Agraria de la Unión Europea (PAC), mantiene las explotaciones extensivas tradicionales con enormes sumas de dinero, subvencionando especialmente los rebaños de cabras y ovejas en los pueblos del sur. En Fuerteventura, los ganaderos reciben 20 euros por cabra, lo que supone una inversión total aproximada de un millón de euros al año en la isla. Más aún, la modernización de las explotaciones para la producción de leche y queso son también subvencionadas con fondos europeos. No es, por tanto, sorprendente que el número de cabras y ovejas en la isla haya aumentado tanto en las últimas décadas, contribuyendo a la aceleración de la destrucción de la vegetación natural.

Existen también importantes aspectos sociales y culturales en este conflicto. La cabra se considera como el animal símbolo de Fuerteventura, ya que durante siglos, incluso antes de la colonización europea, supuso la mayor fuente de proteínas para sus habitantes (Cabrera, 1996). Este gran aprecio por las cabras hace difícil convencer a la población local de la necesidad de adopción de medidas restrictivas para la ganadería. De hecho, aunque el 29% de la superficie de la isla se encuentra amparada por alguna figura de protección, desde "Parque Natural" a "Sitio de Interés Científico", aún se carece de los planes de manejo para dichas zonas, y las cabras y ovejas campean libremente tanto por esas áreas protegidas como por la totalidad de la isla. Por otro lado, el guirre es un ave respetada, permaneciendo en el acervo popular a través de leyendas locales, muchas de ellas derivadas de las tradición oral pre-europea (Palacios et al., 2002).

Un conflicto extendido en los sistemas insulares de la Cuenca del Mediterráneo

El hombre ha introducido invariablemente herbívoros domésticos y conejos en islas de la cuenca del Mediterráneo (Médail y Verlaque, 1997; Hill et al., 1998). Probablemente la densidad de ganado alcanzó en muchas de ellas niveles considerables en los últimos siglos, aunque la información es ciertamente escasa. El primer censo exhaustivo en las Islas Canarias se realizó en 1970, registrándose 22.8 cabras y ovejas/km². Esta cifra ha aumentado progresivamente hasta alcanzar los 55.4/km² en 2001 (González y Morales, 1989). No existen cifras sobre tendencias similares a largo plazo en otros archipiélagos mediterráneos, pero las cifras actuales de ungulados domésticos pueden llegar a ser extremadamente altas en otras islas. En Mallorca, la presión de pastoreo se concentra en áreas montañosas, donde existen alrededor de 10,000 cabras y ovejas (10/km²). Enormes densidades se alcanzan también en Cabo Verde (75,000 cabras; 19/km²), y Creta (750,000 cabras y ovejas; 90/km²) (Tejón, 1989;

Tewes et al., 1998; Xirouchakis y Nikolakakis, 2002). Esta alta presión de pastoreo ejerce un fuerte impacto sobre la vegetación, tasa de erosión y conservación del paisaje (ver Medial y Quézel, 1999).

Cuatro especies de buitres crían en islas de la Cuenca del Mediterráneo: Alimoche, Buitre leonado (*Gyps fulvus*), negro (*Aegypius monachus*) y Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) (Cramp y Perrins, 1994 para ver detalles de la distribución). Antes de la llegada del hombre, los carroñeros de las islas mediterráneas dependieron probablemente de los ungulados nativos y otras especies endémicas como el Ciervo enano o el Elefante enano. Esas especies se extinguieron coincidiendo con la llegada del hombre (ver Martín, 1989). Además, los ungulados silvestres, como la oveja salvaje *Ovis ammon* de Córcega o Cerdeña, disminuyeron rápidamente (Mitchell-Jones et al., 1999). Probablemente, tras la humanización, las especies carroñeras modificaron sus hábitos alimenticios pasando de la fauna nativa a los ungulados domésticos. De este modo, las carcasas de ovejas y cabras suponen el grueso de su dieta en la actualidad (Congost y Muntaner, 1974; Thibault et al., 1992; Donázar, 1993; Tewes et al., 1998; Xirouchakis y Nikolakakis, 2002). Además, otros herbívoros introducidos, como el conejo, suponen localmente el principal recurso trófico de medianas aves de presa en algunas islas del Mediterráneo (Massa, 1981).

Como se ha mencionado antes, durante las últimas décadas las poblaciones de guirre, ratonero y cuervo han desaparecido de algunas de las Islas Canarias o se han rarificado enormemente. Aunque diversas causas pueden estar operando (Donázar et al., 2002), la falta de recursos tróficos ligados a la ganadería tradicional ha sido propuesto como uno de los factores determinantes del declive de estos carroñeros (Carrillo y Delgado, 1991; Nogales, 1992), y, en última instancia, pueden limitar las posibilidades de recuperación de dichas poblaciones. Un escenario relativamente parecido puede haberse producido en otros sistemas insulares, donde la disminución del ganado, junto con la persecución humana directa o indirecta y la destrucción del hábitat, puede haber determinado la rarefacción e incluso la extinción de las poblaciones de buitres (Houston, 1996). Esta precaria situación actual ha determinado la puesta en marcha de ambiciosos proyectos de conservación con elevados costes. Todos ellos pretenden la recuperación de pequeñas poblaciones (menos de 10 parejas), como el caso del Buitre negro en Mallorca o del Quebrantahuesos en Córcega y en Creta (0.6, 0.9 y 1.4 millones de euros, respectivamente) (European LIFE Nature Database; <http://europa.eu.int/comm/life/home.htm>). Entre otras medidas, estos proyectos contemplan el mantenimiento de la disponibilidad de recursos tróficos (explotaciones extensivas de ungulados domésticos) y la creación de muladares (Tewes et al., 1998; Thibault et al., 1992; Donázar et al., 2002).

Implicaciones de manejo

Los conflictos en el manejo de especies amenazadas que requieren o aplican estrategias de conservación aparentemente contradictorias han sido descritos previamente

(Graham, 1990 para Everglades snail kites *Rostrhamus sociabilis plumbeus* vs Wood storks *Mycteria Americana*; Goldingay et al., 1997 para la Rata canguro gigante *Dipodomys ingens* vs la flora nativa amenazada, and Roemer y Wayne, 2003 para San Clemente Loggerhead shrikes *Lanius ludovicianus mearnsi* vs los zorros de la isla de San Clemente *Urocyon littoralis clementae*). En el caso de las Islas Canarias y otros sistemas insulares como los descritos en este trabajo, una aproximación de conservación superficial podría recomendar la total prohibición de la ganadería en estado de semi-libertad de cabras y ovejas, lo que supondría un efecto claramente negativo para la conservación de aves carroñeras en Fuerteventura, especialmente en el caso del guirre.

En suma, esto implica que la erradicación de herbívoros introducidos (especialmente cabras) en los sistemas insulares del Paleártico occidental no debe ser llevada a cabo sin la existencia de un conocimiento en profundidad de las relaciones establecidas con la fauna nativa. Las cabras y otros herbívoros introducidos, como los conejos, no deben ser considerados exclusivamente como negativos para los propósitos de conservación. Aunque su proliferación amenaza la supervivencia de endemismos florales, como es el caso de muchos sistemas insulares a nivel mundial (Coblentz, 1978; Melville, 1979), una vez que las grandes especies nativas han desaparecido, éstos representan la principal, y en ocasiones la única fuente de alimentación para los carroñeros y predadores endémicos.

Proponemos la creación urgente de un sistema fijo de reservas valladas para la flora, especialmente dentro de las áreas protegidas, que pueda garantizar la conservación de las especies amenazadas. Hace algunas décadas, Kunkel (1977) propuso que aquellas laderas de la isla de Fuerteventura donde la presencia de especies de plantas endémicas y el riesgo de erosión fuesen mayores deberían ser permanentemente cerradas al ganado. Lamentablemente nada se ha hecho al respecto, aunque en 2002, una pequeña parte (2 ha) del Pico de la Zarza, una de las montañas con mayor número de endemismos, fue vallada en respuesta a una iniciativa local. Para otras zonas montañosas de la isla, un uso más racional de los pastos, incluyendo el cálculo de la capacidad de carga, los sistemas de rotación y la plantación de especies forrajeras, podrían reducir la presión sobre las especies endémicas, aunque quizás no revertirían la tendencia a la extinción de los taxones más amenazados.

Las explotaciones extensivas de ganado deben ser mantenidas en áreas de menor pendiente y con menor número de endemismos, teniendo en cuenta siempre el potencial número de cabezas de ganado en función de la capacidad de carga (Mata et al., 2000). La explotación tradicional de algunos rebaños podría mantenerse por interés etnográfico, así como para intereses turísticos y de educación. La conservación de aves carroñeras dependientes de cadáveres de ganado debe basarse en dos tipos de actuaciones: primero, es necesario disponer de un soporte legal para la provisión de carcasas procedentes de la explotación extensiva en lugares fijos, próximos a dichas explotaciones. Siguiendo esta estrategia, la legislación francesa permite, bajo autorización veterinaria, el depósito de carcasas en el campo (Arrêté 7 août 1998 relatif à l'élimination des cadavres d'animaux et au nourrissage des rapaces nécrophages;

Journal Officiel de la République Française, 20 août 1998:12713–12714); segundo, los recursos tróficos deben ser incrementados con la creación de un mayor número de muladares, que pueden ser abastecidos con carcasas procedentes de granjas y restos de matadero. Una reciente regulación (CE) 1774/2002 del Parlamento Europeo permite el abastecimiento con animales libres de la encefalopatía espongiforme bovina (Tella, 2001). La creación de lugares permanentes de alimentación puede suponer varios beneficios: en primer lugar, los restos de animales, de otra forma difíciles de gestionar, pueden ser naturalmente reciclados; en segundo lugar, los muladares son lugares predecibles que pueden actuar como un "seguro" ante épocas de escasez y episodios de envenenamiento; así, el riesgo de mortalidad podría reducirse sustancialmente (Donázar et al., 1993). Finalmente, pueden promoverse los programas de educación ambiental y ecoturismo en dichos lugares, permitiendo contemplar especies escasas y espectaculares.

En conclusión, este trabajo pretende remarcar que la conservación de sistemas inestables, como los que se encuentran en islas oceánicas, debe ser enfocada desde el punto de vista del conjunto del ecosistema (Simberloff, 1998; Drake et al., 2002), prestando atención no sólo a especies endémicas de manera individual, sino también a las complejas relaciones que se establecen entre los taxones nativos y los e introducidos. En nuestro caso, y a nivel general, es necesario armonizar los intereses ganaderos y ambientales en los sistemas insulares de la cuenca del Mediterráneo. Las subvenciones de la Unión Europea que promueven la ganadería extensiva en ecosistemas frágiles deben ser reexaminados, teniendo en cuenta objetivos de conservación más amplios. Esto puede verse reflejado en que la PAC comienza, lenta pero progresivamente, a incorporar objetivos ambientales dentro de sus estrategias (Pain y Pienkowski, 1997; MacDonald y Johnson, 2000; Donald et al., 2002).

Capítulo IX: BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, I. (1980) Theories dealing with the ecology of land birds on islands. *Adv. Ecol. Res.* **11**: 329-371.
- Abramsky, Z.; Rosenzweig, M.L.; Elbaz, M. y Ziv, Y. (2005) Does interspecific competition from congeners cause the scarcity of *Gerbillus henleyi* in productive sandy desert habitats?. *J. Anim. Ecol.* **74**: 567-578.
- Abuladze, A. y Shergalin, J. (1998) The Egyptian vulture *Neophron percnopterus* in the former U.S.S.R. En: *Holarctic Birds of Prey*. R.D. Chancellor, B.U. Meyburg y J.J. Ferrero (Eds.), ADENEX-WWGBP, Badajoz. Pp. 183-195.
- Aguilera, F.; Brito, A.; Castilla, C.; Díaz, A.; Fernández-Palacios, J.M.; Rodríguez, A.; Sabaté, F. y Sánchez, J. (1994) *Canarias: Economía, Ecología y Medio Ambiente*. Francisco Lemus (Ed.), La Laguna. Sta. Cruz de Tenerife, España.
- Akçakaya, H.R. y Sjögren-Gulve, P. (2000) Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletin*, **48**: 9-21.
- Alcover, J.A. (2004) Tendencias evolutivas en animales insulares. En: *Ecología Insular (Island Ecology)*. J.M. Fernández-Palacios y C. Morici (Eds.), AEET y Excmo. Cabildo Insular de La Palma. España. Pp. 277-304.
- Alcover, J.A.; Sans, A. y Palmer, M. (1998) The extent of extinctions of mammals on islands. *Journal of Biogeography*. **25**: 913-918.
- Alcover, J.A. y McMinn, M. (1994) Predators of vertebrates on islands. *BioScience*. **44**: 12-18.
- Alonso-Álvarez, C. y Tella, J.L. (2001) Effects of experimental food restriction and body-mass changes on the avian T-cell-mediated immune response. *Can. J. Zool./Rev. can. zool.* **79**(1): 101-105.
- Altizer, S.; Foufopoulos, J. y Gager, A. (2001). Conservation and diseases. En: *Encyclopedia of biodiversity*. S. Levin (Ed), Academic Press, San Diego, California, USA. Pp. 109-126.
- Ancochea, E.; Brändle, J.L.; Cubas, C.R.; Hernán, F. y Huertas, M.J. (1996) Volcanic complexes in the eastern ridge of the Canary Islands: the Miocene activity of the island of Fuerteventura. *Journal of Volcanism and Geothermal Research*. **70**: 183-204.
- Andersen, A.A. (2005) Serotyping of US isolates of *Chlamydophila psittaci* from domestic and wild birds. *J Vet Diagn Invest.* **17**: 479-482.
- Anderson, R.M. y May, R.M. (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* **280**: 361- 367.
- Anderson, R.M.; y May, R.M. (1991) *Infectious diseases of humans: dynamics and control*. Oxford University Press.
- Andrews, J.E. (1989) Polychlorinated biphenyl (Arochlor 1254) induced changes in femur morphometry, calcium metabolism, and nephrotoxicity. *Toxicology*. **57**: 83-96.

- Angulo, E., y Cooke, B. (2002). First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit. *Molecular Ecology*. **11**: 2703-2709.
- Anonymous. (2001) Anuario Estadístico de Fuerteventura. Cabildo Insular de Fuerteventura. Puerto del Rosario, España.
- Atienza, J.C.; Barone, R. y Lorenzo, J.A. (2004) Busardo ratonero (*Buteo buteo insularum*). *Libro Rojo de las Aves de España*. Madroño, A., González, C. y Atienza, J.C. (Eds.), SEO/BirdLife-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Atkinson, C.T.; Dusek, R.J. y Lease, J.K. (2001) Serological responses and immunity to superinfection with avian malaria in experimentally-infected Hawaii amakihi. *Journal of Wildlife Diseases*. **37**(1): 20-27.
- Apanius, V.; Yorinks, N.; Bermingham, E. y Ricklefs, R.E. (2000). Island and Taxon Effects in Parasitism and Resistance of Lesser Antillean Birds. *Ecology*. **81** (7): 1959-1969.
- Aranaz, A.; Liebana, E.; Mateos, A.; Domínguez, L. (1997) Laboratory diagnosis of Avian Mycobacteriosis. *Seminars in Avian and Exotic Practice*. **6**(1): 9-17.
- Baldacchino, A.E. (1981) Le statut des rapaces a Malte. En: *Rapaces Mediterraneens*. G. Cheylan y J.C. Thibault (Eds.), CROP, Aix-en-Provence, France. Pp. 17-18.
- Bannerman, D.A. (1912) The birds of Gran Canaria. *Ibis*. **9** (6): 557-627.
- Bannerman, D.A. (1963) *Birds of the Atlantic Islands. Vol I. A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages*. Oliver y Boyd (Eds.), Edinburgh.
- Bannerman, D.A. (1965) *Birds of the Atlantic Islands. Vol II. A history of birds of Madeira, the Desertas, and the Porto Santo islands*. Oliver y Boyd (Eds.), Edinburgh.
- Bannerman, D.A. y Bannerman, W.M. (1958) *Birds of Cyprus*. Oliver y Boyd (Eds.), Edinburgh.
- Bannerman, D.A. y Bannerman, W.M. (1966) *Birds of the Atlantic Islands. Vol III. A history of birds of the Azores*. Oliver y Boyd (Eds.), Edinburgh.
- Bannerman, D.A. y Bannerman, W.M. (1968) *Birds of the Atlantic Islands. Vol IV. History of birds of the Cape Verde Islands*. Oliver y Boyd (Eds.), Edinburgh.
- Bannerman, D.A. y Bannerman, W.M. (1983) *The birds of the Balearics*. Croom Helm Ltd. (Ed.), Beckenham, London.
- Barone, R. (2004) Cuervo (*Corvus corax canariensis*). *Libro Rojo de las Aves de España*. Madroño, A., González, C. y Atienza, J.C. (Eds.), SEO/BirdLife-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Bellrose, F. (1959) Lead poisoning as a mortality factor in waterfowl populations. *Illinois Natural History Survey Bulletin*. **27**: 235-288.
- Beltrán, E.; Wildpret, W.; León, M.C.; García, A. y Reyes, J. (1999) *Libro Rojo de la Flora Canaria contenida en la Directiva Hábitats europea*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Benítez, J.R., Sánchez-Zapata, J.A., Donázar, J.A., De la Riva, M., Hernández, F.J. & Barcell, M. 2003. Andalucía se queda sin Alimoches. Quedan menos de 50 parejas en la región. *Quercus*. **206**: 15-19.

