



# ¿DISPERSIÓN O FILOPATRIA? ANÁLISIS DE SUS CAUSAS Y CONSECUENCIAS EN LA POBLACIÓN DE MILANOS NEGROS DE DOÑANA

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología  
 por Manuela González Forero

## Directores

Dr. José Antonio Donázar Sancho  
 Colaborador Científico  
 Estación Biológica de Doñana (CSIC)

Dr. Fernando Hiraldo Cano  
 Profesor de Investigación  
 Estación Biológica de Doñana (CSIC)

## Tutor

Dra. Rocío Fernández Alés  
 Profesor titular  
 Departamento de Biología vegetal y Ecología  
 Facultad de Biología  
 Universidad de Sevilla

Fdo. : Dr. José Antonio Donázar Sancho

Fdo. : Dr. Fernando Hiraldo Cano

Fdo. : Dra. Rocío Fernández Alés

Fdo. : Manuela González Forero

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
SECRETARÍA GENERAL

Queda inscrita esta Tesis Doctoral  
al folio 38 número 72 del libro  
correspondiente al 23 SET. 1998

Sevilla,

El Jefe del Negociado de Teles,

*Almudena*

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Dpto. Biología Vegetal y Ecología  
Fac. Biología

25-09-98

14-10-98

25 de Septiembre de 1998

EL DIRECTOR DE

*[Signature]*

TD-1...  
208



UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
FACULTAD DE BIOLOGIA  
BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para que mi Tesis Doctoral d' Dispersion e filopatria?  
Análisis de sus causas y consecuencias en la  
población de milanos negros de Doñana  
sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

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

\* Me gustaría que se me comunicue en caso de que alguien reproduzca la Tesis.

Firmado:

Sevilla, a 3 de abril de 1999.



*La Fresneda, abril 1996*



# CONTENIDOS

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	I
<b>ESTRUCTURA DE LA TESIS</b> .....	V
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
Introducción general al problema de los procesos dispersivos.....	1
Especie y población estudiada.....	6
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	9
Doñana y su entorno.....	10
Situación geográfica.....	10
Climatología.....	10
Biotopos y vegetación.....	12
Grado de protección.....	13
Otras áreas prospectadas.....	14
<b>MÉTODOS GENERALES</b> .....	19
Captura y marcaje de individuos.....	20
Control de individuos marcados.....	21
Registro de parámetros reproductores.....	24
Sexado por comportamiento copulatorio y técnicas moleculares.....	26
Recopilación de anillamientos y recuperaciones de individuos marcados con metal dentro y fuera de Doñana.....	27
Delimitación y calidad de los territorios.....	28
Localización de los territorios y medida de distancias.....	31
Almacenamiento de los datos y tratamiento estadístico.....	31

# **SUPERVIVENCIA JUVENIL Y ADULTA: FACTORES QUE LA**

<b>CONDICIONAN.....</b>	<b>34</b>
Introducción.....	35
Material y métodos.....	38
Estimación de las tasas de supervivencia .....	38
Factores que condicionan la supervivencia juvenil.....	43
Factores que condicionan la supervivencia adulta.....	46
Procedimiento estadístico seguido en el cálculo de los factores que condicionan la supervivencia juvenil y adulta.....	46
Resultados.....	47
Reavistamientos.....	47
Estimación de la supervivencia juvenil.....	50
Estimación de la supervivencia adulta.....	51
Factores que condicionan la supervivencia juvenil.....	52
Factores que condicionan la supervivencia adulta.....	53
Discusión.....	57
Bondad de las estimas.....	57
Tasas de supervivencia y factores que las determinan.....	57
Supervivencia y procesos dispersivos.....	62
<b>DISPERSIÓN NATAL.....</b>	<b>64</b>
Introducción.....	65
Material y métodos.....	69
Factores que determinan las distancias de dispersión natal.....	69
Cálculo de la condición física de individuos adultos.....	69
Cálculo de las probabilidades de emparejamientos entre familiares.....	70
Cálculo de la eficacia reproductiva a lo largo de la vida.....	74
Localización de los territorios y medida de las distancias.....	76
Tratamiento estadístico.....	76

<b>Resultados.....</b>	<b>77</b>
Localización de dispersantes lejanos.....	77
Patrón de dispersión natal: efectos del sexo y la edad.....	78
Efecto de las características individuales, condiciones en el territorio de nacimiento, calidad del territorio y características del área natal.....	79
Base genética de la dispersión natal y evitación de emparejamientos entre familiares.....	82
Consecuencias de la dispersión natal.....	84
<b>Discusión.....</b>	<b>92</b>
Patrones de dispersión natal.....	92
Factores determinantes de la variabilidad individual en las distancias de dispersión natal.....	92
Consecuencias de la dispersión natal.....	97
<b>DISPERSIÓN REPRODUCTIVA.....</b>	<b>100</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>101</b>
<b>Material y métodos.....</b>	<b>104</b>
Justificación de la metodología empleada y limitación del área de estudio.....	104
Cálculo de las distancias de dispersión.....	104
Tratamiento estadístico.....	104
<b>Resultados.....</b>	<b>108</b>
Variaciones individuales en la frecuencia de cambio y distancias de dispersión reproductiva.....	108
Factores que afectan al cambio de territorio.....	108
Factores que determinan las distancias de dispersión reproductiva.....	114
Consecuencias de la dispersión reproductiva.....	115
<b>Discusión.....</b>	<b>121</b>
Abandono del territorio y distancia de dispersión: dos decisiones	

independientes.....	121
Factores que determinan el cambio de territorio.....	123
Factores que determinan la distancia de dispersión reproductiva.....	125
Consecuencias de la dispersión reproductiva.....	127
<b>SÍNTESIS.....</b>	<b>128</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>139</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>143</b>

# LISTA DE TABLAS

1. Variables indicadoras de calidad de territorios de reproducción.....	30
2. Resultados del PCA con las variables de calidad de territorios.....	30
3. Matriz de supervivencia juvenil.....	42
4. Matriz de supervivencia adulta.....	42
5. Variables analizadas para analizar los factores que determinan la supervivencia juvenil y las distancias de dispersión natal.....	48
6. Variables utilizadas para estudiar las causas que determinan la supervivencia adulta...	50
7. Modelos del SURGE de supervivencia juvenil y adulta.....	51
8. Resultados del modelo GLM para la probabilidad de supervivencia juvenil.....	54
9. Resultados del modelo GLM para la probabilidad de supervivencia adulta.....	55
10. Revisión de trabajos publicados sobre supervivencia en aves de presa.....	58
11. Resultados del modelo GLM para la variación en las distancias de dispersión natal..	81
12. Consecuencias de la dispersión natal sobre la primera reproducción, sobre la calidad de los territorios ocupados y características del área de instalación.....	86
13. Variables utilizadas en el análisis de las causas de la dispersión reproductiva.....	106
14. Factores que determinan el cambio de territorio.....	111
15. Resultados del modelo GLM para la frecuencia de cambio de territorio.....	116
16. Resultados del modelo GLM para la variación en las distancias de dispersión reproductiva.....	117
17. Consecuencias de la dispersión reproductiva.....	120



# LISTA DE FIGURAS

1. Área de estudio, Doñana y su entorno.....	11
2. Zonas prospectadas en la Península Ibérica y Marruecos.....	16
3. Número de individuos de milano negro marcados con metal y metal-PVC a lo largo del periodo de estudio.....	25
4. Número de lecturas de individuos marcados con anillas de PVC durante el periodo de estudio.....	25
5. Gráfica del modelo GLM de supervivencia juvenil.....	54
6. Representación del modelo GLM para la probabilidad de supervivencia adulta.....	56
7. Distancias de dispersión natal por sexos.....	79
8. Representación del modelo GLM para las distancias de dispersión natal.....	81
9. Relación entre las distancias de dispersión natal y la densidad local en el territorio de instalación durante la primera reproducción.....	87
10. Relación entre las distancias de dispersión natal y la eficacia reproductiva a lo largo de la vida.....	90
11. Relación entre la eficacia reproductiva a lo largo de la vida y la densidad local en el territorio de instalación durante la primera reproducción.....	91
12. Frecuencia de cambio de territorio por edad y sexo.....	109
13. Distancias de dispersión reproductiva según sexos.....	116
14. Representación gráfica del modelo GLM para las distancias de dispersión reproductiva.....	117

## AGRADECIMIENTOS

Creo que lo primero que debo mencionar en esta tesis es algo, que de hecho fue previo a la misma y a la vez ha hecho posible que se haya podido realizar este trabajo dentro de los plazos que se establecen para ello. Esto no hubiera sido posible sin contar con la labor acumulada durante muchos años de una larga lista de personas que no podría enumerar aquí, entre otras razones porque puede ser que a algunas ni siquiera las haya llegado a conocer. Sin embargo, con otras he tenido la suerte de convivir y compartir el trabajo que con tesón y dedicación llevan haciendo durante muchos años. Entre ellas Luis García que, como es costumbre habitual en él, siembra, motiva y acaba liándote de la forma más sutil que he conocido. Pese a su buena memoria, es tal el número de milanos que ha anillado y los nidos a los que ha subido, unas veces con más suerte que otras, que sería imposible que los recordara todos (aunque estoy segura que hay algunos pinos que nunca olvidará). A esta persona no sólo tengo que darle las gracias por ésto, sino que a nivel personal he compartido con él muy buenos ratos discutiendo sobre ciencia, más bien de "su ciencia", que es particular, pero no deja de ser por ello más que interesante. En todo momento conté y cuento con su apoyo; quizás sea él, sin quererlo, el responsable de que fuera yo y no otra persona quien realizara este trabajo.

Otros que trabajaron antes que yo, y dejaron sobre el papel bastantes conocimientos sobre la especie que han hecho más fácil mi labor fueron: J. Bustamante, F.Hiraldó, J.P.Veiga, J.Viñuela, M.Mañez. Otra persona, que es conocida como el milanero por excelencia es Francisco Gabriel Vilches, bien conocido por todos como "El Vilches"; a él no le puedo clasificar dentro de ese grupo de gente que he mencionado antes, y que considero que trabajaron con esta especie antes que yo, aunque algunos sigan en este momento, porque F.G.Vilches estaba antes, durante y estoy segura de que estará después, supongo que aún le queda lo suyo recorriendo esos caminos de arenas y encharcamientos que algunas veces tantos quebraderos de cabeza y de bolsillo nos causaron. A Vilches le tengo que agradecer que haya trabajado como si de su Tesis

## II

se tratara, por su paciencia conmigo y con los que vinieron antes y después enseñándonos la técnica del milaneo: como es la mejor forma de leer esas dichosas anillas de PVC que tanto se resisten algunas veces, donde está el nido de fulano de tal y del otro... etc, e innumerables pequeñas cosas que, aunque pequeñas, facilitan enormemente el trabajo de campo.

También Rafael Laffite, Héctor Garrido y Miguel Ángel Pineda hicieron una labor impagable con la captura de adultos con cepos y redes de cohetes. No puede faltar aquí, esa larga lista de personas que de una forma u otra vino a colaborar con nosotros en el campo, y que en todo momento estuvo dispuesta a hacer aquello que fuera necesario y con las que compartimos muy buenos ratos y cervezas. Probablemente a Dougi y Norina Lawson no se les olvide nunca el sonido del milano al copular, y por supuesto tampoco la casa "Lada" y los coches que fabrica; Roberto Díez no olvidará nunca a Vilches, a Rosa y la forma de pinchar al pollo de milano para que la vena no se colapse, creo que también mantendrá en su memoria las largas horas de relax o desesperación dentro del "hide" bajo el cálido sol sureño de las tardes de verano. Daniel González, Begoña Corripio, Gema García, Antonio Sánchez y una larga lista de ayudantes dedicaron también más que algunas horas a los dichosos milanos. No podía olvidarme de toda esa gente que cuando tuvimos que salir a buscar milanos marismeños más allá de los límites de Doñana nos ofrecieron toda clase de facilidades e información: J. Franchimon (Marruecos), J. Araujo (Portugal), J. Jiménez (Ciudad Real), D. Campión, O. Ceballos (Navarra), J.L. Tella (Zaragoza), G. Blanco (Madrid), J.C. Núñez (Cáceres).

No menos importante fue la ayuda e información ofrecida por el personal de I.C.O.N.A. en el Parque Nacional de Doñana. Este organismo nos suministró información sobre anillamiento de milanos desde el año 1965, especialmente M. Máñez se ofreció a colaborar en todo momento.

El personal de la Reserva Biológica de Doñana merecería un lugar de honor en esta Tesis. Unos en el aspecto científico y otros en el cotidiano siempre estuvieron ahí, para solucionar cualquier problema, desde suministrar coches cuando nos quedábamos sin ellos, que no fue poco frecuente, sacarnos de los tremendos atascos en el barro o en la arena, e incluso ofrecerte un buen

plato de cocido andaluz después de una dura jornada de trabajo. Especialmente Juan Calderón me mostró su ayuda, confianza y apoyo desde mis primeras andanzas por el Parque Nacional buscando las desconocidas “zumayas”.

Y como no mencionar aquí a Julio Blas y todo su equipo de trabajo y amigos. Hasta que ellos llegaron, el capturar milanos negros con la red de cañón se conocía como algo totalmente impredecible, después fue como comer y cantar, incluso en algunos momentos me hicieron sentir mal, y preguntarme, ¿qué hacen que yo no hiciera? ; yo sigo pensando que es algo imprevisible, eso me consuela.

En el trabajo de mesa, he contado especialmente con la ayuda de J.L. Tella y Gema García. Enrique Collado estuvo siempre que le pude pillar dispuesto a hacer cualquier peripecia informática que pocas veces pude entender. Juan José Negro y José Antonio Godoy desarrollaron las técnicas moleculares adecuadas para sexar a los individuos, liberándonos así de los largos sufrimientos delante de los nidos esperando a que aumentara la dosis de sexualidad de los milanos y se decidieran a copular. Gabriel de la Riva y José Antonio Donázar dieron una pincelada artística a esta Tesis con sus originales dibujos.

José Antonio Donázar y Fernando Hiraldo, directores de esta tesis, fueron en todo momento algo más que eso. A Fernando le debo agradecer la confianza que depositó en mí desde los inicios de este trabajo, su apoyo moral, su capacidad de levantarme los ánimos en los malos momentos, que no fueron pocos, y en general su amistad y sus brillantes ideas. José Antonio Donázar, aparte de un gran amigo, con la tozudez que caracteriza a todo buen navarro se empeñó siempre en ayudar en lo que fuera necesario, sin escatimar tiempo ni paciencia; y aunque en algunos momentos las discusiones científicas y no científicas con él me hicieron pasar algún que otro mal rato, gracias a ellas aprendí multitud de cosas, entre otras, la más importante, a pensar un poco mejor; y en todo caso, los buenos ratos superaron con creces a los malos.

Esta tesis estuvo financiada por los proyectos PB93-004 y PB96-0834 del CSIC-CICYT y por la beca predoctoral que me proporcionó la Estación Biológica de Doñana.

## IV

La versión preliminar de esta Tesis se ha visto enormemente mejorado por los comentarios y correcciones de J.L. Tella, J.J. Negro, J. Potti, M. Ferrer, J. Bustamante y A. Green.

La dedicatoria de esta tesis va dirigida a todos los mencionados en estos agradecimientos, resaltando a Luis García, Francisco Gabriel Vilches, Juan Calderón, y de forma muy especial a José Luis Tella.



## ESTRUCTURA DE LA TESIS

Los procesos de dispersión en una población de vertebrados se pueden comprender mejor cuando se conocen aspectos de la biología y ecología de la especie estudiada. Con anterioridad a esta Tesis se han realizado y publicado numerosos trabajos sobre el milano negro en el área de Doñana (Bustamante e Hiraldo 1989, Bustamante e Hiraldo 1990, Bustamante e Hiraldo 1990a, Hiraldo et al. 1990, Jones y Máñez 1990, Veiga e Hiraldo 1990, Viñuela 1992, Viñuela y Bustamante 1992, Viñuela y Veiga 1992, Bustamante e Hiraldo 1993, Viñuela 1993, Bustamante 1994, Viñuela et al. 1994, Viñuela 1996, Viñuela 1997). Sin embargo, pese a los conocimientos acumulados algunos aspectos que resultan esenciales para abordar posteriormente el estudio de la dispersión, como son las tasas de supervivencia, productividad, calidad y distribución de los territorios, no habían sido tratados hasta ahora a escala poblacional. Por ello, en esta Tesis ha sido necesario estudiar estos aspectos de forma colateral.

Debido a que muchos de los interrogantes abordados han requerido las mismas metodologías de trabajo o un análisis similar de los datos, la Tesis se ha organizado de forma que en ella aparecen una serie de apartados comunes. En primer lugar se expone una Introducción General al tema tratado basándonos en la información hasta ahora publicada. También se hace una descripción detallada de la especie, el tamaño de la población estudiada y la distribución de los individuos en el área de estudio. Los apartados de Área de Estudio y Metodología General son también comunes a los siguientes capítulos. El apartado de Resultados se ha organizado en tres capítulos, redactados cada uno de ellos con estructura de artículo científico de cara a su posterior publicación. Cada capítulo consta de una Introducción y Material y Métodos concretos en los que se tratan ideas y procedimientos directamente relacionados o utilizados únicamente en el capítulo en cuestión, y de unos Resultados y Discusión particulares en los que se ha intentado en la medida de lo posible centrarse en los resultados específicos de cada capítulo. En estos tres capítulos no se han incluido apartados

## VI

de Bibliografía, debido a que en la mayoría de los casos, al ser temas íntimamente relacionados, la bibliografía consultada coincide y se recoge en un único apartado final.

En el apartado de Resultados, se expone en primer lugar todo lo referente a la supervivencia de los individuos y a los factores que la condicionan. El conocimiento de estos parámetros, como expondremos posteriormente con más detalle, es necesario para valorar adecuadamente los resultados obtenidos en la dispersión natal o reproductiva. En segundo lugar, se ha abordado la Dispersión Natal. Finalmente, se exponen los resultados sobre Dispersión Reproductiva. En cada caso los resultados se interpretan teniendo presente las conclusiones y conocimientos derivados de los capítulos anteriores.

Para finalizar esta Tesis, se presentan un apartado de Síntesis y otro de Conclusiones. En el primero se discute el contexto evolutivo en el que se enmarca el binomio filopatía/dispersión en el milano negro y de forma general se evalúa la importancia que puede tener en la estructuración y evolución de las poblaciones. En las Conclusiones se resumen los resultados más relevantes del trabajo.

# INTRODUCCIÓN

## Introducción general al problema de los procesos dispersivos

Los procesos de dispersión tienen lugar en organismos vivos de distinta filogenia (microorganismos, plantas, invertebrados y vertebrados) (Beltram 1967, Van Valen 1971, Harrison 1980, Taylor 1988, Johnson y Gaines 1990, Korona 1995) y tienen un papel fundamental en la persistencia y estructuración de las poblaciones. Sin embargo, más que en plantas, es en animales, principalmente vertebrados, donde realmente se puede enfocar este fenómeno bajo un prisma de decisiones individuales regidas por procesos variables de selección ante los que el individuo puede responder de forma diferenciada (dispersarse o no, a qué distancia hacerlo). El dispersarse o no es una decisión que el individuo puede tomar en repetidas ocasiones a lo largo de su vida. Inicialmente, entre la independización de los padres y la primera reproducción los individuos pueden llevar a cabo movimientos de prospección con intervalos de asentamiento temporal, los cuáles pueden abarcar áreas de tamaño variable; a este proceso se le conoce con el nombre de "Dispersión Juvenil" (ver entre otros Ferrer 1993a, Beier 1995, Desrochers y Hannon 1997). Este comportamiento puede prolongarse durante un periodo de tiempo variable dependiendo de las características de cada especie, durando varios años en aquéllas de larga vida que presentan reproducción retardada. Al finalizar esta etapa el individuo debe decidir dónde comenzar su actividad reproductora, asentándose a una distancia variable respecto al lugar de nacimiento; a este fenómeno se le conoce con el nombre de "Dispersión Natal" (Howard 1960). Estos dos procesos (Dispersión Juvenil y Natal) han sido frecuentemente confundidos en la literatura científica, habiéndose considerado en algunos casos como dispersión natal los movimientos que los individuos realizan durante el periodo transcurrido antes de su primera reproducción. En otros casos, la dispersión natal se ha calculado basándose en el primer control de los individuos tras su independización y abandono del territorio de nacimiento, sin tener conocimiento si el individuo

se estaba reproduciendo en ese lugar o no (ver p.e.g. Belthoff y Ritchson 1989, Dean 1998).

Posteriormente, tras su primera instalación en un área de reproducción, el individuo puede tomar la decisión de abandonar la zona instalándose en una nueva área o no, decisión que se repetirá varias veces a lo largo de su vida reproductora. A esto se le conoce con el nombre de "Dispersión Reproductiva" (Howard 1960). Estos dos procesos, tanto la Dispersión Natal como la Reproductiva, se califican como "Dispersión Efectiva", cuando resultan en la reproducción exitosa de los individuos. En este trabajo nos hemos limitado al estudio de las dispersiones natal y reproductiva sin aplicar esta clasificación.

Los procesos de dispersión, al implicar el movimiento de individuos dentro y entre poblaciones, pueden tener influencias importantes sobre aspectos de la ecología de éstas. Tal circunstancia ha sido reseñada repetidamente y de forma generalizada por la práctica totalidad de autores que han centrado sus investigaciones en la dispersión. Se considera que las dispersiones, fundamentalmente la natal y la reproductiva, que implican la integración de los individuos como reproductores en las poblaciones, pueden determinar cambios importantes en la estructura genética y demográfica de las mismas. Así, dependiendo de las tasas de dispersión en una población, el flujo de genes entre los individuos de ésta y otras poblaciones va a ser diferente, determinando el grado de variabilidad genética (Rockwell y Barrowclough 1987, William 1987). La dispersión va a tener también un papel importante en la determinación de los parámetros demográficos de la población (tasa de inmigración, supervivencia, estructura de edades, grado de saturación) (Lidecker 1975, Horn 1984).

A la importancia anteriormente señalada de los procesos de dispersión en el conocimiento de la estructura genética y demográfica de las poblaciones, se suma el papel que el conocimiento de los procesos dispersivos tiene a la hora de tomar decisiones de manejo y conservación de poblaciones de especies amenazadas (Meffe y Carroll 1994). Muchas poblaciones de vertebrados se encuentran en la actualidad fragmentadas debido a la disponibilidad discontinua de los recursos. Esta discontinuidad se ha visto progresivamente potenciada por la fuerte humanización del medio, que ha provocado que la fragmentación de

los hábitats naturales y el aislamiento poblacional que ésta supone se hayan convertido en uno de los problemas clave en la Biología de la Conservación de numerosas especies (Wilcove et al. 1986, Saunders et al. 1991, Meffe y Carroll 1994, Hannah et al. 1995, Tellería y Santos 1995, 1997). En esta situación los procesos dispersivos juegan un papel primordial a la hora de establecer la viabilidad de las poblaciones aisladas gracias a fenómenos de emigración/inmigración de individuos que mitigarían el riesgo de extinción por procesos estocásticos ambientales, demográficos y genéticos (Hass 1995, Blondel y Lebreton 1996, Paradis 1998). A su vez, y contemplándolo desde una óptica más amplia, las tasas de dispersión entre poblaciones de la misma especie determinarán la viabilidad de las metapoblaciones (Hansson 1991, McCullough 1996).

Independientemente de cuál sea la finalidad del conocimiento de los procesos dispersivos en una población, bien el estudio de la ecología de poblaciones o la conservación de las mismas, los aspectos a estudiar relacionados con la dispersión son similares: establecimiento de la magnitud a la que ocurre este fenómeno en la población y conocimiento de los factores que determinan la variabilidad individual en la toma de decisiones (dispersarse o no, cómo de lejos hacerlo, dónde instalarse). El número de trabajos que se han realizado sobre estos aspectos es considerable y se incrementa progresivamente conforme se conoce la trascendencia del proceso (ver los capítulos específicos de esta Tesis en lo referente a la bibliografía sobre este aspecto). Entre estos trabajos pueden encontrarse algunos de carácter puramente empírico, así como otros en los que se han ido proponiendo una serie de hipótesis que tratan de establecer un marco teórico en los que encuadrar los procesos dispersivos dentro de un escenario evolutivo.

En general, las hipótesis propuestas están encaminadas a explicar las variaciones individuales encontradas en las distancias de dispersión, integrando tanto aspectos ecológicos (recursos, demografía, dominancia...) genéticos (Wheelwright y Mauck 1998). Las hipótesis más extendidas son las relacionadas con la competencia (tanto por los recursos como por la pareja) y con la evitación de emparejamientos endogámicos (Greenwood 1980, Greenwood



y Harvey 1982, Moore y Ali 1984, Johnson y Gaines 1990, Pusey 1987, Pusey y Woolf 1996).