- Benito, V.; Devesa, V.; Muñoz, O.; Suñer, M.A.; Montoro, R.; Baos, R.; Hiraldo, F.; Ferrer, M.; Fernández, M. y González, M.J. (1999) Trace elements in blood collected from birds feeding in the area around Doñana National Park affected by the toxic spill from Aznalcóllar mine. *The Sci Tot Environ.* **242**: 309-323.
- Bergier, P. (1985) The breeding of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) in Provence (S.E. France) from 1979 to 1983. *World Working Group of Birds of Prey, Bulletin.* **2**: 77-78.
- Berglund, M.; Akesson, A.; Bjellerup, P. y Vahter, M. (2000) Metal-bone interactions. *Toxicology Letters.* **112-113**: 219-225.
- Berthold, P. (2001) *Bird Migration. A general survey.* Oxford University Press, Oxford.
- Bertran, J. y Margalida, A. (2004) Interactive behaviour between Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) and Common Ravens (*Corvus corax*) in the nesting sites: predation risk and kleptoparasitism. *Ardeola.* **51**: 269-274.
- Beyer, W.N.; Spann, J.W.; Sileo, L. y Franson, J.C. (1988) Lead poisoning in six captive avian species. *Arch Environ Contain Toxicol* **17**: 121-130.
- Bijleveld, M. (1974) *Birds of prey in Europe.* MacMillan Press Ltd. (Ed.), London.
- Blanco, G. y Tella, J. L. (1997) Protective association and breeding advantages of choughs nesting in lesser kestrel colonies. *Animal Behavior.* **54**: 335-342.
- Blanco, G.; Jiménez, B.; Frías, O.; Millan, J. Y Dávila, J.A. (2004) Contamination with nonessential metals from a solid-waste incinerator correlates with nutritional and Immunological stress in prefledgling black kites (*Milvus migrans*). *Environmental Research.* **94**: 94-101.
- Blanco, J.C. y González, J.L. (1992) *El libro rojo de los vertebrados de España.* ICONA, Colección Técnica, Madrid.
- Blondel, J. (1985) *Habitat selection in islands versus mainland birds. Habitat selection in birds.* M.L. Cody (Ed.), Academic Press, New York. Pp. 477-516.
- Blondel, J. (1990) Long term studies on bird communities and populations in mainland and island Mediterranean forest. *Biogeography and ecology of forest bird communities* . A. Keast (Ed.), Academic Publ. The Hague. Pp. 167-182.
- Blondel, J.; Chessel, D. y Frochot, B. (1988) Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology.* **69**: 1899-1917.
- Blount, J. D.; Houston, D. C.; Møller, A. P. y Wright, J. (2003) Do individual branches of immune defence correlate? A comparative case study of scavenging and non-scavenging birds. *Oikos.* **102** (2): 340-350.
- Bohannon, A.D.; Cooper, G.S.; Wolff, M.S. y Meier, D.E. (2000) Exposure to 1,1-dichloro-2,2-bis(pchlorophenyl) ethylene (DDT) in relation to bone mineral density and rate of bone loss in menopausal women. *Arch. Environ. Health.* **55**: 386-391.
- Boskey, A.L.; Gilder, H.; Neufeld, E.; Ecarot, B. y Glorieux, F.H. (1991) Phospholipid changes in the bones of the hypophosphatemic mouse. *Bone.* **12**(5): 345-351.

- Boyce, M. (1992). Population viability analysis. *Annual review of Ecology and Systematics*. **23**: 481-506.
- Braillon, B. (1979) Le percnoptère dans les Pyrénées françaises. *En: La Grande Faune pyreneenne et des montagnes d'Europe*. C. Dendaletche (Ed.). Université de Pau, Pau. Pp. 303-311.
- Brambilla, M., Rubolini, D. y Guidali, F. (2004) Rock climbing and Raven (*Corvus corax*) occurrence depress breeding success of cliff-nesting Peregrines (*Falco peregrinus*). *Ardeola*. **51**: 425-430.
- Brinkhof, M. W. G.; Heeb, P.; Iliker M. K. y Richner, H. (1999). Immunocompetence of nestling great tits in relation to rearing environment and parentage. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **266**: 2315-2322.
- Behrens, J. y Brooks, J. (2000) Wind in their wings: The condor recovery program. *Endangered Species Bulletin*. **25**(3): 8-9.
- Brown, J.H. y Kodrick-Brown, A. (1977) Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*. **58**: 445-449.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. (1998) *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. (2000) Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*. **9**: 87-92.
- Brown, L. y Amadon, D. (1968) *Eagles, hawks and falcons of the world. Vol.I*. Hamlyn Publishing Group Limited, Middlesex.
- Brown, L.H.; Urban, E.K. y Newman, K. (1982) *The birds of Africa. Volume I*. Academic Press. London.
- Burger, T.T.; Mirarchi, R.E. y Lisano, M.E. (1986) Effects of lead shot ingestion on captive mourning dove survivability and reproduction. *Journal of Wildlife Management*. **50**: 1-8.
- Bull, K.R.; Every, W.J.; Freestone, P.; Hall, J.R. y Osborn, D. (1983) Alkil lead pollution and birds mortalities on the Mersey estuary, U.K., 1979-1981. *Environmental Pollution*. **31**: 239-259.
- Burbidge, A.A. y Manly, B.F.J. (2002) Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. *Journal of Biogeography*. **29**: 465-473.
- Burger, J. (1995) A risk assessment for lead in birds. *J. Toxicol Environ Health*. **45**: 369-396.
- Burger, J. y Gochfeld, M. (1996) Lead and behavioural development: parental compensation for behaviourally impaired chicks. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*. **55**: 339-349.
- Burnham, K.P. (1993) A theory for combined analyses of ring recovery and recapture data. *En: Marked individuals in the study of bird population*. J.D. Lebreton y P.M. North (Eds.), Birkhäuser Verlag. Berlin. Pp.199-213.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. (1998) *Model selection and Inference. A practical Information-theoretic Approach*. Springer, New York.

- Burnham, K.P.; Anderson, D.R.; White, G.C.; Brownie, C. y Pollock, K.H. (1987) Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. Monograph 5. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Cabrera, F. (1997) Variaciones de la abundancia del conejo (*Oryctolagus cuniculus* Linneo, 1758) en La Palma, Islas Canarias. *Vieraea*. **26**: 133-137.
- Cabrera, J.C. (1993) *Fuerteventura y los majoreros*. Centro de la cultura popular canaria, Santa Cruz de Tenerife, España.
- Cabrera, J.C. (1996) *La prehistoria de Fuerteventura: un modelo insular de adaptación*. Servicio de Publicaciones del Cabildo Insular de Fuerteventura, Puerto del Rosario, España.
- Cabrera, J.C. (2001) Poblamiento e impacto aborigen. En: *Naturaleza de las Islas Canarias*. J.M. Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds.), Publicaciones Turquesa S.L. Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 241-245.
- Campbell, T.W. (1994) Hematology. En: *Avian Medicine: Principles and Applications*. B.W. Ritchie, G.J. Harrison y L.R. Harrison (Eds.), HBD International, Inc. Delray Beach Florida. Pp. 176-199.
- Carlquist, S. (1974) *Island biology*. Columbia University Press, New York.
- Carpenter, J.W.; Pattee, O.H.; Fritts, S.H.; Rattner, B.A.; Wiemeyer, S.N.; Royle, J.A. y Smith, M.R. (2003) Experimental lead poisoning in turkey vultures (*Cathartes aura*). *Journal of Wildlife Diseases* **39**(1): 96-104.
- Carrascal, L.M. y Palomino, D. (2002) Determinantes de la riqueza de especies de aves en las Islas Selvagem y Canarias. *Ardeola*. **49**: 211-221.
- Carrete, M.; Sánchez-Zapata, J.A.; Calvo J. F. y Lande, R. (2005) Demography and habitat availability in territorial occupancy of two competing species. *Oikos*. **108**: 125-136.
- Carrillo, J. y Aparicio, J. M. (2001) Nest defence behaviour of the Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*) against human predators. *Ethology*. **107**: 865-875.
- Carrillo, J. y Delgado, G. (1991) Threats to and conservationist aspects of birds of prey in the Canary islands. *Birds of Prey Bulletin*. **4**: 25-32.
- Case, T.J.; Gilpin, M.E. y Diamond, J.M. (1979) Overexploitation, interference, competition and excess density compensation in insular faunas. *Am. Nat.* **113**: 843-854.
- Case, T. J.; D. T. Bolger, D.T. y Richman, A.D. (1992) Reptilian extinctions: the last ten thousand years. En: *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. P.Fielder y S.Jain (Eds.), Chapman and Hall, New York.
- Ceballos, O. y Donázar, J.A. (1988) Actividad, uso del espacio y cuidado parental en una pareja de alimoche (*Neophron percnopterus*) durante el periodo de dependencia de los pollos. *Ecología*. **2**: 275-291.
- Ceballos, O. y Donázar, J.A. (1989) Dormideros de alimoche. *Quercus*. **42**: 12-18.

- Cerraledo, S.; Muñoz, E.; To-Figueras, J.; Mateo, R. y Guitart, R. (1992) Intoxicación por ingestión de perdigones de plomo en dos águilas reales. *Doñana Acta Vertebrata*. **19**: 122-127.
- CEC (1991) CORINE Land Cover. Commission of the European Communities: ECSC-EEC-EAEC, Brussels, Luxembourg.
- Chesson, P. (1991) A need for niches?. *Trends Ecol. Evol.* **6**: 26-28.
- Cheyran, G., 1981. Sur le role determinant de l'alimentation dans le succès de reproduction de l'Aigle de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* en Provence. *Rapinyaires Méditerranéés*, I: 95-99.
- Cheyran, G. (1999) Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*. *Mon. Soc. His. Nat. Balears* **6**: 83-104.
- Chown, S.L.; Gremmen, N.J.M. y Gaston, K.J. (1998) Ecological biogeography of southern ocean islands: species-area relationships, human impacts, and conservation. *The American Naturalist*. **152**: 562-575.
- Clark, A.J. y Scheuhammer, A.M. (2003). Lead poisoning in upland foraging birds of prey in Canada. *Ecotoxicology*. **12**: 23-30.
- Clark, J. (2005) Mycoplasmas- Identifying host for a stealth pathogen. *The Veterinary Journal*. **170**: 273-274.
- Clayton, D.H. y Moore, J. (Eds.) (1997). *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford.
- Cleaveland, S.; Hess, G.R.; Dobson, A.P.; Laurenson, M.K.; McCallum, H.I.; Roberts, M.G. y Woodroffe, R. (2002) The role of pathogens in biological conservation. En: *The Ecology of Wildlife diseases*. P.J. Hudson, Rizzoli, A. Grenfell, B.T., Heesterbeek, H. y Dobson, A. (Eds.), Oxford University Press. Pp:139-151.
- Clough, G.C. (1972) Biology of the Bahaman hutia *Geocapromys ingrahami*. *J. Mammal.* **53**: 807-823.
- Clutton-Brock, T.H. (Ed.). (1988) *Reproductive success*. The University of Chicago press. Chicago.
- Coblentz, B.E. (1978) The effects of feral goats (*Capra hircus*) on island ecosystems. *Biological Conservation*. **13**: 279-286.
- Cody, M.L. (1974) *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Coello, J.; Cantagrel, J.M.; Hernán, F.; Fúster, J.M.; Ibarrola, E.; Ancochea, E.; Casquet, C.; Jamond, C.; Díaz de Terán, J.R. y Cendero, A. (1992) Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on a new K-Ar data. *Journal of Volcanism and Geothermal Research*. **53**: 251-275.
- Concepción, D. (1992) *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censos y Análisis*. I.C.O.N.A. Madrid.
- Congost, J. y Muntaner, J. (1974) Presencia otoñal e invernal y concentración de *Neophron percnopterus* en la Isla de Menorca. *Miscelanea Zoológica*. **3**: 1-11.

- Cooper, W.E. y Vitt, L.J. (2002) Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology*. **257**: 487-517.
- Cosson, F. (1985) Some recent data of the raptors of Rhodes (Greece). *Bulletin World Working Group on Birds of Prey*. **2**: 57-60.
- Côté, I.M.; y Poulin, R. (1995) Parasitism and group size in social animals: A meta-analysis. *Behav. Ecol. Vol. 6* (2): 159-165.
- Covas, R. y Blondel J. (1998) Biogeography and history of the Mediterranean bird fauna. *Ibis*. **140**: 395-407.
- Cramp, S. (Ed.). (1998) *Birds of the Western Palearctic CD ROM, Version 1.0*. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. y Perrins, C.M. (Eds.). (1994) *The birds of the Western Palearctic. Vol III*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Cramp, S. y Simmons, K.E.L. (1980) *The birds of the Western Palearctic. Vol. II*. Oxford University Press, Oxford.
- Criado, C. (1990) La evolución del paisaje de Fuerteventura a partir de las fuentes escritas (siglos XV-XIX). *Tebeto*. **3**: 249-259.
- Criado, C. (1991) *La evolución del relieve de Fuerteventura*. Cabildo Insular de Fuerteventura, Puerto del Rosario, España.
- Crooks, K. R.; Scott, C.A. y Van Vuren, D.H. (2001). Exotic disease and an insular endemic carnivore, the island fox. *Biological Conservation*. **98**: 55-60.
- Crouse, D.T.; Crowder, L.B. y Caswell, H. (1987) A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*. **68**: 1412-1423.
- C.R.P.R. (1984). Grandes rapaces de los Pirineos catalanes. *Acta Biologica Montana*. **4**: 397-403.
- Crusafont-Pairó, M. y Petter, F. (1964) Un murine géant fossile des Îles Canaries *Canariomys bravoii* gen. Nov. Sp. Nov. (Rongeur, Muridés). *Mammalia*. **28**: 608-611.
- Curio, E., Regelmann, K. y Zimmermann, U. (1984) The defense of first and second broods by great tit (*Parus major*) parents: a test of predictive sociobiology. *Z. Tierpsychol.* **66**: 101-127.
- Custer, T.W.; Franson, J.C. y Pattee, O.H. (1984) Tissue lead distribution and hematologic effects in American kestrels (*Falco sparverius*) fed biologically incorporated lead. *J Wildl Dis.* **20**(1):39-43.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1st edn. John Murray, London.
- Daszak, P.; Cunningham, A.A. y Hyatt, A.D., (2000) Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science* **287**: 443-449.
- Daszak, P.; Cunningham, A.A. y Hyatt, A.D. (2001) Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica*. **78**: 103-116.