El primer grupo de hipótesis, basado en la competencia, predice diferentes tasas de dispersión entre machos y hembras de una misma especie en función del tiempo invertido por cada uno de ellos en la defensa del recurso o de la pareja, según el sistema de emparejamiento imperante. Se conoce que, de forma general, en la mayoría de las especies de mamíferos las distancias de dispersión mostrada por los machos son mayores que las de las hembras, mientras que en aves se da el fenómeno inverso. Estas diferencias se han atribuido al diferente sistema de emparejamiento en estos dos grupos de vertebrados. En los mamíferos predomina la poliginia, siendo la hembra el sexo que invierte más en la descendencia, teniendo para ellas la adquisición y mantenimiento del territorio un papel esencial en el éxito reproductor y mostrando por ello un mayor grado de filopatría. En la mayoría de las especies de aves, por el contrario, el sistema de emparejamiento predominante es la monogamia, donde los machos deben defender suficientes recursos (territorios, áreas de alimentación) para atraer a las hembras, adquiriendo la familiaridad con un área determinada un peso muy importante, con lo cual son los machos los que muestran un mayor grado de filopatría. De forma general, según esta hipótesis, las variaciones individuales (inter o intrasexuales) mostradas por los individuos de una población van a depender de factores próximos como pueden ser la densidad de conespecíficos, disponibilidad de recursos (territorios, alimento, parejas) y otras características concretas de la población. Estos factores van a provocar un grado de competencia particular para cada caso y un balance diferente entre los costes y beneficios que puede soportar cada individuo frente a los procesos dispersivos.

En muchas especies de vertebrados se ha demostrado que la evitación de emparejamientos endogámicos representa un papel principal en la dispersión (ver revisión en Pusey 1987). En otras especies se conoce que la frecuencia con que ocurren estos emparejamientos es baja (Moore y Ali 1984). Por otro lado, estos emparejamientos pueden llegar a ser beneficiosos al promover las adaptaciones locales (Shields 1982, Bateson 1983). La hipótesis de evitación de emparejamientos endogámicos predice una dispersión diferencial

según los sexos, que va a estar sesgada hacia machos o hembras dependiendo de los diferentes costes que supone para cada uno de ellos dispersarse más o menos.

Finalmente, dentro de las hipótesis relacionadas con los aspectos genéticos, encontramos aquellas que asumen que el carácter dispersivo de los individuos tiene un componente hereditario (ver revisiones en Howard 1960, Greenwood et al. 1979). Esta hipótesis predice que la varianza en las distancias de dispersión va a ser inferior entre familiares que entre el resto de los individuos de la población. Son muchas las críticas que han recibido aquellos trabajos cuyos resultados soportan esta hipótesis, centrándose en la dificultad que supone el poder separar cuál es realmente el componente genético y cuál es el componente ambiental que determina la similitud en las distancias de dispersión entre familiares (ver referencias en Capítulo de Dispersión Natal).

Los factores propuestos como motores de la dispersión en las hipótesis enunciadas anteriormente no son excluyentes, pudiendo estar actuando en mayor o menor medida según cada especie y población concreta (Dobson y Jones 1985). Generalmente, la determinación de cuál de estos factores está actuando en primer grado se hace difícil, más aún cuando muchas de las predicciones son compartidas.

A la dificultad anteriormente expuesta para discernir cuáles son los factores que están seleccionando un comportamiento dispersivo u otro en una población, hay que sumar las grandes limitaciones metodológicas que entrañan los estudios de dispersión. Hasta el momento, pese a la cantidad de literatura científica existente sobre dispersión, son pocos los estudios que hayan controlado los sesgos potenciales relacionados con estas limitaciones metodológicas. Estos sesgos se ligan frecuentemente a la estimación incorrecta de la distancia a la que se pueden mover los individuos, provocada por las limitaciones en la extensión del área de estudio (Baker et al. 1995, Crochet 1996, Koënik et al. 1996). Así, a menudo los dispersantes lejanos escapan al observador y, junto con ellos, la posibilidad de detectar factores que explican una alta proporción de la variabilidad intrapoblacional en las distancias de dispersión. El conocimiento de las tasas de supervivencia en la población estudiada pueden ayudar a

estimar cuál es la proporción de individuos que se están dispersando más allá de los límites del área de estudio y, por lo tanto, la magnitud del sesgo que se está cometiendo (ver Capítulo de Supervivencia).

En resumen, puede decirse que aún cuando las investigaciones sobre dispersión han experimentado un importante auge en las últimas décadas, los interrogantes originales acerca de los procesos que están modelando este comportamiento permanecen oscuros. Como en cualquier proceso evolutivo, el estudio debe enfocarse hacia la respuesta individual ante presiones selectivas de distinto signo.

La presente Tesis examina los procesos de dispersión natal y reproductora en la población de milanos negros del área de Doñana. Nuestro trabajo se centra en un seguimiento longitudinal de los individuos durante una serie larga de años a lo largo de una 100000 ha de terreno, lo cual ha permitido, además del conocimiento de la historia individual de cada ave marcada, el minimizar la pérdida de dispersantes lejanos y controlar las decisiones individuales en condiciones ambientales variables a nivel espacio-temporal. Nuestros objetivos, desarrollados en los correspondientes capítulos de la Tesis (ver Estructura de la Tesis) son: a) conocer las tasas de supervivencia anual preadulta y adulta como base imprescindible para la interpretación de la dispersión natal y reproductora; b) describir los procesos de dispersión natal, analizar qué factores los regulan y establecer los costos y beneficios de la dispersión; c) los mismos objetivos del apartado anterior considerando la dispersión reproductiva; d) realizar una síntesis general de los resultados obtenidos en la presente Tesis a la luz de los conocimientos actuales sobre evolución de los procesos dispersivos.

## **Especie y población estudiada**

El milano negro (*Milvus migrans*) pertenece al orden Falconiformes y la familia Accipitridae. Es una rapaz de tamaño medio (su peso oscila entre los 630-941 g., Cramp y Simmons 1980) y carácter migrador, que abandona las áreas de cría europeas después de la estación reproductora para pasar el invierno en las áreas subsaharianas, fundamentalmente en Africa

tropical occidental, (Thiollay 1977, Bernis 1980). En la Península Ibérica ocupa hábitats muy diversos, desde la montaña media atlántica hasta toda clase de hábitats mediterráneos e incluso estepas y pseudoestepas áridas. Se distribuye por casi la totalidad de la geografía alcanzando sus máximas densidades en áreas de los valles del Guadalquivir, Tajo, Duero y Ebro (Viñuela 1997a). En el área de estudio la especie está presente desde principios de marzo a finales de agosto. Nidifica en árboles, principalmente alcornoques, pinos y eucaliptos, ocupando preferentemente los situados en el borde de la zona de las marismas (Fig. 1). La puesta se inicia a finales de marzo o principios de abril, prolongándose durante unos 35 días, de forma que las primeras eclosiones coinciden con las últimas puestas. El papel de los sexos en el cuidado parental es asimétrico: los machos se encargan de suministrar alimento a las hembras y a los pollos durante los primeros estadios de la reproducción, mientras que la mayor parte de la incubación y cuidado de los pollos es llevada a cabo por la hembra (Cramp y Simmons 1980, autores inédito). Los pollos inician los primeros vuelos unas seis semanas después de la eclosión, independizándose de sus padres pasados unos 30 días (Bustamante e Hiraldo 1990a). Los individuos empiezan a abandonar el área de estudio entre mediados y finales de julio, produciéndose la partida hacia las zonas de invernada desde principios de agosto.

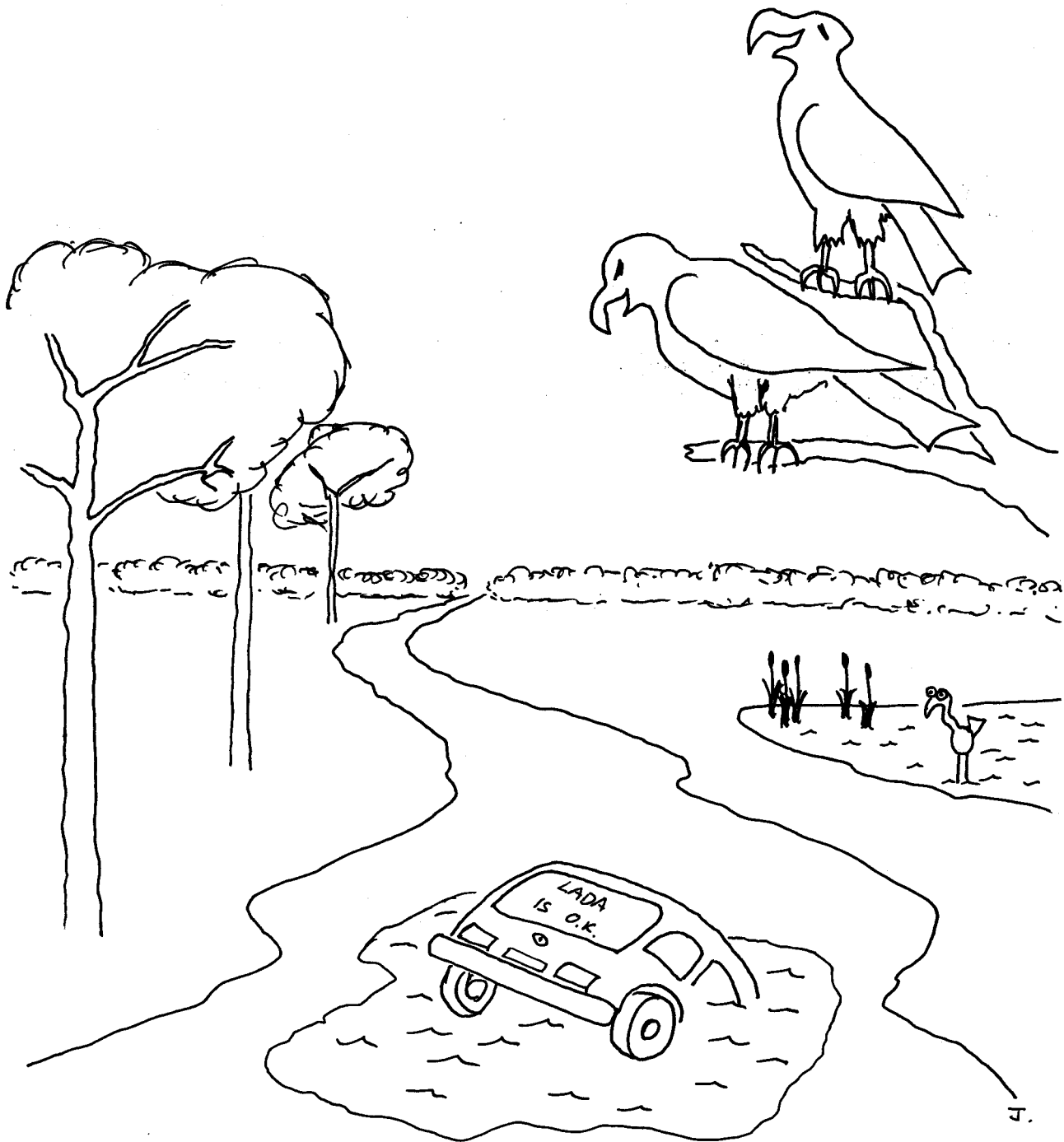
En cuanto a la alimentación, se trata de una especie depredadora, bastante generalista, con hábitos principalmente carroñeros, aunque pueden capturar presas vivas cuando éstas son lentas e inexpertas. En la población estudiada la alimentación depende en gran medida de las fluctuaciones en los niveles de agua de la marisma, de las zonas concretas de ubicación de los nidos, y del estatus reproductor de los individuos (Valverde 1960, 1967, Delibes 1975, Espina 1984, Veiga e Hiraldo 1990).

Durante el periodo de estudio la población reproductora se mantuvo más o menos estable, oscilando alrededor de unas 550 parejas. Las mayores concentraciones de reproductores aparecen en la zona de contacto monte-marismas, desde la desembocadura del Guadalquivir hasta el Pinar del Vicioso. La zona de más alta densidad es Matasgordas (Parque Nacional de Doñana) con hasta 8 territorios ocupados/km<sup>2</sup>. La población de individuos no

reproductores se concentra en dormideros que pueden ser estables (se mantienen durante toda la estación reproductora) o de corta duración (días), cuya formación depende en gran medida de la aparición de una fuente de alimento. Existen un total de 6 dormideros más o menos permanentes distribuidos por el área de estudio, en los cuáles se concentran unos 400-500 individuos.