- Dayan, T. y Simberloff, D. (2005) Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*. **8**: 875-894.
- De Angelis, D.L. y Gross, L.J. (Eds.) (1992) Individual Based Models and Approaches. En: *Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman y Hall, NY.
- De Bellocq, J. G.; Morand, S. y Feliu, C. (2002) Patterns of parasite species richness of Western Palaearctic micro-mammals: island effects. *Ecography* **25** (2): 173-183.
- De Castro, F. y Bolker, B. (2005) Mechanisms of disease induced extinction. *Ecol. Lett.* **8**: 117-126.
- Delgado, G. (2001). Fauna vertebrada nativa terrestre. En: *Naturaleza de las Islas Canarias*. J.M Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds), Publicaciones Turquesa S.L. Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 213-218.
- Delgado, G.; Carrillo, J.; Nogales, M.; Quilis, V. Y Trujillo, O. (1990) Aves rapaces de Canarias. *La Garcilla* **79**: 10-13.
- Delgado, G.; Carrillo, J. y Nogales, M. (1993) Status and distribution of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *Boletín del Museo Municipal de Funchal*. **2**: 77-84.
- Delgado, G.; Trujillo, N.; Carrillo, J.; Santana, F.; Quilis, V.; Nogales, M.; Trujillo, O.; Emmerson, K. y Hernández, E. (1988) *Censo de las aves rapaces del Archipiélago Canario*. Museo de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife. Informe no publicado.
- Del Hoyo, J.; Elliot, A. y Sargatal, J. (1994). *Handbook of the birds of the world. Vol. II*. Lynx Editions, Barcelona, España.
- Dennis, B.; Mulholland, P.L. y Scott, J.M. (1991) Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs*. **16**: 115-143.
- Dennis, R.L.H. y Eales, H.T. (1999) Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullia* determined from eographical and ecological data. *Biol Conserv* . **87**: 295-301
- Dhondt, A.A. (1989) Ecological and evolutionary effects of interspecific competition in tits. *Wilson Bull.* **101**: 198-216.
- Diamond, J.M. (1975) The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*. **7**: 129-146.
- Diamond, J.M. (1978) Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* **66**: 322-331.
- Diamond, J. M. (1984) "Normal" extinctions of isolated populations. En: *Extinctions* M. H. Nitecki, (Ed.), University of Chicago Press, Chicago. Pp. 191-246
- Diamond, J.M (1987) Did Komodo dragons evolve to eat pygmy elephants?. *Nature* **326**: 832.
- Diamond, J.M. (1994) Ecological collapses of past civilizations. *Proceedings of the American Philosophical Society* **138**: 363-370
- Dice, L. R. (1945) Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*. **26**: 297-302.

- Dobado-Berrios, P.; Tella, J.L.; Ceballos, O. y Donázar, J.A. (1998) Effects of age and captivity on plasma chemistry values of the Egyptian Vulture. *Condor*. **100**: 719-725.
- Dobson, A. P. (1988). Restoring Island Ecosystems: The Potential of Parasites to Control Introduced Mammals. *Conservation Biology*. **2** (1): 31-39.
- Dobson, A. P.; Pacala, S.V.; Roughgarden, J.D.; Carper, E.R. y Harris, E.A. (1992). The parasites of Anolis lizards in the northern Lesser Antilles. I. Patterns of distribution and abundance. *Oecologia* **91**:110-117.
- Dobson, A. P. y McCallum, H. (1997) The role of parasites in bird conservation. En: *Host-Parasite Evolution. General Principles and Avian Models*. D.H. Clayton y J. Moore (Eds). Oxford University Press, Oxford, UK. Pp. 155-173.
- Dobson, A. y Foufopoulos, J. (2001). Emerging infectious pathogens of wildlife. *Phil.Trans. R. Soc. Lond. B*. **356**: 1001-1002.
- Domínguez, C. (1992) El sector primario en Fuerteventura. Canales de comercialización. Caja Insular de Ahorros de Canarias, Las Palmas de Gran Canaria.
- Donald, P.F.; Pisano, G.; Rayment, M.D. y Pain, D.J. (2002) The Common Agricultural Policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **89**: 167-182.
- Donázar, J.A. (1993) *Los buitres ibéricos: biología y conservación*. J.M. Reyero (Ed.), Madrid, España.
- Donázar, J.A. (2004) Alimoche común *Neophron percnopterus*. En: *Libro Rojo de las Aves de España*. A. Madroño; C. González y J.C. Atienza (Eds.), Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid. Pp. 129-131.
- Donázar, J.A. y Ceballos, O. (1988) Alimentación y tasas reproductoras del alimoche (*Neophron percnopterus*) en Navarra. *Ardeola*. **35**: 3-14.
- Donázar, J.A. y Ceballos, O. (1989) Growth rates of nestling Egyptian vultures *Neophron percnopterus* in relation to brood size, hatching order and environmental factors. *Ardea* **77** (2): 217-226.
- Donázar, J.A.; Ceballos, O. y Tella J.L. (1996) Communal roosts of Egyptian vultures (*Neophron percnopterus*): dynamics and implications for the species conservation. En: *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas*, 1994. J. Muntaner y J. Mayol (Eds.), Monografías nº 4. SEO, Madrid. Pp. 189-201.
- Donázar, J.A. y Fernández, C. (1989) Population trends of the Griffon vulture *Gyps fulvus* in northern Spain between 1969 and 1989 in relation to conservation measures. *Biological Conservation*. **53**: 83-91.
- Donázar, J.A.; Naveso, M.A.; Tella, J.L. y Campión, D. (1997) Extensive grazing and raptors in Spain. En: *Farming and birds in Europe*. D. Pain y M.W. Pienkowski (Eds.), Academic Press. London. Pp. 117-149.

- Donázar, J.A.; Gangoso, L.; Forero y M. y Juste, J. (2005) Presence, richness and extinction of birds of prey in the Mediterranean and Macaronesian islands. *Journal of Biogeography*. **32**: 1701-1713.
- Donázar, J.A.; Hiraldo, F. y De la Riva, M. (1998) *Estudio de la viabilidad de la población de buitre negro (Aegypius monachus) de la Sierra de Aroche, Huelva*. Informe inédito. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Donázar, J.A.; Negro, J.J. y Hiraldo, F. (1993) Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *J. Appl. Ecol.* **30**: 515- 522.
- Donázar, J.A.; Negro, J.J.; Palacios, C.J.; Gangoso, L.; Godoy, J.A.; Ceballos, O.; Hiraldo, F. y Capote, N. (2002)a. Description of a new subspecies of the Egyptian vulture (Accipitridae: *Neophron percnopterus*) from the Canary Islands. *Journal of Raptor Research*. **36**: 17-23.
- Donázar, J.A.; Palacios, C.J.; Gangoso, L.; Ceballos, O.; González, M.J. e Hiraldo, F. (2002)b. Conservation status and limiting factors in the endangered population of Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *Biological Conservation*. **107**: 89-97.
- Donlan, C.J.; Tershy, B.R. y Croll, D.A. (2002) Islands and introduced herbivores: conservation action as ecosystem experimentation. *Journal of Applied Ecology*. **39**: 235-246.
- Downes, S. (2001) Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology*. **82**: 2870-2881.
- Drake, D.R.; Mulder, C.P.H.; Towns, D.R. y Daugherty, C.H. (2002) The biology of insularity: an introduction. *Journal of Biogeography*. **29**: 563-569.
- Dumonceaux, G. y Harrison, G.J. (1994) Toxins. En: *Avian medicine: Principles and applications*. B.W. Ritchie, G.J. Harrison y L.R. Harrison (Eds.), Wingers Publishing Inc. Lakeworth, Florida. Pp. 1030-1052.
- Duncan, R.P.; Blackburn, T.M. y Worthy, T.H. (2002) Prehistoric bird extinctions and human hunting. *Proc. R. Soc. Lond. ,B*. **269**: 517-521.
- Eamens, G. J; Turner, M.J.; y Catt, R.E. (1988) Serotypes of *Erysipelothrix rhusiopathiae* in Australian pigs, small ruminants, poultry, and captive wild birds and animals. *Aust. Vet. J.* **65**: 249-252.
- Eisler, R. (1994) A review of arsenic hazards to plants and animals with emphasis on fishery and wild life resources. Arsenic in the environment. Part II: *Human health and ecosystem effects, vol. 26*. J.O. Nriagu. y M.S. Simmons (Eds.), John Wiley and Sons, NY. Pp. 185-259
- Emmerson, K.W. (1983) Actual and potential threats to the Canarian Houbara. *Bustard Studies* **I**: 51-56.
- Ehle, A.L. (1993) Lead. En: *Encyclopaedia of food science, food technology and nutrition*. R. Macrae, R.K. Robinson y M.J. Sadler (Eds.), Academic Press, London. Pp. 2665-2673.

- Ehrlich, P.R. y Murphy, D.D. (1987) Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies: A historical perspective. *Science*. **188**: 221-8.
- Ellegren, H. (1996) First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. *Proceedings of the Royal Society of London B*. **7**: 1635–1644.
- Erdélyi, K.; Tenk, M. y Dán, M. (1999) Mycoplasmosis associated perosis type skeletal deformity in a saker falcon nestling in Hungary. *J. Wildlife Dis.* **35**: 586-590.
- Ewing, H.P.; Pesti, G.M.; Bakali, I.R. y Menten, J.F.M. (1998) Studies of the feeding of cupric sulfate pentahydrate, cupric citrate, and cooper oxychloride to broiler chickens. *Agric Biol Environ Sci.* **77**: 445-448.
- Fahse, L.; Wissel, C. y Grimm, V. (1998) Reconciling classical and individual-based approaches in theoretical population ecology: a protocol for extracting population parameters from individual-based models. *Am. Nat.* **152**: 838-852.
- Fair, J.M. y Ricklefs, R.E. (2002) Physiological, growth, and immune responses of Japanese quail chicks to the multiple stressors of immunological challenge and lead shot. *Arch Environ Contain Toxicol* **42**: 77-87.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*. **39**: 783-791.
- Fernández, C. y Donázar, J. A. (1991) Griffon vultures *Gyps fulvus* occupying eyries of other cliff-nesting raptors. *Bird Study*. **38**: 42-44.
- Fernández-Palacios, J.M. (2004) Introducción a las islas. En: *Ecología Insular (Island Ecology)*. J.M. Fernández-Palacios y C. Morici (Eds.), AEET y Excmo. Cabildo Insular de La Palma. España. Pp. 21-55.
- Fernández-Palacios, J.M. y Andersson, C. (1993) Species composition and within archipelago co-occurrence patterns in the Canary Islands. *Ecography*. **16**: 31-36.
- Fernández-Palacios, J.M. y Andersson, C. (2000) Geographical determinants in the biological richness in the Macaronesian region. *Acta Phytogeographica Suecica*. **85**: 41-50.
- Fernández-Palacios, J.M. y Días, E. (2001) Marco biogeográfico macaronésico. En: *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Fernández-Palacios, J.M. y J.L. Martín Esquivel (Eds.), Publicaciones Turquesa, S.L. Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 45-52.
- Fernández-Palacios, J.M. y Martín Esquivel, J.L. (2001) Las islas como experimento de laboratorio. En: *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. J.M. Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds.), Publicaciones Turquesa, S.L., Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 39-44.
- Ferrer, M. (2001) *The Spanish Imperial Eagle*. Lynx Editions, Barcelona.
- Ferrer, M. y Calderón, J. (1990) The Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*) in Doñana National Park: a study on population dynamics. *Biological Conservation*. **51**: 151-161.
- Ferrer, M. e Hiraldo, F. (1991) Evaluation of management techniques for the Spanish imperial eagle. *Wildlife Society Bulletin*. **19** (4): 436-442

- Ferrer, M.; Ojalora, F. y García-Ruiz, M. (2004) Density-dependent age of first reproduction as a buffer affecting persistence of small populations. *Ecol. Appl.* **14**: 616–624.
- Figuerola, J. (2003) Ecological correlates of feather mite prevalence in passerines. *Journal of Avian Biology.* **31**: 489-494.
- Figuerola, J.; Green, A.J. y Santamaría, L. (2003) Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Doñana, south-west Spain. *Global Ecology and Biogeography.* **12**: 427-436.
- Finley, M.T. y Dieter, M.P. (1978). Influence of laying on lead accumulation in bone of mallard ducks. *J. Toxicol. Environ. Hlth.* **4**: 123-9.
- Fleming, R.H.; McCormack, H.A. y Whitehead, C.C. (2000) Prediction of Breaking Strength in Osteoporotic Avian Bone Using Digitized Fluoroscopy, a Low Cost Radiographic Technique. *Calcif Tissue Int* **67**: 309-313.
- Forero, M.G.; Tella, J.L.; Hobson, K.A.; Bertellotti, M. y Blanco, G. (2002) Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in Magellanic penguins. *Ecology.* **83**: 3466-3475.
- Frankham, R. (1998) Inbreeding and Extinction: Island Populations. *Conservation Biology.* **12** (3): 665-675.
- Franson, J.C. (1996) Interpretation of tissue lead residues in birds other than waterfowl. En: W.N. Beyer, G.H. Heinz, y A.W. Redmon-Norwood (Eds). *Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentrations*. Lewis Publishers, New York. Pp 265–279.
- Franson, J.C.; Sileo, L.; Pattee, O.H. y Moore, J.F. (1983) Effects of chronic dietary lead in American kestrels (*Falco sparverius*). *Journal of Wildlife Diseases* **19**(2): 110-113.
- Friend, M. (1987) Lead poisoning. En: *Field guide to wildlife diseases, vol. 1. General field procedures and diseases of migratory birds*. M. Friend (Ed.), Fish Wildl Resour Publ No 167, US Fish and Wildlife Service, Washington, DC. Pp. 175-189.
- Fromont, E.; Morvilliers, L.; Artois, M. y Pontier, D. (2001) Parasite richness and abundance in insular and mainland feral cats: insularity or density? *Parasitology* **123**: 143–151.
- Fry, D.M. (2003) *Assessment of lead contamination sources exposing California condors. Final Report*. California Department of Fish and Game. Habitat Conservation Planning Branch. Sacramento, CA.
- Galeotti, P.; Tavecchia, G. y Bonetti, A. (2000) Parental defence in Long-eared Owls *Asio otus*: effects of breeding stage, parent sex and human persecution. *Journal of Avian Biology.* **31**: 431-440.
- Gangoso, L y López Darias, M. (2004) *Estado de la población de aguililla (buteo buteo insularum) en Fuerteventura (Islas Canarias)*. Informe no publicado. Estación Biológica de Doñana, (CSIC)-Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente Cabildo de Fuerteventura.
- Gangoso, L. y Palacios, C. J. (2002) Endangered Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) entangled in a power line ground-wire stabilizer. *J. Raptor Research.* **36**: 328-329.

- Gangoso, L. y Palacios, C. J. (2005) Ground nesting by Egyptian vultures (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *J. Raptor Research*. **36**: 186-187
- Gangoso, L. y Trujillano, A. (2004) Mueren siete guirres en menos de un mes por un caso de veneno. *Quercus*. **221**: 64-65.
- Gangoso, L.; Donázar, J.A.; Scholz, S.; Palacios, C.J. y Hiraldo, F. (2005) Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodiversity and Conservation*.
- Gaona, P. (1993) *Modelos demográficos para el águila imperial ibérica e implicaciones para su conservación*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Madrid.
- García Casanova, J.; Rodríguez Luengo, J.L. y Rodríguez Piñero, C. (2001) Especies amenazadas. En: *Naturaleza de las Islas Canarias*. J.M Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds). Publicaciones Turquesa S.L. Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 167-172.
- García-Fernández, A.J.; Navas, I.; María-Mojica, P.; Luna, A. y Sánchez-García, J.A. (1997) Environmental exposure and distribution of lead in four species of raptors in southeastern Spain. *Arch Environ Contam Toxicol*. **33**: 76-82.
- García-Fernández, A.J.; Martínez-López, E.; Romero, D.; María-Mojica, P.; Godino, A. y Jiménez, P. (2005) High Levels of Blood Lead in Griffon Vultures (*Gyps fulvus*) from Cazorla Natural Park (Southern Spain). *Environmental Toxicology*. **20** (4): 459-463.
- Gartrell, B.D.; Alley, M.R.; Mack, H.; Donald, J;McInnes, K. y Jansen, P. (2005) Erysipelas in the critically endangered kakapo (*Strigops habroptilus*). *Avian Pathology* **34** (5): 383-387.
- Gemmell, N.J y Akiyama, S. (1996) An efficient method for the extraction of DNA from vertebrate tissue. *Trends in Genetics*. **12**: 338-339.
- Gerhold, R.W. y Fisher, J.R. (2004) Avian Tuberculosis in a Wild Turkey. *Avian Diseases*. **49** (1): 164-166.
- Gilbert, F.S. (1980) The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction?. *J Biogeogr*. **7**: 209-235.
- Gilpin, M.E. (1987) Spatial structure and population vulnerability. En: *Viable populations for conservation*. M.E. Soulé (Ed.), Cambridge University Press. Cambridge, England. Pp. 125-139.
- Gilpin, M.E. y Soulé, M.E. (1986) Minimum viable populations. En: *Conservation biology, the science of scarcity and diversity*. M.E. Gilpin y M.E. Soulé (Eds.), Sinauer Association, Inc., Sunderland, MA. Pp. 19-34.
- Ginzburg, L.; Slobodkin, L.B.; Johnson, K. y Bindman A.G. (1982) Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth. *Risk Analysis*. **2**: 171-181.
- Giron, B.A.; Millsap, B.A.; Cline, K.W. y Bird, D.M. (1987) *Raptor Management Techniques manual*. National Wildlife Federation. Washington D.C.