# ÁREA DE ESTUDIO



# ÁREA DE ESTUDIO

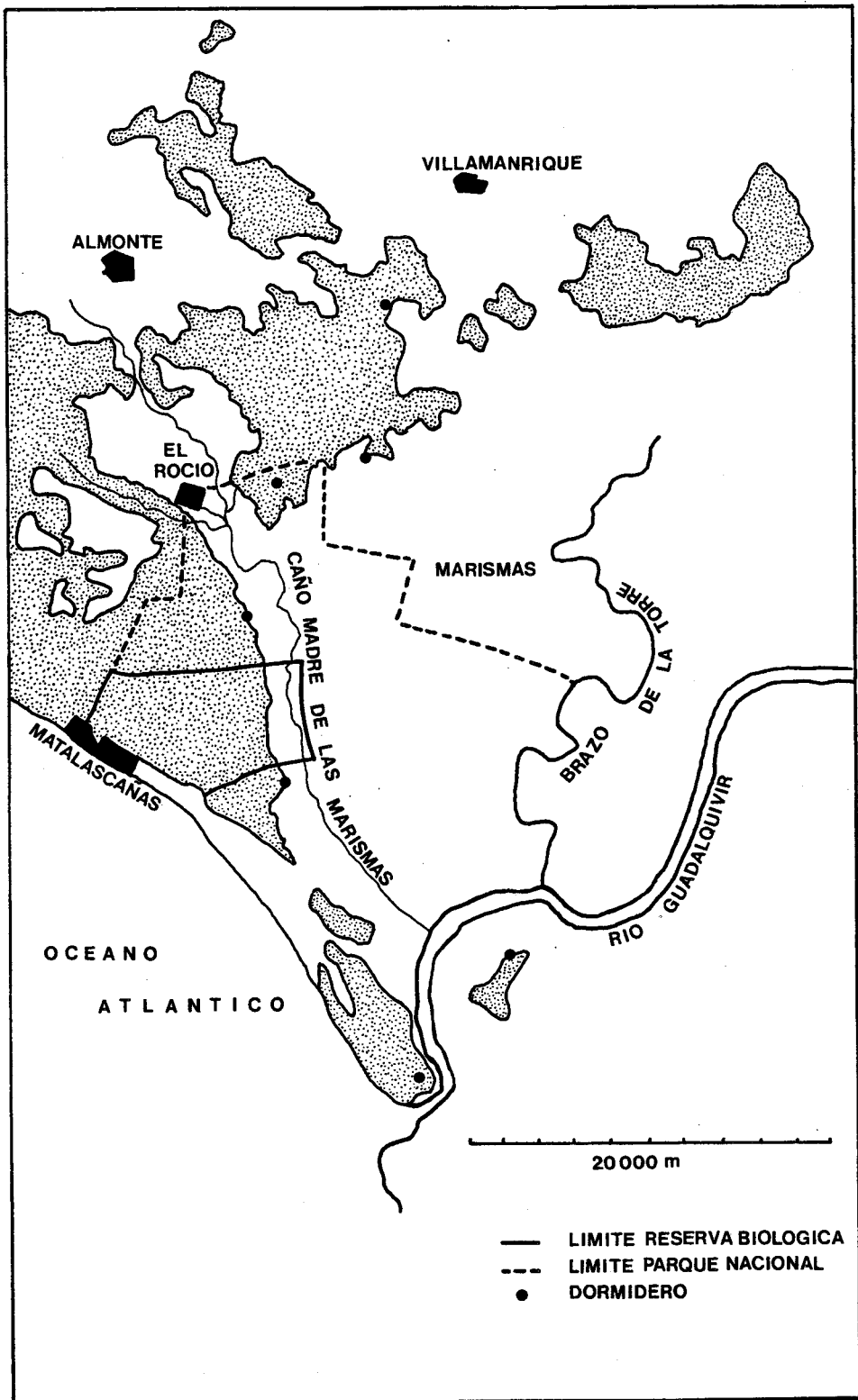
## Doñana y su entorno

### *Situación geográfica*

El estudio se ha realizado en la comarca de Doñana (en total más de 100000 ha) (Fig. 1). Esta amplia zona se encuentra emplazada en el Suroeste de la Península Ibérica (6<sup>º</sup> 12'-6<sup>º</sup> 40' de longitud Oeste y 36<sup>º</sup> 48'-37<sup>º</sup> 20' de longitud Norte) principalmente enmarcada entre las provincias de Huelva y Sevilla y entre el Océano Atlántico y la desembocadura del río Guadalquivir. Una pequeña fracción de esta área está situada en la provincia de Cádiz, en la margen izquierda del río Guadalquivir, junto a San Lucar de Barrameda.

### *Climatología*

El clima de la zona es de tipo mediterráneo subhúmedo con influencia atlántica. Las precipitaciones se concentran en su 80-90% entre los meses de noviembre y abril oscilando entre los 500 y 600 mm anuales. Durante los años en que se realizó de forma más intensiva el marcaje y seguimiento de los milanos negros (1981-1997) la media anual rondó los 540 mm, presentando fuertes oscilaciones interanuales (252-1032 mm.). Gracias a la proximidad del Océano Atlántico y a la formación de una gran masa de agua en el interior, la marisma, las temperaturas no llegan a ser extremas. Los inviernos son templados y los veranos calurosos. Las temperaturas medias mínimas se alcanzan durante los meses de enero y diciembre (9<sup>º</sup>-11<sup>º</sup> C) y las máximas en los meses de julio y agosto, con medias entre 23.4<sup>º</sup>C y 23.6<sup>º</sup>C. Durante los años de estudio, en los meses que se desarrolla la reproducción del milano negro, las temperaturas medias mensuales oscilaron entre los 13.71<sup>º</sup>C en marzo y los 23.2<sup>º</sup> C de agosto.



**FIGURA 1.** Representación del área de Estudio de Doñana y su Entorno con las zonas de protección y poblaciones humanas. En punteado aparecen las zonas de matorral y pinares, donde se encuentran ubicados los territorios de los milanos negros, las mayores densidades se alcanzan en zonas arboladas cercanas a la marisma.

## *Biotopos y vegetación*

Los tres biotopos principales presentes en el área de estudio son: la marisma, el matorral o monte mediterráneo (arenas estabilizadas) y los complejos dunares (ver entre otros, Allier et al. 1974, García Novo et al. 1975, García Novo 1990). Las marismas constituyen un ecosistema con una marcada estacionalidad, que se alimenta principalmente de la precipitación directa durante el invierno, de la descarga del manto freático de las arenas y del aporte de agua que recibe de los diferentes caños y arroyos (Cota et al. 1977). Existen unas zonas de mayor altitud en la marisma que no llegan nunca a inundarse y que se denominan "vetas". El encharcamiento de la marisma al final del verano es prácticamente nulo; sólo persiste agua libre en unas zonas denominadas los "lucios", habiéndose desecado por completo los caños. La marisma se encuentra cubierta en su mayor extensión por vegetación herbácea de *Scirpus spp* (Torres et al. 1977). Estas marismas son de gran importancia para los herbívoros principalmente durante el verano y para las aves acuáticas invernantes y aquellas especies que, como el milano negro, se reproducen durante la primavera y las utilizan como proveedoras importantes de alimento. El otro biotopo lo constituyen los cotos o arenas estabilizadas sobre los cuáles se asienta el matorral mediterráneo (*Halimium spp.*, *Cistus libanotis* y *Erica spp.* principalmente), con alcornoques (*Quercus suber*) dispersos y pinos piñoneros (*Pinus pinea*) formando bosquetes (Ramírez Díaz et al. 1977). En la zona de contacto entre la marisma y la zona de arenas estabilizadas, sobre la que se asienta el matorral, se extiende la zona conocida como "ecotono o vera", zona de gran riqueza faunística. Es en esta zona donde podemos encontrar una de las áreas de reproducción de milano negro más densas dentro de Doñana. Por último, las dunas móviles costeras, situadas entre las arenas estabilizadas y la playa. En el complejo dunar pueden distinguirse dos zonas: los frentes y las zonas interdunares. La vegetación de estas dunas está representada por *Ammophila arenaria*, *Corema album*, *Juniperus oxicedrus*, *Juniperus phoenicea* y algunos pinares de pino piñonero, que en las zonas más bajas constituyen los denominados "corrales" (García Novo et al. 1975a).

Si se desea más detalle sobre el área de estudio veáanse las referencias citadas arriba, así como Valverde (1958), Merino et al. 1976, Merino et al. 1981, Rogers y Myers 1980, Figueroa y Merino 1979, Sancho et al. 1981).

### *Grado de protección*

El área de estudio se puede dividir según el grado de conservación o en sentido opuesto a la transformación a la que se encuentra sometida. De mayor a menor grado de protección se encuentran la Reserva Biológica de Doñana, el Parque Nacional de Doñana, el Parque Natural de Doñana y las fincas colindantes, situadas todas ellas en el área de Doñana.

La Reserva Biológica de Doñana ocupa una extensión de 7600 ha y fue declarada como tal en 1964. En ella están presentes los tres grandes biotopos o complejos ecológicos expuestos en el apartado de Biotopos y Vegetación, y el grado de perturbación es bajo si se compara con el resto de las zonas. El Parque Nacional de Doñana, cuenta con una extensión de 50720 ha y fue declarado como tal en 1969. En 1981 adquiere mayor relevancia en el ámbito internacional cuando se le concede la categoría de Reserva de la Biosfera del programa MAB de la UNESCO. En torno al Parque y discontinuamente se extiende el Parque Natural de Doñana, zona de protección creada en 1989 y que cuenta con una superficie de 54200 ha. El Parque Natural de Doñana, que se extiende principalmente por la zona noroeste del área de estudio, está ocupado principalmente por grandes plantaciones de pino piñonero asentadas sobre arenas estabilizadas, mientras que la representación del matorral es escasa y las zonas dunares son inexistentes. La extensión de marisma dentro del Parque Natural se caracteriza por un elevado grado de humanización, encontrándose en la actualidad muy transformada (arrozales, drenaje para pastizales menos inundables, etc.). Algunas de las fincas que integran la zona del Parque Natural son también de gran importancia para la reproducción del milano negro.

El resto del área de estudio no cuenta con ninguna figura de protección y está constituida

por un mosaico de tierras de cultivo y zonas forestales con plantaciones de pinos piñoneros. Aquí la vegetación bien conservada está poco representada, quedando sólo pequeñas islas, como puede ser el caso de algunos pinares o bosquetes de ribera en las orillas de algunos arroyos. Estas fincas son también de gran importancia para el milano negro, tanto desde el punto de vista de lugares de nidificación como de zonas de alimentación. Algunos de los dormideros comunales de la especie están ubicados en estas áreas.

Para más información sobre las transformaciones producidas en los ecosistemas del área de estudio y el estado actual de los mismos, pueden consultarse entre otros a Granados Corona et al. (1987), Merino y Merino (1988), Gallego Fernández y García Novo (1992), García Novo (1994), Fernández Alés et al. (1995).

## **Otras áreas prospectadas**

Los procesos dispersivos podrían dar lugar a que los individuos anillados en el área de Doñana se asentaran en localidades alejadas de la misma. De este modo, para valorar la importancia de la dispersión lejana, se inspeccionaron zonas alejadas del área de estudio principal a lo largo de toda la Península Ibérica (España y Portugal) y Marruecos. Los recorridos por estas zonas se hicieron con un vehículo, siempre a velocidad reducida para intentar localizar ejemplares y núcleos de milano negro. En el vehículo viajaban dos personas; en el caso de localizar algún individuo se utilizó un telescopio y un adaptador de ventanilla para observar las patas con el fin de determinar si llevaban algún tipo de anilla y si era así leerla. Las zonas prospectadas pueden observarse en la Fig.2. Sus características son:

1.- *Álava*.- Aquí la especie es relativamente común, estimándose unas 155 parejas reproductoras en la mitad norte de Álava (Martínez et al. 1995), que es la zona con mayor densidad de individuos dentro de la Comunidad Autónoma del País Vasco. En Álava ocupa la

zona subcantábrica, con un núcleo principal en la periferia de los pantanos ubicados en el norte de la llanada alavesa y una población que se asienta en las cuencas que vierten directamente al río Ebro (Álvarez et al. 1985). En estos lugares puede agruparse para nidificar en pequeñas colonias.

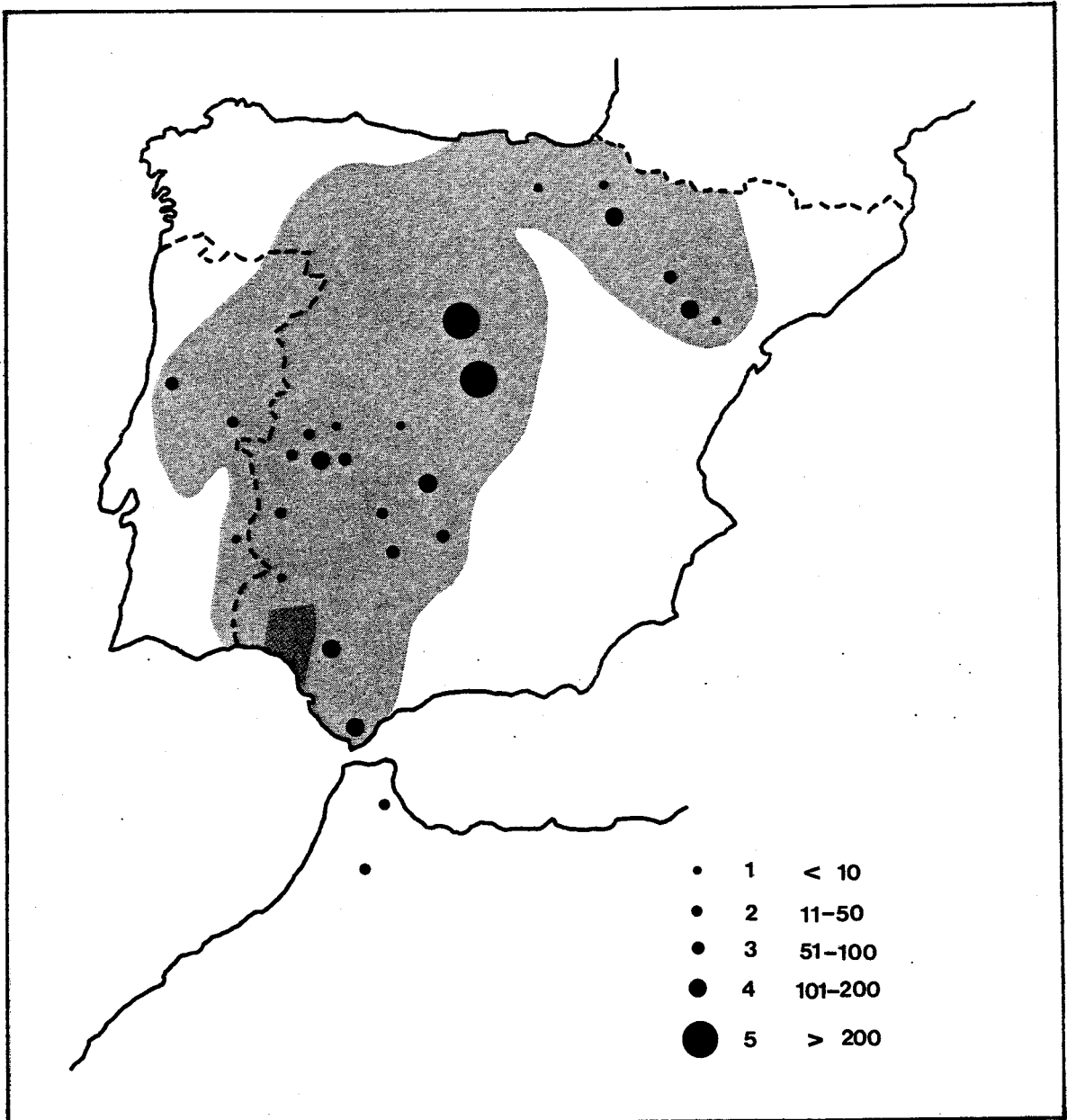
2.- *Navarra*. Se llevaron a cabo prospecciones en la Montaña Media de Navarra y en la zona de la Ribera del Ebro (sotos fluviales) y Bardenas Reales (bosquetes de pinos). En ellas existen importantes poblaciones nidificantes de milano negro (probablemente más de 500 parejas, D.Campión com.pers.). Además, existen importantes concentraciones de varios cientos de ejemplares no reproductores que forman dormideros comunales en las cercanías de muladares y basureros (ver Ceballos y Donázar 1990, Donázar et al. 1996, como descripción de estos enclaves).

3.- *Aragón*. Básicamente se prospectó el Valle del Ebro, incluyendo parte de las provincias de Zaragoza, Huesca y Teruel. La especie es un nidificante común a lo largo de la Ribera del Ebro y en menor medida de sus afluentes, sierras aledañas como Alcubierre, o pequeñas manchas de pinares o sabinares como La Retuerta de Pina o Montes de Castejón. Existen también grandes concentraciones de individuos no reproductores (> 700 individuos) en torno a basureros y muladares que dependen principalmente de los restos de granjas de pollos como fuente de alimento.

4.- *Madrid*. La localización de milanos marcados se llevó a cabo en el sureste de la provincia. Unas 50 parejas reproductoras nidifican en cortados fluviales y sotos de las riberas de los ríos Jarama y Manzanares. Además, en el basurero de Madrid se congrega una población no reproductora de 80-300 ejemplares (para más detalles sobre esta población, ver Blanco 1994, 1997).

5.- *Toledo*. Se visitaron extensas dehesas en el norte de la provincia, ocupadas por parejas reproductoras de milano negro, así como el basurero de Oropesa.

6.- *Segovia*. Se prospectó principalmente el dormidero postnupcial formado en el



**FIGURA 2.** Representación de las zonas prospectadas en la Península Ibérica y Marruecos para la detección de dispersantes lejanos de milano negro procedentes del área de Doñana. El tamaño de los puntos indica el distinto número de individuos que se controlaron en cada zona para ver si llevaban o no anillas de PVC. En sombreado se representa el área de distribución de la especie en la Península Ibérica. La trama inferior representa el área de Doñana.



basurero de la ciudad de Segovia, donde pueden llegar a concentrarse más de 1000 individuos. También se visitó un dormitorio de menor tamaño situado en Campo Azálvaro, en el término municipal del Espinar, cerca del límite con las provincias de Madrid y Avila.

7.- *Extremadura*. Se llevaron a cabo prospecciones a lo largo de toda la región, donde existe una importante población reproductora, así como grandes dormitorios comunales formados por ejemplares no reproductores (aproximadamente 1000 ejemplares) siendo claramente la especie más abundante en Cáceres que Badajoz. Se visitaron los principales núcleos reproductores (ubicados en dehesas y pequeños pinares rodeados de cultivos cerealistas y pastos) todos los basureros más importantes (Cáceres, Badajoz, La Serena) y los dormitorios comunales en los Llanos de Cáceres.

8.- *Ciudad real*. Se recorrieron diversas áreas donde la especie nidifica regularmente en bosquetes y dehesas, aunque no formando grandes concentraciones, como es el caso del extenso Valle de Alcuía y el Parque Nacional de Cabañeros. En el Valle de Alcuía, en la localidad de Almodóvar del Campo, se visitó un dormitorio formado en el basurero que albergó alrededor de los 100 individuos. En Cabañeros se concentra igualmente un elevado número de ejemplares no reproductores (100-150 individuos).

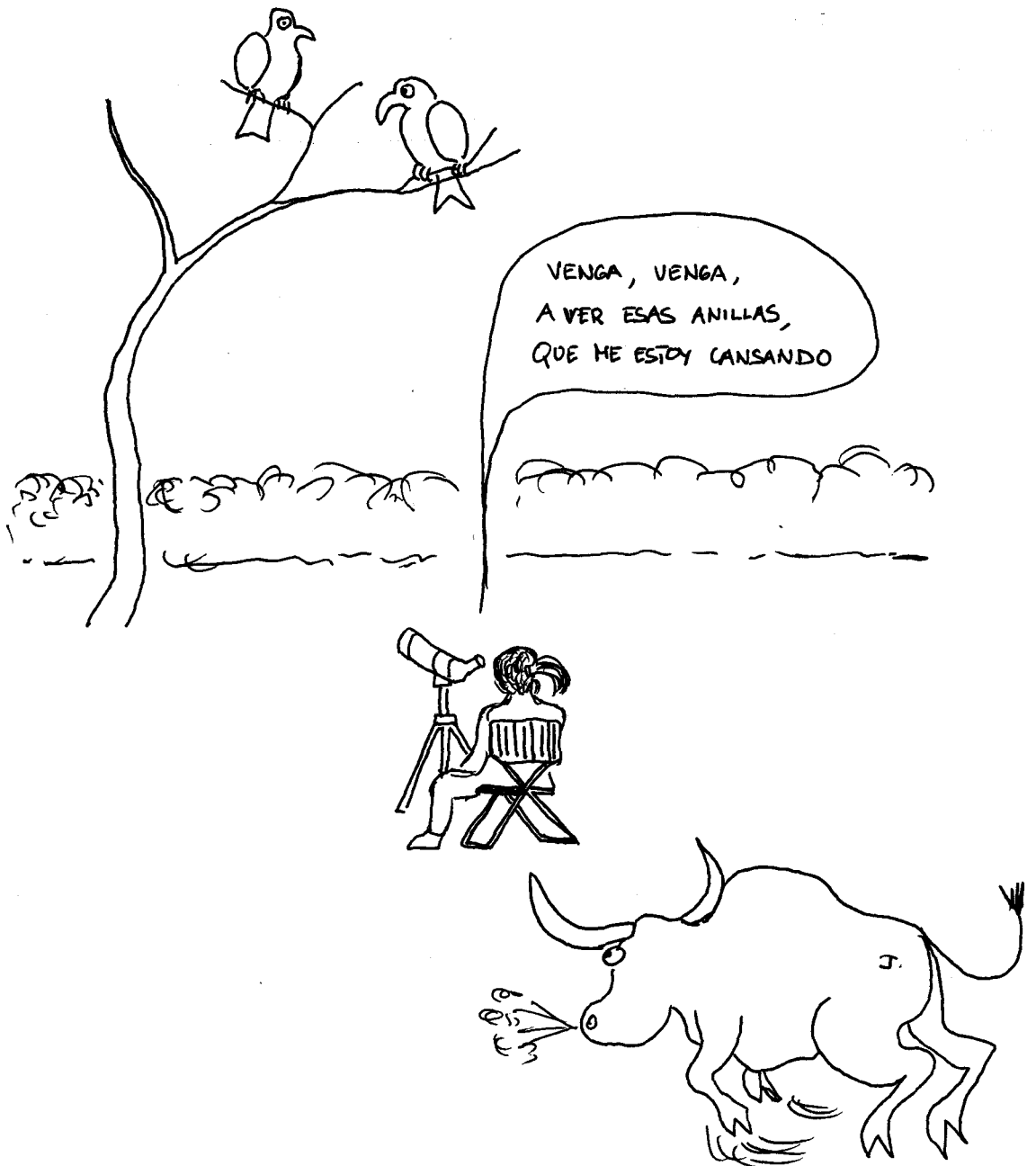
9.- *Andalucía*. En esta Comunidad las prospecciones se llevaron a cabo en las provincias de Córdoba, Cádiz, Huelva y Sevilla. Se visitaron tanto zonas de concentración de individuos no reproductores, que en todos los casos estuvieron asociadas a basureros, así como diversas poblaciones de reproductores ubicadas en las sierras de Sevilla, Huelva y Cádiz. También se hicieron recorridos a largo del valle del Guadalquivir, desde Sevilla hasta Jaén. Los basureros visitados fueron principalmente Kónicas (provincia de Sevilla), Los Barrios (provincia de Cádiz) y Dos Torres (provincia de Córdoba). En cada uno de ellos se llegó a detectar entre 100-200 individuos, dependiendo de la fecha de control.

10.- *Portugal*. Se realizó un recorrido partiendo de la zona fronteriza con Badajoz (Elvas)

hacia Coimbra. Durante este recorrido pudimos detectar parejas reproductoras aisladas, pero principalmente se controlaron dos grandes núcleos reproductores y un dormitorio comunal. El primer núcleo estaba situado en la Albufeira de Montargil y de Maranao en zonas de dehesas y pequeños bosquetes, donde se localizaron unos 20 individuos reproductores. La otra zona ubicada más al norte es la denominada Choupal, a orillas del río Mondego y en las afueras de Coimbra, donde nidifican más de 100 parejas reproductoras. También allí se constituye un dormitorio postnupcial, contabilizándose más de 200 individuos.