- Glimcher, M.J. (1998). The nature of the mineral phase in bone: biological and clinical implications. En: *Metabolic Bone Disease*. L.V. Avioli y S.M. Krane (Eds.), San Diego. Academic Press. Pp. 23-50.
- Goldingay, R.L.; Kelly, P.A. y Williams, D.F. (1997) The kangaroo rats of California: endemism and conservation of keystone species. *Pacific Conservation Biology*. **3**: 47-60.
- Gómez-Campo, C. (1996) *Libro rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Gobierno de Canarias, Tenerife, España.
- González, M. y Tejedor, M.C. (1991) Niveles de plomo en sangre y hueso de palomas tratadas o expuestas al medio ambiente de Alcalá de Henares. En: *VIIIas Jornadas Toxicológicas Españolas*. Ministerio de Sanidad y Consumo, Madrid.
- González, P.; Pinto, F.; Nogales, M.; Jiménez-Asensio, J.; Hernández, M. y Cabrera, V.M. (1996) Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizards genus *Gallotia* (Sauria:Lacertidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogeny and Evolution*. **6**: 63-71.
- González Morales, A. (1989) *Estructuras agrarias recientes en Fuerteventura*. Cabildo Insular de Fuerteventura, Puerto del Rosario, España.
- Goodman, S.J. (1997) RSTCalc: a collection of computer programs for calculating estimates of genetic differentiation from microsatellite data and determining their significance. *Mol. Ecol.* **6**: 881-885.
- Gorby, G. L. y Peacock, J.E. (1988) *Erysipelothrix rhusiopathiae* endocarditis: microbiologic, epidemiologic, and clinical features of an occupational disease . *Rev. Infect. Dis.* **10**: 317-325.
- Gorman, M. (1979) *Island Ecology*. Chapman y Hall, London.
- Gottdenker, N.L.; Walsh, T.; Vargas, H.; Merkel, J.; Jiménez, G.U.; Miller, R.E.; Dailey, M. y Parker, P.G. (2005). Assessing the risks of introduced chickens and their pathogens to native birds in the Galápagos Archipelago. *Biological Conservation* **126**: 429-439.
- Goyer, R.A. (1996) Toxic effects of metals. En: *Cassarett & Doull's Toxicology*. C.D. Klaassen (Ed.), McGraw-Hill. New York. Pp. 691-736
- Graham, F. (1990) Kite vs stork. *Audubon*. **92** (5): 104-110.
- Grant, P. (1998) *Evolution on islands*. Oxford University Press, Oxford.
- Graczyk, T. K.; Cockrem, J.F.; Cranfield, M.R.; Darby, J.T. y Moore, P. (1995). Avian malaria seroprevalence in wild New Zealand penguins. *Parasite* **2**: 401-405.
- Green, A. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results?. *Ecology*. **82** (5): 1473-1483.
- Green, R.E., Pienkowski, M.W. y Love, J.A. (1996) Long-term viability of the re-introduced population of the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla* in Scotland. *Journal of Applied Ecology*. **33**: 357-368.
- Grinnell, G.B. (1894) Lead poisoning. *Forest and Stream*. **42**: 117-118.

- Groombridge, B. (Ed.). (1992) *Global biodiversity: status of the Earth's living resources*. World Conservation Monitoring Centre. Chapman y Hall, Londres.
- Hagemeiger, W.J.M. y Blair, M.J. (Eds.). (1997) *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance*. T y AD Poyser, London.
- Haila, Y.; Hanski, I. Y Raivio, S. (1993) Turnover of breeding birds in small forest fragments: the sampling colonization hypothesis corroborated. *Ecology*. **74**: 714-725.
- Hakkarainen, H. y Korpimäki, E. (1996) Competitive and predatory interactions among raptors: an observational and experimental study. *Ecology*. **77**: 1134-1142.
- Hamilton, W.D. y May, R.D. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature*. **269**: 578-580.
- Hamilton, W.D; Axelrod, R. y Tanese, R. (1990) Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **87**: 3566-3573.
- Humphreys, D.J. (1990) *Toxicología veterinaria*. Interamericana/McGraw-Hill, Madrid.
- Handrinos, G. y Demetropoulos, A. (1983) *Birds of prey of Greece*. Efstathiadis, P. y Sons S.A. Athens, Greece.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* . **396**: 41-49
- Hanski, I. (2001). Spatially realistic theory of metapopulation ecology . *Die Naturwissenschaften* **88** (9): 372-381.
- Hanski, I. Y Simberloff, D. (1997) The metapopulation theory approach, its history, conceptual domain and application to conservation. En: I.A. Hanski y M.E. Gilpin (Eds.), *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, San Diego. Pp. 5-26.
- Harrison, G.J. (1986) Toxicology. En: *Clinical Avian Medicine and Surgery*. G.J. Harrison y L.R. Harrison (Eds.), W.B. Saunders Company, Philadelphia. Pp. 491-499.
- Harrison, S. (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol J Linn Soc*. **42**: 73-88.
- Harrison, S.; Murphy, D.D.; y Ehrlich, P.R. (1988) Distribution of the Bay Checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. *American Naturalist*. **132**: 360-382.
- Heaney, L.R. (2000) Dynamic disequilibrium: a long-term, largescale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecol. Biogeogr*. **9**: 59-74.
- Henderson, S. C.; Bounous, D. I. y Lee, M. D. (1999). Early events in the pathogenesis of avian salmonellosis. *Infect Immun*. **67**: 3580-3586.
- Hernández, L.M.; Rico, M.C.; González, M.J.; Hernán, M.A. y Fernández, M.A. (1986) Presence and time trends of organochlorine pollutants and heavy metals in eggs of predatory birds of Spain. *Journal of Field Ornithology*. **57**: 270-282.
- Hernández, M. (1995) Lead poisoning in a free-ranging imperial eagle. *Supplement Journal of Wildlife Diseases*. **31** (newsletter).
- Hernández, M. (2005) Exposición al plomo en la población pirenaica de quebrantahuesos. En: A. Margalida y R. Heredia (Eds.) *Biología de la Conservación del Quebrantahuesos*

- Gypaetus barbatus* en España. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid. Pp. 165-174.
- Hill, J.; Hostert, P.; Tsiourlis, G.; Kasapidis, P.; Udelhoven, T. y Diemer, C. (1998) Monitoring 20 years of increased grazing impact on the Greek island of Crete with earth observation satellites. *Journal of Arid Environments*. **39**: 165-178.
- Hille, S. y Thiollay, J.M. (2000) The imminent extinction of the kites *Milvus milvus fasciicauda* and *Milvus m. migrans* on the Cape Verde Islands. *Bird Conservation International*. **10**: 361-369.
- Hiraldo, F.; Delibes, M. y Calderón, J. (1979) *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus)*. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Serie Técnica 22, Madrid, España.
- Hiraldo, F.; Negro, J.J.; Donázar, J.A. y Gaona, P. (1996) A demographic model for a population of the endangered Lesser Kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology*. **33**: 1085-1093.
- Henderson, S.C.; Bounous, D.I.; y Lee, M.D. (1999) Early events in the pathogenesis of avian salmonellosis. *Infect Immun*. **67**(7): 3580-3586.
- Honda, K.; Ichihashi, H. y Tatsukawa, R. (1987) Tissue distribution of heavy metals and their variations with age, sex, and habitat in Japanese serows (*Capricornis crispus*). *Arch Environ Contam Toxicol*. **16**: 551-561.
- Hone, J. y Sibly, R.M. (2002) Demographic, mechanistic and density-dependent determinants of population growth rate: a case study in an avian predator. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*. **357**: 1171-1177.
- Houston, D.C. (1976) Breeding of the white-backed and Ruppell's griffon vultures *Gyps africanus* and *G. ruppellii*. *Ibis*. **118**: 14-40.
- Houston, D.C. (1996) The effect of altered environments on vultures. En: *Raptors in human landscapes*. D. Bird, E. Varland y J.J. Negro (Eds.), Academic Press. London, United Kingdom. Pp. 327-336.
- Hubálek, Z. (1982) Coefficients of association and similarity based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biological Reviews*. **57**: 669-689.
- Hubálek, Z. (2004) An annotated checklist of pathogenic microorganisms associated with migratory birds. *Journal of Wildlife Diseases*. **40**(4):639-659.
- Hudson, R. (1975) *Threatened birds in Europe*. Macmillan Ltd. and the Council of Europe, London.
- Hudson, P.J. y Dobson, A.P. (1997). Host parasite processes and demographic consequences. En: *Host-Parasite Evolution. General Principles and Avian Models*. D.H. Clayton y J. Moore (Eds). Oxford University Press, Oxford, UK. Pp. 128-154.
- Huey, R.B. (1991) Physiological consequences of habitat selection. *Am. Nat.* **137**: 95-115.
- Humphries, C.J. (1979) Endemism and Evolution in Macaronesia. En: *Plants and Islands*. D. Bramwell (Ed.), Academic Press. London, UK. Pp. 171-199.
- Hunt, W.G. (1998) Raptor floaters at Moffat's equilibrium. *Oikos*. **68**: 191-197.

- Hunt, W.G.; Jackman, R.E.; Brown, T.L.; Driscoll, D.E. y Culp, L., (1998) *A population study of golden eagles in the Altamont Pass Wind Resource Area: population trend analysis 1994–1997*. Report to National Renewable Energy Laboratory, subcontract XAT-6-16459–01. Predatory Bird Research Group, University of California, Santa Cruz, USA.
- Hunter, M.D. (1992) Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: The Keystone herbivore concept. En: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions.*, M.D. Hunter, T. Ohgushi y P.W. Price (Eds.), Academic Press. San Diego, California. Pp. 287-325.
- Hutterer, R. (1983) Ubre den Igel (*Erinaceus algirus*) der Kanarischen Inseln. *Z. Säugetierkunde*. **48**: 257-265.
- Hutton, M. y Goodman, G.T. (1980) Metal contamination of feral pigeons, *Columba livia*, from the London Area: Part 2-Biological effects of lead exposure. *Environmetal Pollution*. **22**: 281-293.
- IUCN. (1994) IUCN Red List categories. World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- IUCN. (2001) IUCN Red list categories. Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom.
- Izquierdo, I.; Martín, J.L.; Zurita, N. y Arechavaleta, M. (2001) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, La Laguna, España.
- Jaccard, P. (1901) Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. **37**: 241-272.
- James, H.F. y Olson, S.L. (1983) Flightless birds. *Natural History* **92**: 30-40.
- Janson, S. y Vegelius, J. (1981) Measures of ecological association. *Oecologia*. **49**: 371-376.
- Janssen, D.L.; Oosterhuis, J.E.; Allen, J.L.; Anderson; M.P.; Kelts, D.G. y Stanley, S.N. (1986) Lead poisoning in free-rangin California condors. *Journal of American Veterinarian Medical Association*. **189**: 1115-1117.
- Jarrige, R. (1988) Ingestion et digestion des aliments. En: *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. R. Jarrige (Ed.), INRA Publ. Versailles, France. Pp. 29-56.
- Jaume, D.; McMinn, M. y Alcover, J.A. (1993) Fossil Birds from the Bujero del Silo, La Gomera (Canary Islands), with a description of a new species of quail (Galliformes: Phasianidae). *Boletín do Museo . Municipal do Funchal*. **2**: 147-165.
- Johnson, K.P.; Adler, F.R. y Cherry, J.L. (2000) Genetic and phylogenetic consequences of island biogeography. *Evolution*. **54**: 387-396.
- Jovani, R.; Tella, J.L.; Blanco G. Y Bertellotti, M. (2004) Variable inter-annual relationships between T-cell mediated immunity and individual traits in white storks. *Ardeola*. **51** (2): 357-364.
- Juan, C.; Emerson, B.C.; Oromí, P. y Hewitt, G.M. (2000) Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**: 104-109.

- Judson, O.P. (1994) The rise of the individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.* **9**: 9–14.
- Kanti, A. y Smith, M.A. (1997). Effect of heavy metals on chondrogenic differentiation of embryonic chick limb cells. *In vitro toxicology.* **10**: 329-338.
- Kennedy, S.; Crisler, J.P.; Smith, E. y Bush, M. (1977) Lead poisoning in sandhill cranes. *Journal of the American Veterinary Medical Association.* **171**: 955-958.
- Kenward, R. (1987) *Wildlife radiotagging.* Academic Press. London.
- Kenward, R.E.; Walls, S.S.; Hodder, K.H.; Pahkala, M.; Freeman, S.N. y Simpson, V.R. (2000) The prevalence of non-breeders in raptor populations: evidence from rings, radio-tags and transect surveys. *Oikos.* **91** (2): 271-279.
- Kleindorfer, S.; Fessl, B. y Hoi, H. (2005) Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour.* **69**: 307-313.
- Kretzmann, M.; Capote, N.; Godoy, J.A.; Donázar, J.A. y Negro, J.J. (2003) Genetically distinct island populations of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*). *Conservation Genetics.* **4**: 697–706.
- Krone, O.; Altenkamp, R. y Kenntner, N. (2005) Prevalence of *Trichomonas gallinae* in Northern goshawks from the Berlin area of Northeastern Germany. *Journal of Wildlife Diseases.* **41**(2): 304-309.
- Krüger, O. (2002)a. Interactions between common buzzard (*Buteo buteo*) and goshawk (*Accipiter gentilis*): trade-offs revealed by a field experiment. *Oikos.* **96**: 441–452.
- Krüger, O. (2002)b. Analysis of nest occupancy and nest reproduction in two sympatric raptors: common buzzard (*Buteo buteo*) and goshawk (*Accipiter gentilis*). *Ecography.* **25**: 523–532.
- Korpimäki, E. (1987) Dietary shifts, niche relationships and reproductive output of coexisting kestrels and long-eared owls. *Oecologia.* **74**: 277-285.
- Kunkel, G. (1977) Las plantas vasculares de Fuerteventura (Islas Canarias) con especial interés en las forrajeras. *Naturalia Hispanica.* **8**: 1-130.
- LaBonde, J. (1995) Toxicity in pet avian patients. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine.* **4**: 23-31.
- Lack, D. y Southern, H.N. (1949) Birds on Tenerife. *Ibis.* **91**: 607-626.
- Lacy, R.C.; Borbat, M. y Pollak, J.P. (2003). *Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 9.0.* Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois.
- Lafferty, K.D. y Gerber, L. (2002) Good medicine for conservation biology: the intersection of epidemiology and conservation theory. *Conservation Biology.* **16**: 593–604.
- Lebreton, J.D. y J. Clobert. (1991) Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modeling. En: *Bird population studies: their relevance to conservation and management.* C.M. Perrins, J.D. Lebreton y G.J.M. Hirons (Eds.), Oxford University Press. Oxford, United Kingdom. Pp. 105–125.