11.- *Marruecos*. En este país se hizo un extenso recorrido por la parte norte bordeando la cordillera del Rif hasta llegar al Atlas medio. El único núcleo de individuos no reproductores localizado fue de unas 12-15 aves en las inmediaciones de Ouezzane. En ningún caso llegamos a detectar núcleos densos de individuos reproductores ni dormitorios con grandes concentraciones. Durante todo el recorrido se localizaron parejas aisladas al sur de Tetuán, en el pantano del río Hadjera, en las orillas del río Lonkos, inmediaciones de Meknés (macizo de Moulay Idriss), en las estribaciones norte del Atlas Medio, y en el Valle de Azrou. También se visitó el basurero de Tetuán en repetidas ocasiones, donde la presencia de individuos fue continua pero baja, alrededor de 10 ejemplares.

# MÉTODOS GENERALES



# MÉTODOS GENERALES

## **Captura y marcaje de individuos**

### *Marcaje de pollos*

El marcaje de milanos negros se inició en 1964 con el anillamiento de algunos pollos en la Reserva Biológica de Doñana. Inicialmente se utilizaron exclusivamente anillas de metal (anillas de aluminio con un código numérico proporcionadas por ICONA). A partir de 1973, este anillamiento con metal se hace extensivo a todos los pollos de milano negro nacidos en esta área cada año. En 1986 comienza la utilización de anillas de PVC en la Reserva Biológica marcándose todos los pollos a una edad comprendida entre los 20-35 días. Las anillas de PVC tienen un código alfanumérico con tres caracteres, que se puede leer desde unos 300 metros con la ayuda de un telescopio de 20-120x. A partir de 1986 también se empiezan a marcar con metal y PVC los pollos nacidos en el resto del área de estudio. A lo largo de todo el periodo de marcaje (1964-1997) se han anillado un total de 2147 pollos sólo con anillas de metal y 3342 con metal y PVC.

### *Marcaje de Adultos*

Complementariamente al marcaje de pollos se hizo un esfuerzo por capturar y marcar con anillas de metal y PVC individuos adultos, tanto reproductores como no reproductores e inmaduros. La metodología de captura empleada en cada caso fue diferente según el objetivo. Cuando nos interesó capturar individuos reproductores concretos empleamos cepos acolchados (ver Travaini et al. 1996) cebados con carroña de pollo. Estos cepos se situaron en las cercanías del nido donde estaba reproduciéndose el individuo que queríamos capturar. Por otra parte, cuando el objetivo fue capturar un gran número de individuos, ya fueran reproductores o no, se utilizaron redes de

cohetes o cañones, disparadas a distancia (Wildlife Materials Inc.) (Sección de Anillamiento de la EBD, 1988). Estas redes se colocaron unas veces en zonas con una alta densidad de parejas reproductoras y otras en las proximidades de algún dormitorio comunal. Para cebar estas trampas se emplearon restos de pollo de granja, algún animal troceado que hubiera sido encontrado muerto, o restos de mataderos de vacas y cerdos. El número de individuos que se capturó por este método varió entre 3-45 por cada disparo. Un gran porcentaje de los individuos capturados mediante estos métodos no portaban ningún tipo de anilla o marca; algunos de ellos que ya habían sido marcados previamente como pollos con anillas de metal (desde 1964) fueron marcados con anillas de PVC tras capturarlos. También se capturaron individuos ya marcados como pollo y/o adultos con anillas de metal y PVC. Desde 1986 y hasta 1997, han sido capturados y marcados con metal y PVC un total de 620 adultos.

En la Figura 3 se puede observar la distribución del número de individuos, adultos y pollos, marcados a lo largo del periodo de estudio.

## **Control de individuos marcados**

### *Localización de individuos reproductores marcados con PVC*

A partir de 1981, y cada año, en la Reserva Biológica se prospectaron todos los territorios de milano negro para detectar cuáles estaban ocupados por parejas reproductoras; esta actividad se extendió al resto del área de estudio a partir del año 1991. De 1989 en adelante en la Reserva Biológica, y a partir de 1992 en el resto del área de estudio, una vez determinados los territorios ocupados, se visitaron todos ellos con el fin de identificar a los individuos y ver si estos portaban o no anillas de PVC. En el caso de que alguno de los miembros de la pareja instalada en el territorio estuviese marcado con PVC, se realizaron tantas visitas como fueron necesarias hasta conseguir leer el código de dicha anilla con la ayuda del telescopio. De esta forma, hasta 1997 se

obtuvieron un total 862 observaciones de individuos reproductores marcados con PVC correspondientes a 422 individuos distintos.

Cada lectura de PVC proporcionó también información sobre la edad del individuo, lugar exacto de nacimiento, quienes fueron sus padres en caso de que éstos también llevaran PVC, edad y experiencia reproductora de los mismos y número de hermanos que tuvo. Estas variables fueron utilizadas posteriormente en diferentes análisis realizados en la presente Tesis.

### *Control de individuos no reproductores en dormideros*

A partir de 1992 se empezaron a controlar todos los dormideros comunales existentes en el área de estudio. Como se ha mencionado anteriormente, algunos de estos dormideros no fueron permanentes a lo largo del periodo reproductor, sino estrechamente dependientes de fuentes puntuales de alimento, de modo que tras la desaparición de éstas dejaron de existir. Seis de los dormideros fueron más o menos estables a lo largo de los años y del periodo reproductor, aunque el número de individuos que se concentró en cada uno de ellos varió enormemente de unos días a otros (desde unos pocos individuos hasta más de 400). Estos seis grandes dormideros estuvieron situados en los pinares de Marismillas (extremo Sur del Parque Nacional), Pinar de Monte Algaida (margen derecha de la desembocadura del Guadalquivir), eucaliptos del Puntal (situado justo en la transición entre los cotos y el sistema dunar, en el borde de la marisma), eucaliptos de Hatobarrera (situado en el límite Norte de la Reserva Biológica en el ecotono de la Vera), alcornocal de Matasgordas (finca situada en el extremo Norte del Parque Nacional) y fresneda del Vicioso (en la finca del Coto del Rey, Parque Natural de Doñana). Otro dormidero que se suele formar únicamente al final del periodo reproductor pero que alberga un gran número de individuos, es el situado en el pinar de la Juncosilla, finca situada en el noreste del Parque Nacional (término municipal de Villamanrique de la Condesa)(Fig. 1).

Los seis dormideros permanentes fueron visitados dos veces por semana. Aquellos que se

formaron esporádicamente sólo se visitaron en el caso de detectarse su formación. Las visitas se realizaron desde tres horas antes de la puesta de sol y hasta que la oscuridad impedía la lectura a distancia de las anillas. Los datos recogidos en cada visita fueron: número total de individuos concentrados en el dormitorio, número de ellos marcados con PVC, y, siempre que fue posible, los códigos de las anillas. Durante los seis años que se controlaron estos dormitorios se recogieron un total de 1034 observaciones de individuos marcados con PVC que correspondieron a 509 individuos distintos.

### *Registro de individuos mediante observaciones en carroñas*

En algunos puntos del área de estudio, principalmente en la zona del Parque Natural, predominan las zonas de pinares espesos (por ejemplo, pinar de la Juncosilla, pinar de los Pájaros, pinar de la Matanza, Pinar de Majada Real, Pinar de Montalgaida). En ellos la detectabilidad de los milanos reproductores se hace difícil debido a la poca visibilidad existente, y la lectura de anillas de PVC es prácticamente imposible. Ante esta dificultad, decidimos realizar las lecturas de anillas atrayendo a los individuos mediante la colocación de carroñas. El procedimiento fue ubicar carroñas en una zona abierta, lo más cercana posible al núcleo reproductor, y observar desde un escondite situado a una distancia comprendida entre 50-100 m del punto donde se había depositado la carroña. Para asegurarnos de que los individuos controlados que llevaban PVC no fueran individuos no reproductores, divagantes que fueron atraídos por la fuente de comida, siempre se cebó al menos 3 veces en el mismo sitio, con poca cantidad de alimento y dejando un intervalo de una semana de tiempo entre dos cebas consecutivas. Posteriormente, a algunos de los individuos controlados por este procedimiento se les pudo localizar el territorio exacto que ocupaban, pero para muchos de ellos sólo pudimos obtener información de la zona donde se reproducían y no de dónde estaba ubicado exactamente su nido.

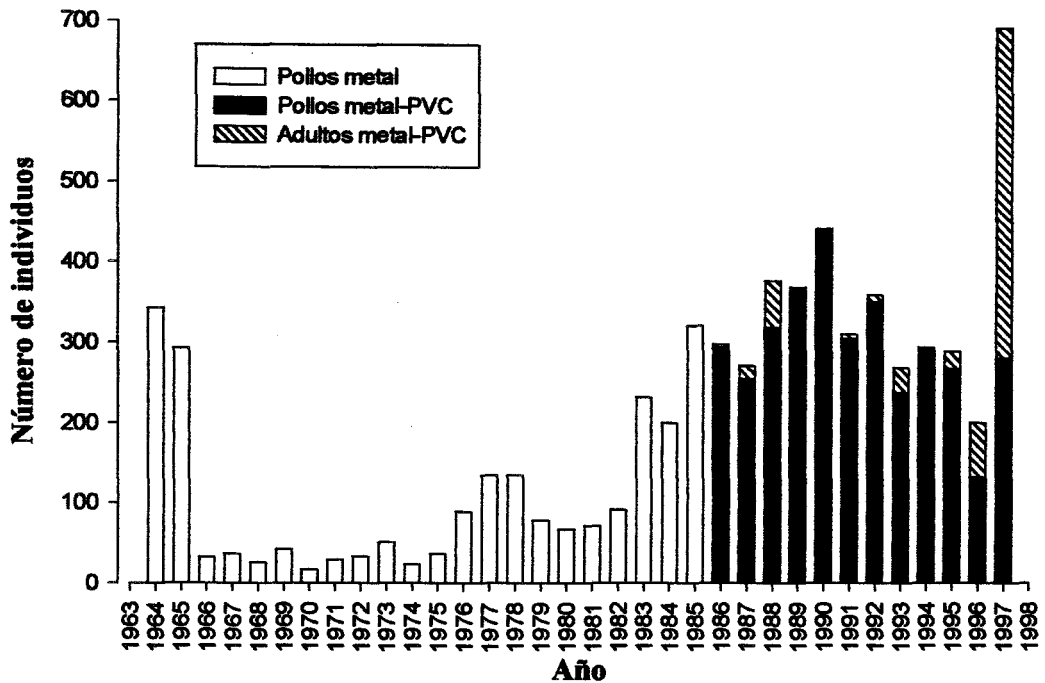
En la Fig. 4 se puede observar la evolución en la lectura de individuos marcados con anillas

de PVC durante el periodo de estudio.