- Lebreton, J.D.; Burnham, K.P.; Clobert, J. y Anderson, D.R. (1992) Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. **62**: 67-118.
- Lederberg, J.; Shope, R.E. y Oakes, S.C. (1992) Emerging Infections: Microbial Threats to Health in the United States. Institute of Medicine. National Academy Press, Washington D.C.
- Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am*. **15**: 237-240.
- Lifjeld, J.T.; Dunn, P.O.; Whittingham, L.A. (2002) Short-term fluctuations in cellular immunity of tree swallows feeding nestlings. *Oecologia*. **130** (2):185-190.
- Lind, P.M.; Eriksen, E.F.; Sahlin, L.; Edlund, M. y Orberg, J. (1999) Effects of the antiestrogenic environmental pollutant 3, 3', 4, 4', 5-pentachlorobiphenyl (PCB #126) in rat bone and uterus: Diverging effects in ovariectomized and intact animals. *Toxicology and applied pharmacology*. **154**: 236-244.
- Lindstrom, K.M.; Foufopoulos, J., Paern, H. y Wikelski, M. (2004). Immunological investments reflect parasite abundance in island populations of Darwin's finches. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **271**: 1513-1519.
- Littell, R.C.; Milliken, G.A.; Stroup, W.W. y Wolfinger, R.S. (1996) *SAS System for Mixed Models*. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA.
- Lively, C. M. y Apanius, V. (1995) Genetic diversity in host-parasite interactions. En *Ecology of infectious diseases in natural populations*. B. T. Grenfell y A. P. Dobson (Eds), Cambridge, UK: Cambridge University Press. Pp. 421-449.
- Lomnicki, A. (1978) Individual differences between animals and natural regulation in their numbers. *Journal of Animal Ecology*. **47**: 461- 475.
- Lochmiller, R.L. y Deerenberg, C. (2000) Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity?. *Oikos*. **88**(1): 87-98.
- Lomolino, M.V. (2000) A species-based theory of insular zoogeography. *Global Ecology and Biogeography*. **9**: 39-58.
- López, L.E. y López, N. (1992) Presencia de la rata gigante extinguida de Gran Canaria (*Canariomys tumaran*) en una cueva de habitación aborigen. *El Museo Canario*. **48**: 19-22.
- Lowenstam, H.A. (1981) Minerals formed by organisms. *Science*. **211**: 1126-1131.
- Ludwig, D. (1996) Uncertainty and the assessment of extinction probabilities. *Ecological Applications*. **6**: 1067-1076.
- Lundholm, C.E. (1995) Effects of methyl mercury at different dose regimes on eggshell formation and some biochemical characteristics of the eggshell gland mucosa of the domestic fowl. *Comp. Biochem. Physiol.* **110**: 23-28.

- Lyles, A. M. y Dobson, A.P. (1993). Infectious disease and intensive management: population dynamics, threatened hosts and their parasites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **24**: 315-326.
- MacArthur, R.H. (1972). Geographical Ecology. En: *Patterns in the Distribution of Species*. Harper y Row, New York, NY.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. **17**: 373-387.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton. NJ, USA.
- MacDonald, D. y Johnson, P.J. (2000) Farmers and the custody of the countryside: trends in loss and conservation of non-productive habitats. 1981-1998. *Biological Conservation*. **94**: 221-234.
- Mace, G.M. y Lande, R. (1991) Assessing Extinction Threats: Toward a Reevaluation of IUCN Threatened Species Categories. *Conservation Biology*. **5** (2): 148-157.
- Machado, A. (1979) The introduction of the Getulian squirrel (*Atlantoxerus getulus* L., 1758) in Fuerteventura, Canary Islands. *Egyptian Journal of Wildlife and Natural Resources*. **2**: 182-203.
- Macías, A.M. (1995) La economía de los primeros isleños. En: *Historia de Canarias*. A. Béthencourt (Ed.), Cabildo Insular de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria, España. Pp. 23-82.
- Meade-Waldo, E.G.B. (1893) List of birds observed in the Canary Islands. *Ibis*. **6**(5): 185-207.
- Margalida, A. y García, D. (1999) Nest use, interspecific relationships and competition for nests in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in the Pyrenees: influence on breeding success. *Bird Study*. **46**: 224-229.
- Marmontel, M.; Humphrey, S.R. y O`Shea, T.J. (1997) Population viability analysis of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*), 1976-1991. *Cons. Biol.* **11**: 469.
- Martí, R. y Del Moral J.C. (Eds.). (2003) *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid, España.
- Martín, A. (1987) *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios. Monografía XXXII. Tenerife.
- Martín, A.; Hernández, E.; Nogales, M.; Quilis, V.; Trujillo, O. y Delgado, G. (1990) *Libro Rojo de los vertebrados terrestres de Canarias*. Caja General de Ahorros de Canarias. Santa Cruz de Tenerife, España.
- Martín, A. y Lorenzo, J.A. (2001) *Aves del Archipiélago Canario*. F. Lemus (Ed.), La Laguna. Santa Cruz de Tenerife, España.
- Martin, J.L.; Gaston, A.J. y Hitier, S. (1995) The effect of island size on old grown forest habitat and bird diversity in Gwaii (Queen Charlotte Islands, Canada). *Oikos*. **72**: 115-131.

- Martin, P.R. y Martin, T.E. (2001) Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology*. **82**: 189-206.
- Martin, P.S. (1989) Prehistoric overkill: the global model. En: *Quaternary extinctions*. P.S. Martin y G.K. Klein (Eds.), University of Arizona Press. Tucson, Arizona. Pp.354-403.
- Martin, T.E. (1996) Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. *Nature*. **380**: 338-340.
- Marrero, A. y Capote, J. (2001) La Agricultura. En: *Naturaleza de las Islas Canarias*. J.M. Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds.), Publicaciones Turquesa S.L. Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 263-268.
- Martín, V.E, y Cabrera, I. (2004) Fumigaciones en un espacio protegido de la isla de Lanzarote. *Quercus*. **221**: 80-81.
- Massa, B. (1981) Le regime alimentaire de quatorze especes de Rapaces en Sicile. *Annales des C.R.O.P.* **1**: 119-129.
- Mata, J.; Bermejo, L.A.; Delgado, J.V.; Camacho, A. y Flores, M.P. (2000) Estudio del uso ganadero en espacios protegidos de canarias. Metodología. *Archivos de Zootecnia*. **49**: 275-284.
- Mateo, R. (1998) *La Intoxicación por Ingestión de Perdigones de Plomo en Aves Silvestres: Aspectos Epidemiológicos y Propuestas para su Prevención En España*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Mateo, R.; Molina, R.; Grifols, J. y Guitart, R. (1997)a. Lead poisoning in a free ranging griffon vulture *Gyps fulvus*, *The Veterinary Record*. **140**: 47-48.
- Mateo R; Martínez-Vilalta A. y Guitart R (1997)b Lead shot pellets in the Ebro delta, Spain: densities in sediments and prevalence of exposure in waterfowl. *Environ. Pollut.* **96**: 335-341.
- Mateo, R.; Belliure, J.; Dolz, J.C.; Aguilar Serrano, J.M. y Guitart, R.1 (1998) High Prevalences of Lead Poisoning in Wintering Waterfowl in Spain. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **35**: 342-347.
- Mateo, R.; Estrada, J.; Paquet, J.Y.; Riera, X.; Dominguez, L.; Guitart, R. y Martinez-Vilalta, A. (1999) Lead shot ingestion by marsh harriers *Circus aeruginosus* from the Ebro delta, Spain, *Environmental Pollution* **104** (3): 435-440.
- Mateo, R.; Cadenas, R.; Máñez, M. y Guitart, R. (2001) Lead shot ingestion in two raptor species from Doñana, Spain, *Ecotoxicology and Environmental Safety*. **48**: 6-10.
- Mateo, R.; Taggart, M. y Meharg, A.A. (2003). Lead and arsenic in bones of birds of prey from Spain. *Environ. Pollut.* **126**: 107-114.
- McCallum, H. y Dobson, A. (1995). Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 190-194.

- McLoughlin, P. D. y Messier, F. (2004) Relative Contributions of Sampling Error in Initial Population Size and Vital Rates to Outcomes of Population Viability Analysis. *Conservation Biology*. **18** (6): 1665-1669.
- Médail, F y Quézel, P. (1999) Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology*. **13**: 1510-1513.
- Médail, F. y Verlaque, R. (1997) Ecological characteristics and rarity of endemic plants from Southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*. **80**: 269-281.
- Medina, F.M. (1999) Alimentación del alimoche (*Neophron percnopterus* L.) en Fuerteventura, Islas Canarias (Aves, Accipitridae). *Viraea*. **27**: 77-86.
- Meffe, G.K. y Carroll, C.R. (1994) *Principles of Conservation Biology*. Sinauer. Associates Inc, Sunderland, MA, USA.
- Melville, R. (1979) Endangered island floras. En: Plants and islands. D. Bramwell (Ed.), Academic Press. New York. Pp. 361-370.
- Menges, S.E. (1990) Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology*. **4**: 52-62.
- Mikaelian, I.; Daignault, D.; Duval, M.C. y Martineau, D. (1996) Salmonella infection in wild birds from Quebec. *Canadian Veterinary Journal*. **38** (6): 385-386.
- Mikkola, H. (1983). *Owls of Europe*. Poyser, Calton.
- Milberg, P. y Tyrberg, T. (1993) Naïve birds and noble savages a review of man-caused prehistoric extinctions of island birds. *Ecography*. **16**: 229-250.
- Miller, M.J.R.; Wayland, M.E.; Dzus, E.H. y Bortolotti, G.R. (2000) Availability and ingestion of lead shotshell pellets by migrant bald eagles in Saskatchewan. *Journal of Raptor Research*. **34**: 167-174.
- Miller, L.S.; Vairavamurthy, V.; Chance, M.R.; Mendelsohn, R.; Paschalis, E.P.; Betts, F. y Boskey, A.L. (2001) In situ analysis of mineral content and crystallinity in bone using infrared microspectroscopy of the ν_4 PO_4^{3-} vibration. *Biochimica et Biophysica Acta*. **1527**: 11-19.
- Miller, R.S. (1967) Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.* **4**: 1-74.
- Millien-Parra, V. y Jaeger, J.J. (1999) Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna. *Journal of Biogeography*. **26**: 959-972.
- Mitchell-Jones, A.J.; Amori, G.; Bogdanowicz, W.; Krystufek, B.; Reijnders, P.J.H.; Spitzenberger, F.; Stubbe, M.; Thissen, J.B.; Vohralík, V. y Zima, J. (1999) *The atlas of European mammals*. T y AD Poyser. London, UK.
- Mooney, H.A. y Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings National Academy Sciences USA*. **98**: 5446-5451.
- Moreno, J.; Sanz, J.J. y Arriero, E. (1999) Reproductive effort and T-lymphocyte cell-mediated immunocompetence in female pied flycatchers. *Proc R Soc Lond B* **266**: 1105-1109.

- Morris, W.F. (2003) Which mutualists are most essential? buffering of plant reproduction against the extinction of different kinds of pollinator. En: *The importance of species*. P. Kareiva y S. Levin (Eds.), Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Morris, W.F. y Doak, D.F. (2002) *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Munday, P.L. (2001) Fitness consequences of habitat use and competition among coral-dwelling fishes. *Oecologia*. **128**: 585-593.
- Muntaner, J. (1981) Le statut des rapaces diurnes nicheurs des Baléares. En: *Rapaces Méditerranéens*. G. Cheylan y J.C. Thibault (Eds.), CROP. Aix-en-Provence, France. Pp. 62-65.
- Muntaner, J. y Mayol, J. (Eds.) (1996) *Biology and Conservation of Mediterranean Raptors*. SEO/BirdLife Mon 4. Pozuelo de Alarcón, España.
- Murphy, D.D.; Freas, K.E. y Weiss, S.B. (1990) An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology*. **4**: 41-51.
- Myers, J.H.; Simberloff, D.; Kuris, A.M. y Carey, J.R. (2000) Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**: 316-320.
- Navarro, F. (1989) Las "marcas de ganado" en Fuerteventura. En: *III Jornadas de Estudios sobre Fuerteventura y Lanzarote. Tomo II*. Cabildo de Fuerteventura. Puerto del Rosario, España.
- Newton, I. (1979) *Population ecology of raptors*. T y AD Poyser, London.
- Newton, I. (1994) The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol. Cons.* **70**: 265-276.
- Newton, I.; Davis, P.E. y Davis, J.E. (1982) Ravens and buzzards in relation to sheep-farming and forestry in Wales. *Journal of Applied Ecology*. **19**: 681-706.
- Nijman, J. (2004) Habitat segregation in two congeneric hawk-eagles *Spizaetus bartelsi* and *S. cirrhatius* in Java, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology*. **20**: 105-111.
- Nogales, M. (1992) Problemática conservacionista del cuervo (*Corvus corax*) en Canarias y estado de sus distintas poblaciones. *Ecología*. **6**: 215-223.
- Nogales, M. y Hernández, E.C. (1994) Interinsular variations in the spring and summer diet of the Raven *Corvus corax* in the Canary Islands. *Ibis*. **136**: 441-447.
- Nogales, M.; Marrero, M. y Hernández, E. C. (1992) Efecto de las cabras cimarronas (*Capra hircus*) en la flora endémica de los pinares de pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). *Botanica Macaronesica*. **19-20**: 79-86.
- Norris, K. y Evans, M.R. (2000). Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology*. **11** (1): 19-26
- Ochiai, K.; Jin, K.; Itakura, C. y otros. (1992) Pathological study of lead poisoning in whooper swans (*Cygnus cygnus*) in Japan. *Avian Dis.* **36**: 313-323.
- Ostfeld, R.S. (1997) The ecology of lyme-disease risk. *Am. Scient.* **85**: 338-346.

- Ou-Yang, H.; Paschalis, E.P.; Mayo W.E.; Boskey, A.L. y Mendelsohn R. (2001) Infrared microscopic imaging of bone: spatial distribution of CO₃-2. *Journal of bone and mineral research*. **16**(5): 893-900.
- Owens, I.P.F.; Bennett, P.M. y Harvey, P.H. (1999) Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology? *Proceedings of the Royal Society of London, B*. **266**: 933-939.
- Pain, D.J. (1996) Lead in waterfowl. En: W.N. Beyer, G.H. Heinz y A.W. Redman-Norwood (Eds.). *Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentrations*. Lewis Publishers, Boca Ratón.
- Pain, D.J. (1996) Lead in waterfowls. En: *Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentrations*. W.N. Beyer, G.H. Hinz y A.W. Redmon (Eds.), CRC Press. Boca Raton, Florida. Pp. 405-426.
- Pain, D.J. y Amiard-Triquet, C. (1993) Lead poisoning in raptors in France and elsewhere. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. **25**: 183-192.
- Pain, D.J.; Amiard-Triquet, C.; Baboux, C.; Burneleau, G.; Eon, L. y Nicolau-Guillaumet, P. (1993) Lead poisoning in wild populations of Marsh Harrier *Circus aeruginosus* in the Camargue and Charente-Maritime, France. *Ibis*. **135**: 379-386.
- Pain, D.J.; Baboux, C. y Burneleau, G. (1997) Seasonal blood lead concentrations in marsh harriers *Circus aeruginosus* from Charente-Maritime, France: Relationship with the hunting season. *Biological Conservation*. **81**: 1-7.
- Pain, D.J. y Pienkowski, M.W. (Eds.). (1997) *Farming and Birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, London, United Kingdom.
- Pain, D.J.; Meharg, A.A.; Ferrer, M.; Taggart, M. y Penteriani, V. (2005) Lead concentrations in bones and feathers of the globally threatened Spanish imperial eagle. *Biological Conservation*. **121**: 603-619.
- Palacios, C.J. (2000) Decline of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *Journal of Raptor Research*. **34**: 61.
- Palacios, C.J. (2001) Situación actual de las rapaces en la isla de Santo Antao, archipiélago de Cabo Verde. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*. **13**: 223-231.
- Palacios, C.J. (en prensa) Alimoche canario (*Neophron percnopterus majorensis*). *Libro Rojo de las Aves de España*. A. Madroño, C. González y J.C. Atienza (Eds.), SEO/BirdLife-Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España.
- Palacios, C.J.; Gangoso, L.; Donázar, J.A.; Hiraldo, F.; Negro, J.J. y De la Riva, M. (2002) *El guirre mayorero. Ecología y conservación de una nueva subespecie canaria: Neophron percnopterus majorensis*. Cabildo Insular de Fuerteventura, Puerto del Rosario, España.
- Palmer, M.; Pons, G.X.; Cambefort, I. y Alcover, J.A. (1999) Historical processes and environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands. *Journal of Biogeography*. **26**: 813-823.