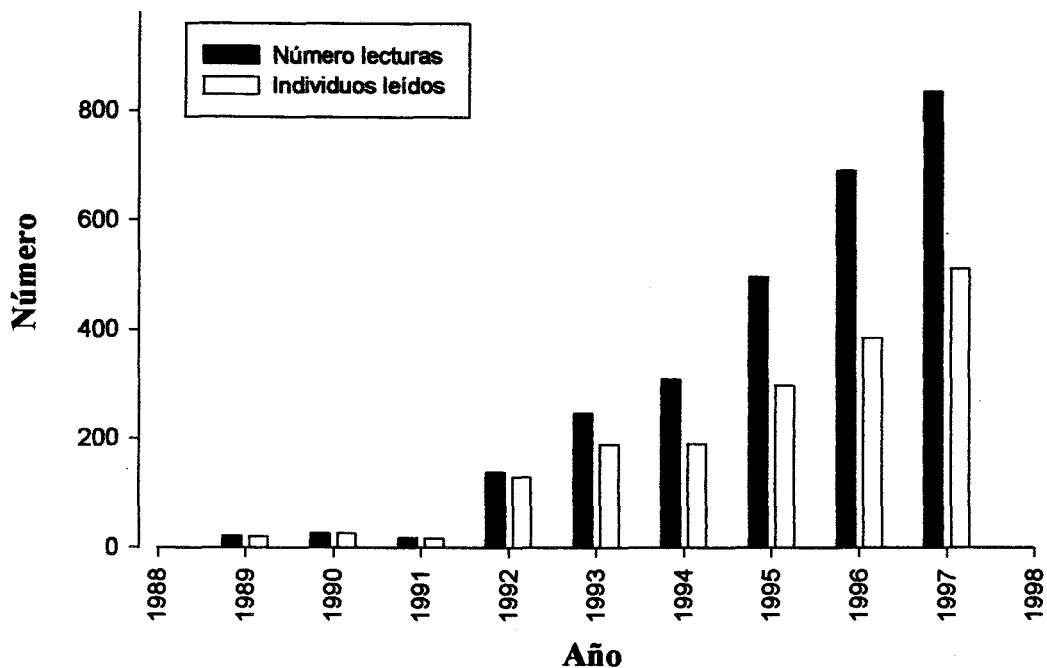
## **Registro de parámetros reproductores**

A partir de 1981, en la Reserva Biológica de Doñana se controló la reproducción de los individuos en todos los nidos ocupados de esta zona. En el resto del área de estudio este control se llevó a cabo para aquellas parejas en las que al menos uno de los adultos estuvo marcado con anilla de PVC. Cada uno de los nidos se visitó al menos tres veces a lo largo del periodo reproductor con el fin de determinar el tamaño de puesta, el número de pollos nacidos y de pollos volados. A una edad comprendida entre los 23-30 días los pollos fueron capturados en los nidos y se marcaron con anillas de metal y de PVC; al mismo tiempo se pesaron con balanzas cuya precisión fue de 10 g., y se tomó la longitud de la séptima primaria (en mm). Tanto la edad de los pollos en el momento del anillamiento como las fechas de puesta y nacimiento se estimaron basándonos en una regresión lineal entre la longitud de la séptima primaria y la edad. Esta regresión fue descrita por Viñuela y Bustamante (1992) en base a pollos de edad conocida. En las visitas a los nidos se registraron las señales de predación sobre huevos o pollos: huevos o pollos parcialmente depredados recientemente, señales de garras de mamíferos en el tronco o ramas del árbol, cuenco del nido revuelto, etc. Los predadores más frecuentes de huevos o pollos de milano negro en esta población son el lince (*Lynx pardina*) y la gineta (*Genetta genetta*), y con menor frecuencia el águila imperial (*Aquila adalberti*). Las dos especies de mamíferos tienen hábitos nocturnos, con lo cuál podrían también predaar individuos adultos en los nidos. Paralelamente se recogió información sobre la alimentación de los milanos a través de los restos encontrados en los nidos, aunque estos datos no han sido analizados en este trabajo.





**FIGURA 3:** Número de milanos negros anillados con metal y metal-PVC durante el periodo de seguimiento de la población en Doñana.



**FIGURA 4.** Número de lecturas de anillas de PVC y el total de individuos distintos a los que correspondieron desde el comienzo del seguimiento de milanos negros marcados con PVC en el área de Doñana.

## **Sexado por comportamiento copulatorio y técnicas moleculares**

El milano negro es una especie que presenta un leve dimorfismo sexual en cuanto a la talla, e inexistente en la coloración, por lo cual machos y hembras son externamente indistinguibles. Fry (1983) enumeró cinco técnicas que se han usado para sexar especies de aves monomórficas: examen de las gónadas utilizando laparoscopia o laparotomía, análisis de hormonas sexuales, determinación del cariotipo para identificar los cromosomas sexuales, utilización de marcadores específicos del cromosoma femenino de las aves (W) y observación de comportamientos diferentes en machos y hembras.

En el caso del Milano negro, a partir de 1992 se pusieron en marcha dos metodologías diferentes para determinar el sexo del mayor número posible de individuos, principalmente de aquellos marcados con PVC:

### *Observación del comportamiento copulatorio*

Durante toda la estación reproductora, pero principalmente en el período comprendido entre primeros de marzo y finales de abril, se realizaron observaciones de comportamiento en aquellos territorios en los que al menos uno de los adultos estaba marcado con PVC y no conocíamos su sexo. Dependiendo de la naturaleza del terreno, en unos casos las observaciones se hicieron desde el coche y en otros colocando un escondite a una distancia de 100-200 m del nido. Durante el período de cópulas cada territorio se visitó tantas veces como fue necesario hasta que coincidieron las circunstancias de observar una cópula y leer al mismo tiempo la anilla del individuo (o individuos) para poder asignarle el sexo correspondiente. Siempre se dejó un período de al menos dos días entre dos sesiones de observación consecutivas en el mismo territorio. Durante las observaciones se tomaron todo tipo de datos relacionados con comportamiento de la pareja (intrusiones, defensa del nido, período de estancia de cada individuo en el nido, duración de la cópula, si fue exitosa o no...), aunque para el presente estudio esta información no ha sido

utilizada. Finalmente, por este procedimiento conseguimos sexar un total de 171 individuos marcados con PVC (90 machos y 81 hembras).

### *Desarrollo de técnicas moleculares*

A partir de 1994 se tomaron muestras de sangre de todos los individuos capturados mediante las metodologías expuestas anteriormente (apartado de Captura y Marcaje de Individuos). De cada individuo se tomó una muestra de 2 ml de sangre. Durante 1996 y 1997 se procesaron las muestras con el fin de sexar a los individuos utilizando una técnica molecular basado en el ADN. Al contrario que en mamíferos, en las aves los machos tienen dos cromosomas sexuales idénticos (ZZ), mientras que las hembras son heterogaméticas (ZW) (Lessells y Mateman 1996). De esta forma las secuencias de ADN del cromosoma W pueden ser exclusivas de las hembras. El determinar la secuencia adecuada hasta ahora no era fácil, pero Griffiths et al. (1996) describieron un gen (CDH-W) que aparentemente se encuentra en el cromosoma W de todas las hembras en aves, exceptuando las avestruces y especies relacionadas. Esta técnica fue puesta a punto en el laboratorio de la Estación Biológica de Doñana en 1996 y testada por Juan José Negro y José Antonio Godoy para el milano negro. Esa testificación se hizo en base al contraste de los resultados obtenidos frente a individuos cuyo sexo había sido previamente determinado mediante comportamiento copulatorio. En todos los casos el sexo asignado a los individuos siguiendo las dos metodologías coincidió. El proceso molecular seguido en el laboratorio es largo y laborioso y no es éste el lugar para extenderse sobre él (para más información véase Griffiths et al. 1996).

## **Recopilación de anillamientos y recuperaciones de individuos marcados con metal dentro y fuera de Doñana**

En estudios de dispersión es frecuente encontrar trabajos en los que posiblemente exista un sesgo en los resultados debido tanto a las limitaciones en la extensión del área de estudio como a la

metodología de marcaje y control de los individuos empleada (ver revisión en Moore y Dolbeer 1989, Koëning et al. 1996). En nuestro estudio se tomaron dos medidas con el fin de evitar estos sesgos. En primer lugar, y como se especifica en otro apartado (ver Area de Estudio, otras áreas prospectadas) se visitaron zonas a distancias mayores que la distancia máxima de dispersión natal y reproductiva detectadas en esta población (40 km). En segundo lugar, para evaluar el efecto y el sesgo que pudiera derivarse de los planteamientos del presente estudio, intentamos comparar los resultados obtenidos usando los métodos descritos anteriormente con aquéllos obtenidos siguiendo una metodología mucho más azarosa. Con este fin se recopilaron todos los anillamientos y recuperaciones de milanos negros realizados con anillas de metal en España. Estos datos fueron proporcionados por la Oficina de Anillamiento del I.C.O.N.A. Para los análisis de dispersión únicamente se consideraron aquellos individuos que fueron recuperados entre el 16 de abril y el 30 de junio, para asegurar que no fueron individuos en periodo de migración. Siempre que nos fue viable contactamos directamente con la persona que había comunicado la recuperación con el fin de confirmar que se trataba de un ejemplar fresco (encontrado muerto recientemente). El estatus reproductor de los individuos recuperados fue asignado teniendo en cuenta la edad de los mismos y basándonos en los conocimientos que tenemos sobre la edad de la primera reproducción en esta especie (autores inédito); de este modo todos los individuos con más de 3 años se clasificaron como reproductores.

## **Delimitación y calidad de los territorios**

Los límites de los territorios de reproducción se definieron situando todos los árboles que fueron ocupados alguna vez durante el periodo de estudio sobre un mapa 1:10000 de la zona. Se usaron dos criterios para definir un territorio: a) Las parejas nidificantes de milano negro defienden un área alrededor del nido de aproximadamente 3 ha (Bustamante e Hiraldo 1993, autores inédito); siendo así, todos los árboles que se agruparon en un mismo territorio deben estar a una distancia

máxima de 100 m entre sí. b) Árboles ocupados simultáneamente en el mismo año por diferentes parejas de milanos negros se asignaron a distintos territorios.

Habitualmente, la calidad de los territorios en aves se ha medido utilizando dos grupos diferentes de variables, por un lado aquellas que indican características físicas del hábitat (e.g. Tye 1992), y por otro las relacionadas con parámetros reproductores (ver p.e.j., Montalvo y Potti 1992). Como se ha indicado anteriormente, el milano negro es una especie que llega a reproducirse de forma semicolonial y explota áreas de campeo comunales (Valverde 1967, Veiga e Hiraldo 1990). Sin embargo, su éxito reproductor se ve muy influenciado por la disponibilidad de alimento que existe dentro de las pequeñas áreas que defienden alrededor del nido (Viñuela y Veiga 1992, Viñuela et al. 1994). En total hemos elegido seis variables relacionadas con parámetros reproductores para cuantificar la calidad de los territorios (Tabla 1). Estas variables evalúan diferentes componentes de la calidad del territorio: su atractivo (que implica mayor probabilidad de ocupación), disponibilidad de recursos en las proximidades del mismo, habilidades competitivas de los ocupantes y riesgo de predación. Debido a que es posible que algunas de las variables elegidas covariaran, intentamos simplificar su número realizando previamente un Análisis de Componentes Principales (ACP) aplicando la rotación VARIMAX (Pielou 1984). Este análisis se realizó en base a 84 territorios después de normalizar las variables mediante una ecuación logarítmica. Se obtuvieron dos ejes con autovalores mayores de 1, que absorbieron el 69.4% de la varianza (Tabla 2). El factor I (51.2% de la varianza) separó claramente dos grupos de variables. Dos variables aparecieron aisladas alrededor del origen de coordenadas: porcentaje de años de ocupación y porcentaje de años con predación. Las otras cuatro variables presentaron posiciones cercanas entre sí: productividad sin predación, productividad global, tasa de vuelo y porcentaje de años con éxito reproductor. En base a estos resultados las dos últimas variables no se consideraron en análisis posteriores puesto que como se ha visto, estaban fuertemente asociadas con otras variables en la zona positiva del Eje 1 y mostraron bajos factores de carga (Tabla 2).

**TABLA 1.** Variables relacionadas con el éxito reproductor utilizadas en la evaluación de la calidad de los territorios. \* Variables que no se consideraron en los análisis posteriores tras conocer los resultados del Análisis de Componentes Principales

**% DE AÑOS CON PREDACIÓN:** Años con predación sobre el total de intentos reproductores en el territorio.

**PRODUCTIVIDAD GLOBAL:** Número total de pollos volados dividido entre el total de intentos reproductores en el territorio.

**PRODUCTIVIDAD SIN PREDACIÓN:** Similar a la variable anterior, pero excluyendo en su cálculo los años en los cuales hubo predación.

**% DE AÑOS DE OCUPACIÓN:** Años en los que el territorio se ocupó sobre el total de años controlado.

**TASA DE VUELO(\*):** Número medio de pollos que volaron calculado a partir de los años en que hubo éxito reproductor (excluyendo los años de fracaso).

**% DE AÑOS CON ÉXITO(\*):** Años de éxito (considerando como éxito que al menos un pollo volara) dividido por el número total de años de controlado.

**TABLA 2.** Análisis de Componentes Principales con variables de calidad del territorio. Las correlaciones entre factores y variables con alta significación ( $P < 0.001$ ) se indican por \*.