- Palomares, F. y Caro, T. M. (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am. Nat.* **153**: 492-508.
- Pattee, O.H. (1984) Eggshell thickness and reproduction in American kestrels exposed to chronic dietary lead. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **13**: 29-34.
- Pattee, O.H.; Wiemeyer, S. N.; Mulhern, B.M.; Sileo, L. y Carpenter, J. W. (1981). Experimental lead-shot poisoning in bald eagles. *J. Wildl. Manage.* **45**: 806-810.
- Pattee, O.K. y Hennes, S.K. (1983) Bald eagles and waterfowl: the lead shot connection. *Trans. N. Am. Wildl. Nat. Res. Conf.* **48**: 230-237.
- Pattee, O.H.; Bloom, P.H.; Scott, J.M. y Smith, M.R. (1990) Lead hazards within the range of the California condor. *The Condor.* **92**: 931-937.
- Peltonen, A. y Hanski, I. (1991) Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. *Ecology.* **72**: 1698-1708.
- Pennycuik, C.J. (1972) Soaring behaviour and performance of some east African birds observed from a motor-glider. *Ibis.* **114**: 178-218.
- Perea, J.L.; Morales, M. y Velasco, J. (1990) *El alimoche (Neophron percnopterus) en España. Población, distribución, problemática y conservación.* Colección Temática. ICONA. Madrid.
- Peters, F.; Schwarz, K. y Epple, M. (2000) The structure of bone studied with synchrotron X-ray diffraction, X-ray absorption spectroscopy and thermal analysis. *Thermochimica Acta.* **361**: 131-138.
- Pianka, E.R. (1978) *Evolutionary ecology.* Harper y Row, New York.
- Pitcher, D.G. y Nicholas, R.A.J. (2005) Mycoplasma host specificity. Fact or fiction. *The Veterinary Journal.* **170**: 300-306.
- Plowright, W. (1982) The effects of rinderpest and rinderpest control on wildlife in Africa. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **50**: 1-28.
- Pollock, K.H.; Nichols, J.D.; Brownie, C. y Hines, J.E. (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs.* **107**.
- Pons, X. (2001). *MiraMon. Geographic Information System and Remote Sensing Software.* Centre de Recerca Ecológica i Aplicacions Forestals, Bellaterra.
- Popoff, M.Y. y Le Minor, L. (1997) Antigenic Formulas of the Salmonella Serovars. 151. WHO Collaborating Center for Reference and Research on Salmonella.
- Pounds, J.G.; Long, G.J. y Rosen, J.F. (1991) Cellular and molecular toxicity of lead in bone. *Environmental health perspectives.* **91**: 17-32.
- Ramis, D.; Alcover, J.A.; Coll, J. y Trias, M. (2002) The chronology of the first settlement of the Balearic islands. *Journal of Mediterranean Archaeology.* **15**: 3-24.
- Ramo, C.; Sánchez, C. y Hernández, S.A. (1992) Lead poisoning of greater flamingos *Phoenicopterus ruber.* *Wildfowl.* **43**: 220-222.
- Rando, J.C. (2002) New data of fossil birds from El Hierro (Canary Islands): probable causes of extinction and some biogeographical considerations. *Ardeola.* **49**: 39-49.

- Rando, J.C. y López, M. (1996). Un Nuevo yacimiento de vertebrados fósiles en Tenerife (Islas Canarias). *7th International Symposium on Vulcanospeleology*. **1**: 171-173.
- Rando, J.C. y Perera, M.A. (1994). Primeros datos de ornitofagia entre los aborígenes de Fuerteventura (Islas Canarias). *Archaeofauna*. **3**: 13-19.
- Ratcliffe, D. (1997) *The Raven. A Natural History in Britain and Ireland*. Poyser, London.
- Reboli, A.C. y Farrar, W.E. (1989) *Erysipelothrix rhusiopathiae*: an occupational pathogen. *Clinical Microbiology Reviews*. **2**: 354-359.
- Real, J. y Mañosa, S. (1997) Demography and conservation of Western European Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus* populations. *Biological Conservation*. **79**: 59-66.
- Redig, P.T.; Stowe, C.M.; Barnes, D.M. y Arent, T.D. (1980) Lead toxicosis in raptors. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **177**: 941-943.
- Redig, P.T.; Lawler, E.M.; Schwartz, S.; Dunnette, J.L.; Stephenson B. y Duke GE (1991) Effects of chronic exposure to sublethal concentrations of lead acetate on heme synthesis and immune function in red tailed hawks. *Arch Environ Contam Toxicol*. **21**: 72-77.
- Redondo, T. (1989) Avian nest defense: theoretical models and evidence. *Behaviour*. **111**: 161-195.
- Regelmann, K. y Curio, E. (1983) Determinants of brood defense in the great tit (*Parus major* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **13**: 131-145.
- Reid, J. M.; Arcese, P. y Keller, L. F. (2003) Inbreeding depresses immune response in the song sparrow (*Melospiza melodia*): direct and inter-generational effects. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **270**: 2151-2157.
- Reid, W.V. y Miller K.R. (1989) *Keeping options alive: the scientific basis for conserving biodiversity*. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Rey, C.; Renugopalakrishnan, V.; Shimizu, M.; Collins, B. y Glimcher, M.J. (1991) A resolution enhance Fourier transform infrared spectroscopy study of the environment of the CO₃(-2) ion in the mineral phase of enamel during its formation and maturation. *Calcif. Tissue Int.* **49**: 259-268.
- Rice, W.R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**: 223-225.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. **7** (1): 1-15.
- Ricklefs, R.E. y Lovette, I.J. (1999) The role of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*. **68**: 1142-1160.
- Rocke, T.E. y Samuel, M.D. (1991) Effects of lead shot ingestion on selected cells of the mallard immune system. *Journal of Wildlife Diseases*. **27**: 1-9.
- Rodríguez, O.; García, A. y Reyes, J.A. (2000) Estudio fitosociológico de la vegetación actual de Fuerteventura (Islas Canarias). *Viraea*. **28**: 61-98.
- Rodríguez-Estrella, R.; Donázar, J.A. e Hiraldo, F. (1998) Are raptor good indicators of environmental transformations? A lesson from spring and winter surveys in

- sarcocaulescent scrub habitat of Baja California (Mexico). *Conservation Biology*. **12**: 921-925.
- Rodríguez Luengo, J.L. (2001) Fauna introducida. En: *Naturaleza de las Islas Canarias*. J.M Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds). Publicaciones Turquesa S.L., Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 231-237.
- Rodríguez-Navarro, A.B.; Gaines, K.F.; Romanek, C.S. y Masson, G.R. (2002) Effect of contamination on mineralization of eggshells from Clapper Rails inhabiting a contaminated marsh system. *Arch. Environ. Con. Tox.* **43**: 449-460.
- Rodríguez-Piñero, J.C. y Rodríguez-Luengo, J.L. (1993) The effect of herbivores on the endemic Canary flora. *Boletín do Museo Municipal do Funchal*. **2**: 265-271.
- Roemer, G.W. y Wayne, R.K. (2003) Conservation in Conflict: the Tale of Two Endangered Species. *Conservation Biology*. **17** (5): 1251-1260.
- Roitt, I.M.; Brostoff, J. y Male, D.K. (1998) *Immunology*. London: Mosby.
- Roldán, R. (2002) *El hambre en Fuerteventura (1600-1800)*. Cabildo Insular de Fuerteventura, Puerto del Rosario, España.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenzweig, M.L. y Clark, C.W. (1994) Island extinction rates from regular censuses. *Conservation Biology*. **8**: 491-494.
- Russell, J.C.; Clout, M.N. y McArdle, B.H. (2004) Island biogeography and the species richness of introduced mammals on New Zealand offshore islands. *Journal of Biogeography*. **31**: 653-664.
- Safford, R.J. y Jones, C.G. (1997) Did organochlorine pesticide use cause declines in Mauritian forest birds? *Biodiversity and conservation*. **6** (19): 1445-1451.
- Saitou, N. y Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*. **4**: 406-425.
- Samour, J.H. y Naldo, J.L. (2002) Diagnosis and therapeutic management of Candidiasis in falcons in Saudi Arabia. *Journal of Avian Medicine and Surgery*. **16**(2):129-132.
- Sánchez-Zapata, J.A. y Calvo, J.F. (1999) Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. *Journal of Applied Ecology*. **36**: 254-262.
- Santana, A. (2001) La mirada turística de Canarias. En: *Naturaleza de las Islas Canarias*. J.M Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (Eds), Publicaciones Turquesa S.L. Santa Cruz de Tenerife, España. Pp. 283-288.
- Sarà, M. y Morand, S. (2002) Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean Islands. *Diversity and Distributions*. **8**: 1-9.
- Sarrazin, F.; Bagnolini, C.; Pinna, J. L.; Danchin E. y Clobert, J. (1994) High survival estimates of Griffon Vultures *Gyps fulvus* in a reintroduced population. *Auk*. **111**: 853-862.

- Savidge, J.A.; Sileo, L.; Siegfried, L.M. (1992) Was disease involved in the decimation of Guam's avifauna? *Journal of Wildlife Diseases*. **28**: 206-214
- Scheuhammer, A.M. (1987) The chronic toxicity of aluminium, cadmium, mercury and lead in birds: a review. *Environ Pollut*. **46**: 263-295.
- Schirmacher, K.; Wiemann, M.; Bingmann, D. y Büsselberg, D. (1998). Effects of Lead, Mercury, and Methyl Mercury on Gap Junctions and [Ca²⁺]_i in Bone Cells. *Calcified Tissue International*. **63**: 134-139.
- Schoener, T. W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* **122**: 240-285.
- Schoener, T.E. y Spiller, D.A. (1987) High population persistence in a system with high turnover. *Nature*. **330**: 474-477.
- Scholz, S. (en prensa) La flora vascular. En: *Patrimonio Natural de la isla de Fuerteventura*. Cabildo Insular de Fuerteventura, Centro de la Cultura Popular Canaria, Puerto del Rosario, España.
- Schulz, J.H.; Bemudez, A.J. y Millspaugh, J.J. (2005) Monitoring presence and annual variation of Trichomoniasis in Mourning Doves. *Avian Diseases*. **49**: 387-389.
- Sergio, F.; Marchesi, L. y Pedrini, P. (2003) Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *J. Anim. Ecol.* **72**: 232-245.
- Sergio, F.; Rizzolli, F.; Marchesi, L. y Pedrini, P. (2004) The importance of interspecific interactions for breeding-site selection: peregrine falcons seek proximity to raven nests. *Ecography*. **27**: 818-826.
- Sergio, F.; Newton, I. y Marchesi, L. (2005) Conservation: top predators and biodiversity. *Nature*. **436**: 192-192.
- Serrano, D. y Tella, J.L. (2003) Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology*. **72**: 400-410.
- Serrano, D.; Tella, J.L. y Ursúa, E. (2005) Proximate causes and fitness consequences of hatching failure in lesser kestrels *Falco naumanni*. *Journal of Avian Biology*. **36**: 242-250.
- Shields, W.M.; Crook, J.R.; Hebblewaite, M.L. y Wiles-Ehmann, S.S. (1988) Ideal free coloniality in the swallows. En: *Ecology of social behavior*. C.N. Slobodchikoff (Ed.), Academic Press. New York. Pp 189-228.
- Simberloff, D. (1974) Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **5**: 161-182.
- Simberloff, D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?. *Biological Conservation*. **83**: 247-257.
- Simberloff, D. (2001) Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. *Trends in Ecology and Evolution*. **16**: 273-274.

- Singh, R. B. y Sherikar, A. A. (1994). Haematological values of whitebacked vultures. *Ann. Biol.* **10**: 198-200.
- Skagen, S.K.; Knight, R.L. y Orians, G.H. (1991) Human disturbance of an avian scavenging guild. *Ecological Applications*. **1**: 215-225.
- Smith, R. y Rehman, I. (1995) Fourier transform Raman spectroscopic studies of human bone. *Journal of materials Science: Materials in Medicine*. **5**: 775-778.
- Smith, A.T. (1980) Temporal changes in insular populations of the pika (*Ochotona princeps*). *Ecology*. **61**: 8-13.
- Smith, A.T. y Peacock, M.M. (1990) Conspecific Attraction and the Determination of Metapopulation Colonization Rates. *Conservation Biology*. **4**(3): 320-323.
- Smits, J. E.; Bortolotti, G. R. y Tella, J. L. (1999) Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Funct. Ecol.* **13**: 567-572.
- Schmid-Hempel, P. y Ebert, D. (2003) On the evolutionary ecology of specific immune defence. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 27-32.
- Snoeijs, T.; Dauwe, I.T.; Pinxten, R.; Vandesande, F. y Eens, M. (2004) Heavy Metal Exposure Affects the Humoral Immune Response in a Free-Living Small Songbird, the Great Tit (*Parus major*) *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **46**: 399-404.
- Snyder, N.F.R.; Derrickson, S.R.; Beissinger, S.R.; Wiley, J.W.; Smith, T.B.; Toone, W.D. y Miller, B. (1996) Limitations of Captive Breeding in Endangered Species Recovery. *Conservation Biology* **10** (2): 338-348.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1986) *Biometría*. Blume Ediciones. Madrid.
- Soler, J.J.; de Neve, L.; Pérez-Contreras, T.; Soler, M. y Sorci, G. (2003) Trade-off between immunocompetence and growth in magpies: an experimental study. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **270**: 241-248.
- Sondaar, P.Y. (1977) Insularity and its effects on mammal evolution. En: *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. R.L. Wyman (Ed.) NATO Adv. Stud. Inst. Ser. Life Sciences.
- Soulé, M.E. (Ed.). (1987) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge y New York.
- Spielman, D.; Brook, B.W.; Briscoe, D.A. y Frankham, R. (2004) Does inbreeding and loss of genetic diversity decrease disease resistance? *Conserv. Genet.* **5**: 439-448.
- Stacey, P.B. y Taper, M. (1992) Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecological Applications*. **2**: 18-29
- Steadman, D.W. (1995) Prehistoric extinctions of Pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology. *Science*. **267**: 1123-1131.
- Stamps, J.A. (1987) Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (*Anolis aeneus*) for previously used territories. *American Naturalist*. **129**: 629-642.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories*, 1st edn. Oxford University Press. Oxford.
- Stewart, S. y Rambo, T.B. (2000) Cloacal microbes in House Sparrows. *The Condor*. **102** (3): 679.

- Sunding, P. (1979) Origins of the Macaronesian Flora. En: *Plants and Islands*. D. Bramwell (Ed.), Academic Press. London, United Kingdom. Pp. 13-40
- Svårdson, G. (1949) Competition and habitat selection in birds. *Oikos*. **1**: 157-174.
- Svensson, E.; RÅberg, L.; Koch, C. y Hasselquist, D. (1998) Energetic stress, immunosuppression and the costs of an antibody response. *Functional Ecology*. **12**: 912-919.
- Tejedor, M.C. y González, M. (1992) Comparison between lead levels in blood and bone tissue of rock doves (*Columba livia*) treated with lead acetate or exposed to the environment of Alcalá de Henares. *Bull. Environmental Contamination and Toxicology*. **48**: 835-842.
- Tejón, D. (1989) La población caprina del archipiélago de Cabo Verde. En: *I Simposio internacional de la explotación caprina en zonas áridas*. Cabildo Insular de Fuerteventura. Puerto del Rosario, España. Pp. 69-77
- Tella, J.L. (2001) Action is needed now, or BSE crisis could wipe out endangered birds of prey. *Nature*. **410**: 408.
- Tella, J.L. y Torre, I. (1990) Observaciones sobre relaciones cleptoparasitarias interespecíficas en el Alimoche (*Neophron percnopterus*). *Butlletí del Grup Català d'Anellament*. **7**: 33-35.
- Tella, J.L.; Bortolotti, G.R.; Forewro, M.G. y Dawson, R.D. (2000) Environmental and genetic variation in T-cell-mediated immune response of fledgling american kestrels. *Oecologia*. **123**: 453-459.
- Tella, J.L.; Scheuerlein, A. y Ricklefs, R.E. (2002) Is cell-mediated immunity related to the evolution of life-history strategies in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B*. **269**: 1059-1066.
- Temple, S. (1981) Applied island biogeography and the conservation of endangered island birds of the Indian Ocean. *Biological Conservation*. **20**: 147-161.
- Tewes, E.; Sánchez, J.J. y Mayol, J. (1998) The conservation project in Mallorca. En: *Black Vulture Conservation in Europe. Progress Report 1993-95*. E. Tewes, J.J. Sánchez y M. Bijleveld (Eds.), Black Vulture Conservation Foundation. Palma de Mallorca, España. Pp. 24-29.
- Thaler, L. (1973) Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche*. **4**: 741-750.
- Thibault, J.C. (1981) Les rapaces diurnes nicheurs en Corse. En: *Rapaces Méditerranéens*. G. Cheylan y J.C. Thibault (Eds.), CROP. Aix-en-Provence, France. Pp. 19-21.
- Thibault, J.C.; Vigne, J.D. y Torre, J. (1992) The diet of young Lammergeiers (*Gypaetus barbatus*) in Corsica: its dependence on extensive grazing. *Ibis*. **135**: 203-214.
- Thiollay, J. M. (1993) Habitat segregation and the insular syndrome in two congeneric raptors in New Caledonia, the white-bellied goshawk (*Accipiter haplochrous*) and the brown goshawk (*A. fasciatus*). *Ibis*. **135**: 237-246.
- Thiollay, J.M. (1997) Distribution and abundance patterns of bird community and raptor populations in the Andaman archipelago. *Ecography*. **20**: 67-82.

- Thompson, J. N. (1999) Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am. Nat.* **153**: S1–S14.
- Tokeshi, M. y Romero, L. (2000) Spatial Overlap and Coexistence in a Mussel-Associated Polychaete Assemblage on a South American Rocky Shore. *Marine Ecology*. **21**: 247–261.
- Torriani, L. (1978) *Descripción de las Islas Canarias*. Goya (Ed.), Santa Cruz de Tenerife, España.
- Trotter, W.D.C. (1970) Observations faunistiques sur l'île de Lanzarote (Canaries). L'Oiseau et le RFO. **40**: 160–172.
- Trust, K.A.; Miller, M.W.; Ringelman, J.K. y Orme, I.M. (1990) Effects of ingested lead on antibody production in mallards (*Anas platyrhynchos*). *J Wildl Dis.* **26**: 316–322.
- Tucker, G.M. y Heath, M.F. (Eds.). (1990) *Birds in Europe: their conservation status*. Bird Life International. Cambridge.
- Turcsanyi, I.; Bistyak, A.; Matiz, K.; Kecskemeti, S.; Bolske, G. y Kiss, I. (2005) Isolation of *Mycoplasma columbinasale* from pigeons in Hungary. *Vet. Rec.* **157**(8): 235–240.
- Ueta, M. y Masterov, V.B. (2000) Estimation by computer simulation of population trend of Steller's Sea Eagle. En: *First Symposium on Steller's and White-Tailed Sea Eagles in East Asia*. M. Ueta y M.J. McGrady (Eds.), Wild Bird Society of Japan. Tokyo, Japan. Pp. 111–116
- Uchmanski, J. y Grimm, V. (1996) Individual-based modelling in ecology: what makes the difference?. *Trends in Ecology & Evolution*. **16**: 437–441.
- Vagliano, C. (1981) Contribution au statut des rapaces diurnes et nocturnes nicheurs en Crete. En: *Rapaces Mediterraneens*. Cheylan, G. y Thibault, J.C. (Eds.), CROP. Aix-en-Provence, France. Pp. 14–16.
- Van Riper, III,C.; Van Riper, S.G.; Goff, M.L. y Laird, M. (1986). The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs*. **56**: 327–344.
- Veitch, C.R y Clout, M.N. (Eds.). (2002) *Turning the tide: the eradication of invasive species*. IUCN, Species Survival Commission. Auckland, New Zealand.
- Vitone, N.D.; Altizer, S. y Nunn, C.L. (2004) Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research*. **6**: 183–199.
- Vitousek, P.M. (1988) Diversity and biological invasions of oceanic islands. En: *Biodiversity*. E.O. Wilson y F.M. Peters (Eds.), National Academy Press. Washington, D.C. Pp. 181–189.
- Vlahović, K.; Matica, B.; Bata, I.; Pavlak, M.; Pavičić, Ž.; Popović, M.; Nejedli, S. y Dovč, A. (2004) *Campylobacter*, *Salmonella* and *Chlamydia* in free-living birds of Croatia. *European Journal of Wildlife Research*. **50** (3): 127–132.
- Wallace, A.R. (1883) *Island Life*. MacMillan, Nueva York.

- Wallace, M.P. y Temple, S. (1988) Impacts of the 1982-1983 El Niño on population dynamics of Andean Condors in Peru. *Biotropica*. **20**: 144-150.
- Walling, K. (1987) Defence as parental care in Tawny owls (*Strix aluco*). *Behaviour*. **102**: 213-230.
- Walter, H.S. (2004) The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography*. **31**: 177-197.
- Wang, Z.L.; Zhang, J.G. y Liu, X.M. (2005) Competition and Coexistence in Spatially Subdivided Habitats. *Journal of Theoretical Biology*. **205**: 631-639.
- Warner, R.E. (1968) The role of introduced diseases in the extinction of the endemic Hawaiian avifauna. *Condor*. **70**: 101-120.
- Watson, A. y Moss, R. (2004). Impacts of ski-development on ptarmigan (*Lagopus mutus*) at Cairn Gorm, Scotland. *Biol. Conserv.* **116**: 267-275.
- Wayland, M.; Wislon, L.K.; Elliot, J.E.; Miler, M.J.R.; Bollinger, T.; McAdie, M.; Langelier, K.; Keating, J. y Froese, J.M.W. (2003) Mortality, morbidity and lead poisoning of eagles in western Canada 1986-1998. *J. Raptor. Res.* **37** (1): 8-18.
- White, C.M. y Kiff, L.F. (2000) Biodiversity, island raptors and species concepts. En: *Raptors at risk*. R.D. Chancellor y B.U. Meyburg (Eds.), WWGBP/Hancock House. London, United Kingdom. Pp. 633-652
- White, G.C. y Garrot, R.A. (1990) *Analysis of Wildlife Radio-tracking data*. Academic Press, Inc. San Diego.
- White, G.C. y Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*. **46** (Suppl.): 120-139.
- Whitehead, C.C. y Fleming, R.H. (2000) Osteoporosis in Cage Layers. *Poultry Science* **79**: 1033-1041.
- Whiteman, N.K.; Matson, K.D.; Bollmer, J.L. y Parker, P.G. (2006) Disease ecology in the Galápagos Hawk (*Buteo galapagoensis*): host genetic diversity, parasite load and natural antibodies. *Proc. R. Soc. B.* **273**: 797-804.
- Whitfield, D.P; Fielding, A.H.; Mcleod, D.R.A. y Haworth, P.F. (2004) Modelling the effects of persecution on the population dynamics of golden eagles in Scotland. *Biological Conservation*. **119**: 319-333.
- Whittaker, R.J. (1998) *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press. New York, USA.
- Wiemeyer, S.N.; Jurek, R.M. y Moore, J.F. (1986) Environmental contaminants in surrogates, foods, and feathers of Californian condors (*Gymnogyps californianus*). *Environmental Monitoring and Assessment* **6**: 91-111.
- Wiemeyer, S.N.; Scott, J.M.; Anderson, M.P.; Bloom, P.H. y Stafford, C.J. (1988) Environmental contaminants in California condors. *Journal of Wildlife Management*. **52**: 238-247.
- Wikelski, M.; Foufopoulos, J.; Vargas, H. y Snell, H. (2004). Galápagos Birds and Diseases: Invasive Pathogens as Threats for Island Species. *Ecology and Society*. **9** (1): 5.

- Wilcove, D.S.; Rothstein, D.; Dubow, J.; Phillips, A. y Losos, E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*. **48**: 607-615.
- Williams, C.B. (1964) *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, New York, USA.
- Williamson, M. (1981) *Island populations*. Oxford University Press. Oxford, United Kingdom.
- Williamson, M. (1989) The MacArthur–Wilson theory today: true but trivial? *J Biogeogr.* **16**:3–4.
- Williamson, M. (1996) *Biological invasions*. Chapman y Hall. London, United Kingdom.
- Wilson, E.O. (1992) *The diversity of life*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. USA.
- Wilmers, C.C.; Stahler, D.R.; Crabtree, R.L.; Smith, D.W. y Getz, W. (2003) Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters*. **6**: 996-1003.
- Woolhouse, M.E.J.; Haydon, D.T.; Antia, R. (2005) Emerging pathogens: the epidemiology and evolution of species jumps. *Trends Ecol. Evol.* **20** (5): 238-244.
- Wootton, J.T. y Bell, D.A. (1992) A metapopulation model of the peregrine falcon in California: viability and management strategies. *Ecological Applications*. **2**: 307-321.
- Wood, R.L. (1975) *Erysipelothrix* infection. In *Diseases Transmitted from Animals to Man* 6th edn, ed. Hubbert, W.T., McCulloch, W.F. and Schnurrenberger, P.R. Springfield, Ill: Thomas. Pp. 271–281.
- Work, T.M.; Massey, J.G.; Rideout, B.A.; Gardiner, C.H.; Ledig, D. y Dubey, J.P. (2000). Fatal toxoplasmosis in free-ranging endangered 'alala (*Corvus hawaiiensis*) from Hawaii. *Journal of Wildlife Diseases* **36**: 205-212.
- Xirouchakis, S. y Nikolakakis, M. (2002) Conservation implications of the temporal and spatial distribution of Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Crete. *Bird Conservation International*. **12**: 269-280.
- Xirouchakis, S.; Sakoulis, A. y Andreou, G. (2001) The decline of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in Greece. *Ardeola*. **48**: 183-190.
- Ydenberg, R.C. (1983). The conflict between feeding and territorial defence in the great tit. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **15**: 103-108.
- Zavaleta, E.S.; Hoobs, R.J. y Mooney, H.A. (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution*. **16**: 454-459.
- Zook, B.C.; Sauer, R.M. y Garner, F.M. (1972) Lead poisoning in captive wild animals. *Journal of Wildlife Diseases*. **8**: 264-272.

Capítulo X: SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

SÍNTESIS

El trabajo realizado en esta tesis doctoral ha permitido ampliar un poco más el conocimiento acerca de la ecología y la conservación de poblaciones de vertebrados en ambientes insulares. Probablemente, la mayor aportación de esta tesis sea el haber profundizado en los aspectos menos conocidos de las relaciones entre la insularidad y los nuevos desafíos que acompañan al poblamiento humano de las islas. Se ha procurado abarcar un rango amplio de los condicionantes que actualmente amenazan a las poblaciones insulares, aunque obviamente, resulta prácticamente imposible englobarlos en su totalidad, tanto por limitaciones de tiempo, como de recursos y herramientas. Pese a habernos centrado en una población particular en un archipiélago concreto para poder abordar este estudio, nuestras conclusiones pueden ser extendidas a otras muchas poblaciones de vertebrados insulares, que aunque indudablemente presenten una serie de características exclusivas, pueden mantener una problemática similar, y verse afectadas por los mismos condicionantes y limitaciones puestos de manifiesto en este estudio.

La primera pregunta que nos planteamos ***¿por qué encontramos alimoche en los archipiélagos mediterráneos y macaronésicos?*** nos ha permitido comprobar cómo actualmente, y después de miles de años de humanización, los patrones de riqueza de especies siguen siendo explicados mediante los principios básicos de la teoría de la biogeografía insular. Como ya se explicó anteriormente, la colonización de una isla no es un proceso azaroso, o al menos, no totalmente, y su éxito dependerá en gran medida de las características inherentes a las especies. Particularmente, aquellas especies con flexibilidad en sus comportamientos dispersivos y migratorios presentan una mayor probabilidad de realizar una colonización exitosa, mientras que otras características ligadas a las particularidades morfométricas no fueron relevantes.

Lamentablemente, son muchos los ejemplos que ilustran lo que parece ser un destino común a las poblaciones de vertebrados que lograron colonizar islas. Fruto de miles de años de evolución en ausencia de las presiones ejercidas por las actividades humanas, estas poblaciones adquirieron una serie de características únicas, que las hacen especialmente vulnerables y proclives a la desaparición. Nuestra siguiente gran pregunta a responder fue ***¿qué factores determinan el declive y la alta probabilidad de extinción de estas poblaciones insulares?*** El caso del guirre en Canarias nos ha servido para explorar en profundidad los procesos que subyacen al hundimiento de estas poblaciones. Además de las limitaciones inherentes al pequeño tamaño poblacional y al aislamiento, la población de guirre actual está claramente amenazada de desaparición por los efectos más toscos de la humanización. Sin embargo, existen otros muchos efectos más sutiles, también asociados inevitablemente al hombre y sus actividades, que suponen una barrera más para el mantenimiento de esta población.

No es una novedad que la caza, y sus residuos, suponen una amenaza para la fauna. Sin embargo, en el caso de la población de guirre, hemos puesto de manifiesto alguno de los muchos efectos "silenciosos" que, a largo plazo, pueden desempeñar un importante papel en la salud de esta población. La relación encontrada entre este contaminante y las propiedades estructurales del hueso supone un importante hallazgo, sobre el que seguimos investigando. La línea continúa, además de profundizar en las posibles alteraciones óseas y sus consecuencias a medio y largo plazo, en determinar el efecto de una exposición crónica al plomo, como la que presenta la población de guirre, sobre las propiedades de las cáscaras de huevo, y por tanto, el efecto sobre el éxito reproductor.

Un aspecto novedoso de este estudio ha sido la constatación de que la insularidad aumenta el riesgo de infección por patógenos, especialmente aquellos llegados recientemente de la mano de las actividades humanas. Hasta ahora no se había investigado el papel que los microorganismos patogénicos pueden desempeñar en el bajo éxito reproductor que caracteriza a las poblaciones insulares. En nuestro estudio hemos puesto de manifiesto que, en la actualidad, diversos patógenos suponen un importante desafío para la población de guirre, y son responsables de una fracción nada despreciable de la mortalidad, especialmente de los individuos en desarrollo. Sin duda, este hallazgo requiere una mayor profundización para determinar, en la medida de lo posible, las razones últimas de la mayor susceptibilidad encontrada, y las implicaciones que esto tiene sobre la conservación de esta población insular. En este sentido, quedan aún muchas preguntas por resolver, y en particular, los posibles factores que pueden estar interfiriendo o interactuando con el sistema inmune de los guirres, como, por ejemplo, el deterioro genético o los contaminantes ambientales. En cualquier caso, los resultados obtenidos acerca de la susceptibilidad de la población insular frente a los contaminantes y los patógenos deben ponernos sobre aviso respecto a futuras estrategias de manejo que se lleven a cabo con esta u otra población en condiciones similares.

Esto enlaza directamente con la siguiente gran pregunta que nos planteamos ***¿cuáles son las particularidades de la conservación de taxones insulares?*** Las características asociadas a la insularidad determinan que las estrategias de conservación difieran en gran medida de las adoptadas en las poblaciones continentales. Las relaciones ecológicas que se establecen entre las comunidades insulares han de ser necesariamente particulares. Así, los gremios pasan a ser constituidos por grupos de especies con adaptaciones locales que pueden llegar a ser muy diferentes a las encontradas en las masas continentales. La competencia entre las especies que forman el gremio de carroñeros en Fuerteventura se produce a través de un solapamiento en el uso de recursos tróficos y lugares de nidificación. En el momento actual, la competencia interespecífica da lugar a un empaquetamiento de las tres especies en sus lugares de nidificación. Pese a dicho solapamiento y a las interacciones y agresiones que se producen entre los individuos, el comportamiento defensivo de los guirres es lo suficientemente eficaz como para que no se detecten efectos negativos sobre el éxito reproductor de la población. Esta competencia por los recursos, sin embargo, puede dar lugar a desenlaces muy

distintos en función de otros factores externos ligados a la intervención humana, que puedan favorecer distintas tendencias poblacionales y un aún mayor solapamiento entre estas especies.

A modo de síntesis de todo lo anterior, cabe detenerse en una reflexión sobre las estrechas relaciones que se establecen entre las especies (nativas y exóticas) que coexisten en ambientes insulares, y cómo las actividades humanas, especialmente las estrategias de conservación, pueden incidir de manera decisiva en el funcionamiento del ecosistema. En el caso de la isla de Fuerteventura, desde el comienzo de la colonización humana, hace 2,500 años, se han introducido distintas especies de herbívoros domésticos, principalmente cabras y conejos. Estos herbívoros, además de modificar de forma dramática el paisaje de la isla, han provocado profundos cambios en las comunidades de flora insular y suponen actualmente la principal amenaza para muchos taxones endémicos. Por otra parte, estos herbívoros introducidos mantienen en la actualidad a las poblaciones de carroñeros endémicos, también amenazados. El conflicto que se desprende inmediatamente ante esta situación, se complica aún más si tenemos en cuenta otros factores de tipo económico o social.

Se invierten enormes sumas de dinero a nivel global para tratar de conservar las especies de fauna y flora endémicas en sistemas insulares, que en la mayoría de las ocasiones, no redundan en los objetivos esperados. El fracaso de estas actuaciones muchas veces viene determinado por la carencia de estudios minuciosos que evalúen los factores ecológicos y aquellos relacionados con las actividades humanas, que puedan estar limitando a cada población a nivel local, y acerca de las relaciones ecológicas que se establecen en las comunidades insulares. Por tanto, es necesario contemplar la conservación de la biota insular sobre la base de abundante información de calidad y desde el punto de vista del conjunto del ecosistema.

CONCLUSIONES

1. Las Predicciones básicas de la teoría de biogeografía insular son válidas para explicar los patrones de riqueza de especies de aves rapaces en los archipiélagos de Macaronesia y el Mediterráneo, pese a miles de años de continuo e intenso proceso de humanización. Así, la riqueza de las aves de presa depende del área de la isla y de la distancia a las poblaciones fuente continentales.
2. Las características inherentes de las especies, y en especial, la flexibilidad en los patrones de dispersión y migración, son cruciales para determinar una colonización exitosa (a la hora de explicar la llegada y la permanencia en sistemas insulares). La probabilidad de extinción es mayor en islas con altas densidades de población y para especies que explotan recursos proporcionados por actividades humanas.
3. La probabilidad de persistencia de la población de guirre en Fuerteventura es muy dependiente de las variaciones en la tasa de mortalidad, especialmente de la fracción adulta de la población. A corto plazo, pequeños incrementos en esta tasa de mortalidad pueden conducir a la desaparición de la población. A más largo plazo, la estocasticidad demográfica, genética o ambiental, puede desempeñar un importante papel.
4. En relación a la mortalidad de la población de guirre, las actividades humanas tienen una importancia crucial. De forma directa, la mortalidad no natural asociada a accidentes en líneas eléctricas y venenos son causantes de la mayoría de las muertes en la actualidad. De forma indirecta, determinadas actividades humanas conllevan un riesgo considerable para la persistencia de esta población.
5. La población de guirre presenta una exposición crónica al plomo, mayor que la que experimenta la población continental, fundamentalmente debida a la ingestión de perdigones embebidos en presas de caza no cobradas. Se encontraron distintos efectos subletales asociados a la intoxicación por este contaminante, principalmente anemia y pérdida de mineralización ósea, con grandes implicaciones en la conservación de la población.
6. La población insular mostró una mayor susceptibilidad ante patógenos. Por una lado, se encontró una mayor prevalencia, en comparación con la población continental, y por otro lado, estos individuos presentaron una menor capacidad de respuesta ante la infección. Se detectó una alta mortalidad de pollos volantes y huevos asociada a patógenos, que puede tener grandes implicaciones sobre la dinámica de la población de guirre.

7. El gremio de aves carroñeras de Fuerteventura está formado por tres especies que comparten recursos tróficos y lugares de nidificación. Aunque la competencia por estos lugares determinó un mayor grado de empaquetamiento, la coexistencia actual del gremio y las interacciones interespecíficas no tuvieron efectos negativos sobre el éxito reproductor de los guirres. Sin embargo, si las alteraciones humanas continúan en aumento, pueden favorecer un mayor solapamiento de estas especies y, en última instancia, la exclusión competitiva de la más amenazada, en este caso, el guirre.

8. Tras las transformaciones inducidas por las actuaciones humanas, se establecen una serie de estrechas relaciones entre taxones nativos e introducidos en la isla, de manera que ciertas especies, no necesariamente nativas, pueden llegar a desempeñar un papel clave en el ecosistema. Los herbívoros introducidos en Fuerteventura, pese a ser la principal amenaza de la flora endémica, actualmente son una pieza clave para el mantenimiento del gremio de carroñeros.

9. Los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral demuestran que algunas adaptaciones derivadas de la insularidad como el sedentarismo y el aislamiento frente a agentes patógenos pueden potenciar la probabilidad, ya de por sí alta, de extinción de estas poblaciones cuando la presión humana se incrementa. La conservación de este taxón y de otros integrantes de los mismos gremios y redes tróficas debe abordarse desde una perspectiva de ecosistema que incluya, igualmente, la percepción y las contribuciones de las poblaciones humanas locales.

AGRADECIMIENTOS

Dado que este apartado suele ser el más leído, y generalmente el único, de una tesis, procuraré no olvidarme de dar las gracias más sinceras a nadie que realmente las merezca, y afortunadamente para mí, sois muchos. De entre todos, hay dos personas a las que tengo mucho, muchísimo que agradecer, porque han supuesto los pilares más importantes en el transcurso de esta larga aventura llena de alegrías y sinsabores, y sin las cuales, esta tesis nunca hubiera sido posible. Uno es sin duda José Antonio Donázar, mi director y amigo, que siempre estuvo ahí, aportando mucho más de lo que su compromiso requería, y del que tantas cosas he aprendido, no sólo de ciencia. La otra persona, para la que no conozco adjetivos que puedan hacerle justicia, es Daniel, mi compañero. Con él compartí desde el primer día este proyecto, y siempre estuvo a mi lado, apoyándome, ayudándome y soportándome como nadie, desde el principio hasta el final.

Como para los demás sería incapaz de establecer un orden de preferencia, optaré por el socorrido orden cronológico. Primero fueron las aventuras en la isla del viento. Fuerteventura, y los majoreros, pese a ser una "goda jedionda", me acogieron con un cariño difícil de olvidar. Muchas personas ajenas por completo a esta tesis, me brindaron su ayuda, su sabiduría y su grata compañía. Largas jornadas de campo, madrugones, horas de espera en un reto constante entre la paciencia de los guirres y la nuestra, caminatas y escaladas, e incontables sesiones de radioseguimiento... Sólo retengo intensos y buenos recuerdos de aquel entonces, y aquí debo pararme a repartir muchos agradecimientos, a toda la gente extraordinaria que estuvo ahí desinteresadamente, brindándome su entusiasmo y su amistad, y a las que no sabría cómo agradecer toda la ayuda que recibí. Un guiño muy especial para Juanjo, que puso a mi disposición su maestría en la escalada, para poder llegar a los nidos más inaccesibles (menos el de Tindaya!), y a quien le debo, entre otras muchas cosas, el haber conseguido todas esas muestras. Ángel, que la verdad, y a juzgar por lo que disfrutaba, casi me tendría que dar las gracias él a mí, me acompañó y ayudó siempre, mientras buscábamos nidos (y donde más de una vez nos la jugamos) y marcábamos pollos. Ana, amiga a quien agradezco su buena compañía y ayuda al principio, y tantísimo esfuerzo dedicado después para continuar, como nadie, recogiendo datos. Pocas personas pueden comprender mejor que ella la batalla "contra los elementos" que supone trabajar con esta especie en Fuerteventura. Stefano (maravilloso!), siempre dispuesto a echar una mano en las tareas más surrealistas y quien nos deleitó tantas veces con los placeres gastronómicos venecianos (siempre nos quedará Alegranza). Matthias, eficiente como pocos y siempre de buen humor, cuántas risas compartimos mientras contábamos una a una las infinitas cabras de la isla. Mariana, con quien tan buenos ratos pasé, también dedicó largas jornadas en "el zulo" a tomar valiosísimos datos. Jesús Palmero, ichiquito fotógrafoi entusiasta y perfeccionista, con quien intercambié tantas experiencias y hides, me

cedió con gran cariño algunas de sus fantásticas fotos (brindo por esa portada del J. Biogeography).

Pero como en cualquier gran aventura, siempre hay algún pequeño tropiezo. Probablemente el único mal sabor de boca de este periodo se lo debo a una persona. Sólo lo mencionaré porque fue alguien verdaderamente importante para mí en la isla en los primeros y difíciles comienzos, y realizó parte del trabajo. De él aprendí, precisamente por echarlo tanto de menos, la importancia del trabajo en equipo, y la gentileza de los mayoreros que tantas veces me recogieron haciendo "auto stop". Como suele decirse, al César lo que es del César, quien recibe mis más profundos desagradecimientos. Mi diplomacia sólo me permite decir que este trabajo ha salido adelante a pesar de él.

Por la isla también pasaron grandes personalidades del gremio como Olga Ceballos, currante ejemplar pero, sobre todo, buena persona, Fernando Hiraldo, con quien tuve la gran suerte de conocer la cara más primaria y cercana de un verdadero sabio (ataviado con pañuelo de cuatro picos y desafiando al pudor en pleno Puerto del Rosario) que me brindó fantásticos consejos en materia de ciencia y de la vida misma, José Ramón Benítez, boñiguero de guante blanco, a quien también le debo muchas de las muestras, y Manuel de la Riva, auténtico maestro y amigo, con quien siempre estaré en deuda (la de las gaviotas te la pagaré). Sin la destreza, técnica, paciencia y buen humor de Manuel en el campo y delante del ordenador, no habría sido posible conseguir marcar a la casi totalidad de los gurrres, ni conocer su selección del hábitat, entre otras muchas cosas, pero sin duda, La Oliva no hubiera sido lo mismo.

Luego llegó la etapa en Sevilla, donde tuve la fortuna de compartir "la vida" en la EBD con gente francamente extraordinaria, aunque algo precaria, siempre dispuesta a echar una mano y unas risas. Muchas son las personas que me han ayudado desde el primer día a las tareas más diversas y con las que todo parecía más fácil, o al menos, más divertido. Para mí ha sido un verdadero placer haber podido conocer a gente tan valiosa en lo profesional y en lo humano. Podéis daros todos por aludidos. Quiero agradecer especialmente la valiosa ayuda de Enrique Collado, que además de solucionar los continuos desastres informáticos, desarrolló pacientemente los modelos de asociación interespecífica. Agradecer también a la banda maño-argentina de Pepe, David y Martina, por su derroche de alegría, generosidad y colesterol, y por la infinidad de dudas que me resolvieron y el tiempo que me dedicaron. Pero no puedo por menos que hacer un guiño especial para algunos que fueron y son, más que compañeros (que también), amigos, y con quienes mi estancia en Sevilla se ha llenado de buenos recuerdos. Jordi, sin duda, el más santo entre los varones, quien soportó estoicamente y solucionó siempre mis continuas dudas estadísticas y existenciales, y que, en infinidad de ocasiones, aportó interesantes comentarios a los manuscritos, regalándome tantas veces su valiosísimo tiempo. Y cómo no, agradecer su empeño en sacar adelante, contra viento y marea, los cursos de los que tantas personas nos beneficiamos. El maestro más afín que se puede tener, aunque no se si debería agradecerte el haberme inculcado el amor por la cerveza. Manu, compañero de fatigas, también dejó su granito de arena en Fuerteventura. Hemos compartido algunos de los trabajos


de esta tesis, intercambiando datos y pareceres, gracias a lo cual, se han podido llevar a cabo aproximaciones comparativas de gran interés, y espero que podamos realizar muchas más en el futuro, así pues, gracias Manu e Isa, por vuestro intenso trabajo y tantos buenos ratos. Guillermo aportó, además de buenas dosis de alegría, grandes consejos sobre el mundo de los microorganismos, y Bea, con quien tantos sudores compartí, y que además gentilmente realizó algunos de los sexados de los alimoches cuando todo parecía perdido. Grego, mi compañero nutricional, curioso, inquieto e hipoglucémico, que llenó de color y magdalenas mi solitario despacho (ya podías haber llegado antes!). No quisiera dejar de dar las gracias a las secretarías, especialmente a las Cármenes Moro y Quintero, que siempre me brindaron su ayuda de la forma más amable y eficaz. Y cómo no, Lola y Alfonso, que siempre con buen humor, sufrieron conmigo la heroica tarea del envío de muestras desde y hacia Canarias, pero especialmente a Lola, por esos buenos y gratificantes ratos de charla.

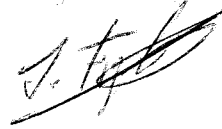

Algunos de los trabajos incluidos en esta tesis se han realizado junto con otras personas, que han aportado sus conocimientos y herramientas para resolver muchas de las preguntas planteadas. Entre estos, Javier Juste y Manuela Forero contribuyeron a desentramar los patrones de riqueza, presencia y extinción de rapaces en islas. Fermín Ojalora diseñó el modelo de etiquetado del guirre, entre viaje y viaje al espacio. Alejandro Rodríguez y Pedro Álvarez pusieron a punto sus técnicas para destapar las relaciones entre los contaminantes y los huesos. Rafa Mateo realizó buena parte de los análisis de plomo y resolvió muchas de las dudas planteadas. Guillermo Blanco y Jesús Lemus nos descubrieron el mundo de los hisopos y los patógenos. Stephan Scholz aportó sus vastos conocimientos sobre la flora canaria.

Y ya en casa, estuve siempre arropada por los amigos, que padecieron el intenso proceso final de esta tesis colaborando en lo que hiciera falta, por raro que pareciera. Raquel, que siempre ha compartido mi historia desde muy cerca, me ayudó infinitamente, y entre otras cosas, a componer la bibliografía. Pepo y Sonsoles, con quien tan buenos ratos y buenos vinos compartí, y que siempre estuvieron ahí, dando su calor y su todo (incluida la casa), y quienes me ayudaron tremendamente a relativizar las cosas y a valorar lo realmente importante. Rubén y Pepa que, junto con Enrique, me brindaron sus conocimientos veterinarios. Ani, que aún sin tiempo y a contrareloj, se leyó toda la tesis (entera) y a quien debo la sabia corrección de mis muchos despistes y gazapos. Y Bienvenido, que me brindó su maestría, paciencia y buen gusto con la maquetación y el diseño de la portada. Y para terminar, aunque de forma algo incoherente con el pretendido orden cronológico, quisiera dar las gracias a Antonio, quien se ocupó de dar el empujón definitivo para el comienzo de esta historia.

Desde 2001, disfruté de una beca predoctoral de la Junta de Andalucía. Además, esta investigación ha sido financiada en distintos momentos por la Consejería de Medio Ambiente del Cabildo Insular de Fuerteventura, la Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, y los proyectos REN 2000-1556 GLO y CGL2004-00270.

LAURA GARCOSO DE LA COLINA
INSULARIDAD > CONSERVACION:
el caso de alimoche en Canarias
NEOTIOM PEROMYIUM
CON LAUDA UNIFORMIDAD
72 Julio 2006


El Presidente
M. M. M. M. M.



UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600672154