<b>VARIABLE</b>	<b>FACTOR I</b>	<b>FACTOR II</b>
% de años con predación	-0.320	0.705*
Productividad sin predación	0.916*	0.117
Productividad global	0.967*	-0.062
% de años de ocupación	0.332	0.697*
Tasa de vuelo	0.741*	0.115
% de años con éxito reproductor	0.732*	-0.280
Autovalores	3.076	1.090
% Varianza	51.22	18.21
Varianza acum.	51.22	69.43

## **Localización de los territorios y medida de distancias**

Cada año se tomaron las coordenadas para todos los territorios ocupados en los que al menos uno de los individuos ocupantes estuviera marcado con PVC. En todos los casos se consideró al nido ocupado como la posición de referencia del territorio. Para tomar las coordenadas se utilizó un Sistema de Localización Geográfica, "GPS75 Personal Navigator™". Usando esta metodología obtuvimos la localización de cada nido ocupado con un error menor o igual a 25 metros. Se creó un fichero tipo GARMIN PCX5 donde se registraron todas las coordenadas de los territorios controlados cada año. A partir de estas coordenadas y diseñando distintos programas en FOXPRO 2.5 se calcularon en cada caso tanto las distancias de dispersión natal como reproductiva. La primera se consideró como la línea recta (m) entre el lugar de nacimiento y el de la primera reproducción del individuo; en el caso de la dispersión reproductiva fue la línea recta (m) comprendida entre los territorios de dos reproducciones sucesivas del mismo individuo siempre que hubiera cambio de territorio.

## **Almacenamiento de los datos y tratamiento estadístico**

Como base de almacenamiento de datos se utilizaron los programas EXCEL 7.0 y GARMIN PCX5 2.01. Los análisis estadísticos se han realizado con los programas STATISTICA 4.5, SURGE 4.2 (análisis de supervivencia) y un programa para Modelos Lineales Generalizados (GLIM).

En los análisis univariantes se aplicaron tests no paramétricos, ya que tanto las distancias de dispersión natal como reproductiva mostraron distribuciones que no se ajustaban a la normal (Siegel y Castellan 1988). Por esta razón, para los valores descriptivos de estas variables se indican las medianas y no las medias de sus valores. Los tests de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) se realizaron en todos los casos aplicando la Corrección de Yates).

Los Modelos Lineales Generalizados han sido aplicados en todos los capítulos de la Tesis,

por lo que parece conveniente proceder a explicar aquí brevemente cuales son sus características. Los GLM permiten explorar un gran número de relaciones matemáticas entre la variable dependiente y las variables independientes. En estos modelos existen tres componentes principales: un predictor lineal, una función de error y una función de enlace. El predictor lineal (LP) se define como la suma de los efectos de las variables independientes (o variables predictoras) de la forma siguiente,  $LP = a + bx_1 + cx_2 + \dots$ , donde  $a, b, c, \dots$  son parámetros que han de ser estimados de las observaciones y  $x_1, x_2, \dots$  son las variables independientes. Estos parámetros determinan el efecto de las variables independientes sobre LP.

La función de error depende de la naturaleza de los datos. En este trabajo, en los casos que la variable dependiente fue de respuesta binomial (0 ó 1, como sobrevivir o no, dispersarse o no) se tomó una distribución binomial del error. En aquellos casos en que se trataba de una variable continua, la distribución de error aplicada fue la normal, previa normalización de la variable distancia de dispersión natal y reproductiva mediante transformación logarítmica de las mismas.

La función de enlace relaciona el valor medio de la variable dependiente con su predictor lineal. Existen diferentes funciones de enlace según la distribución del error. La función de enlace más apropiada es aquella que haga que la "deviance" residual del modelo sea menor. En los modelos realizados en esta Tesis se han utilizado funciones de enlace logísticas, cuando la distribución del error fue binomial, y funciones de enlace de identidad cuando la distribución del error fue normal.

Con anterioridad a la elaboración de los modelos, en cada caso se representaron gráficamente las relaciones entre cada una de las variables independientes y la dependiente. Con ello pudimos ver si las gráficas sugerían algún efecto de la variable independiente y si la respuesta era lineal o de otro tipo, así como si era recomendable alguna transformación de la variable independiente.

Ajustamos cada una de las variables independientes a las observaciones utilizando el programa GLIM (Baker y Nelder 1978) siguiendo una modificación de un procedimiento

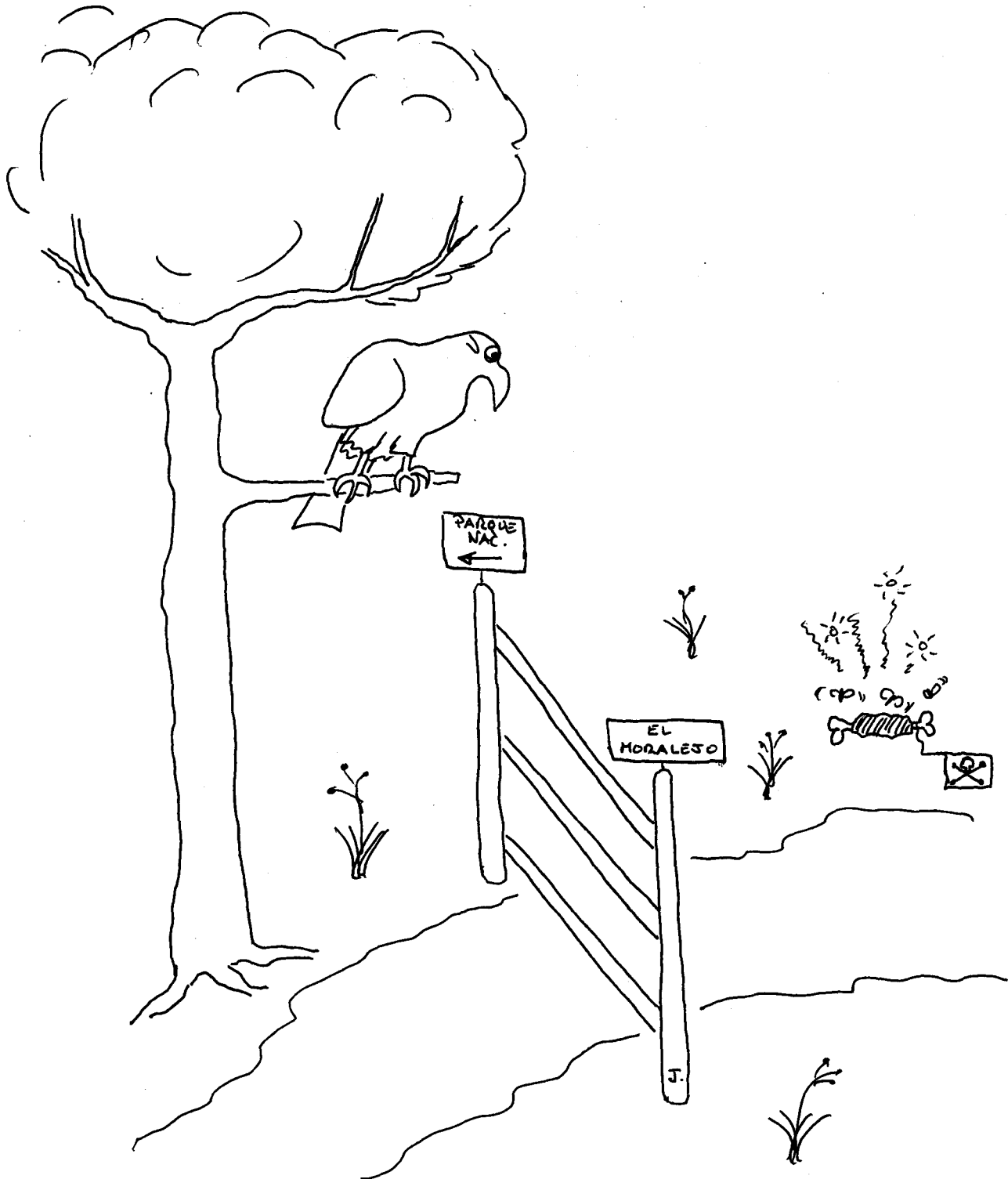


tradicional de ajuste por pasos. La significación de cada variable se testó sucesivamente de forma independiente. La variable que contribuía a una mayor reducción significativa de la “deviance” respecto al modelo nulo era seleccionada e incluida en el modelo. Una vez hecho esto, se testó si la inclusión de una segunda variable mejoraba el modelo significativamente. La significación de cada variable se decidió utilizando un nivel del 5%.

Recientemente se han criticado los procedimientos de ajuste por pasos automáticos que proporcionan algunos programas estadísticos, ya que no necesariamente seleccionan las variables más influyentes dentro de un subconjunto de variables (James y McCulloch 1990). Nuestra modificación de un procedimiento de modelado por pasos incluye testar los modelos alternativos derivados de añadir al menos la segunda y la tercera variable más significativas, en vez de, únicamente y en primer lugar, la más significativa en cada uno de los pasos. Este procedimiento de Inclusión por Pasos Ramificado (Donázar et al. 1993, Bustamante 1997) produce eventualmente un conjunto de modelos alternativos distintos o converge en un único modelo o conjunto de modelos de los que cabe derivar las mismas relaciones causales.

Las especificaciones sobre el tipo de análisis estadístico, de GLM y variables utilizadas en cada caso se explican en los apartados de material y método de cada capítulo concreto. En algunas tablas también se incluyen aclaraciones en este sentido. Los tamaños de muestra no son constantes en todos los análisis, ya que eventualmente no se dispuso de información sobre todas las variables para algunos individuos.

# SUPERVIVENCIA JUVENIL Y ADULTA: FACTORES QUE LA CONDICIONAN



# **SUPERVIVENCIA JUVENIL Y ADULTA: FACTORES QUE LA CONDICIONAN**

## **Introducción**

Durante los últimos años se ha despertado un creciente interés por el conocimiento de las tasas de supervivencia en vertebrados. Muchos de los trabajos realizados se basan en información de captura-recaptura tratada posteriormente mediante programas que evalúan el efecto derivado de la irregularidad en la detección de los individuos vivos (Lebreton et al. 1992). La mayor parte de estos estudios son meramente descriptivos y/o están enfocados a la obtención de información que luego puede ser utilizada en la elaboración de modelos demográficos para las especies en cuestión (Weimerskirch et al. 1987, Iverson 1991, Ferreras et al. 1992, Sarrazin et al. 1994, Bowman et al. 1995, Gould y Fuller 1995, Arnold y Clark 1996, Hiraldo et al. 1996, Chapdelaine 1997, Newton et al. 1997, Kelly et al. 1998, Gaona et al. in press.).

En general, para la correcta interpretación de los fenómenos dispersivos, de sus causas y de sus consecuencias, es necesario disponer de información básica acerca de determinados parámetros biológicos de las poblaciones objeto de estudio. El presente capítulo hace referencia a uno de ellos: la supervivencia. Nuestros objetivos fueron determinar las tasas de supervivencia juvenil y adulta en la población de milanos negros del área de Doñana así como los factores que las condicionan y que determinan su variabilidad a nivel individual. La utilidad de disponer de este tipo de información a la hora de interpretar los resultados derivados de la dispersión natal y reproductiva reside en varios puntos.

En primer lugar, los estudios acerca de procesos dispersivos suelen adolecer de defectos metodológicos asociados al hecho, frecuente en muchos trabajos publicados, de que las áreas de estudio suelen ser de menor tamaño que las áreas abarcadas por los individuos siguiendo sus procesos de dispersión. En consecuencia, una indeterminada proporción de

dispersantes lejanos escapa a la observación del investigador, se infravaloran las distancias de dispersión y se obvian los condicionantes que determinan los movimientos de largo alcance (Baker et al. 1995, Koënic et al. 1996). También es frecuente que muchos trabajos de dispersión carezcan de datos sobre tasas de supervivencia de los individuos en la población estudiada (ver entre otras, Newton y Marquiss 1982, Delestrade et al. 1996, Julliar et al. 1996, Verhulst et al. 1997) o que en caso de conocerse, éstos sean muy bajas (ver entre otros, Korpimäki 1987, Tyler et al. 1990, Collister y De Smet 1997) de modo que la interpretación de las causas y consecuencias de la dispersión tiene que ser tratada con suma cautela. Si se dispone de una estima correcta de las tasas de supervivencia en las etapas preadulto y adulto es posible estimar, mediante comparación entre estas tasas y las que se conozcan para otras poblaciones de la especie o especies afines, si se está dejando de controlar a una fracción de los dispersantes; es decir, si existe emigración fuera del área de estudio, y cuál es la magnitud de la misma.

En segundo lugar, un aspecto clave dentro de los procesos dispersivos es la disponibilidad de territorios vacantes para reproducirse y la presencia de competidores. La influencia sobre la dispersión de factores que determinan competencia intraespecífica, tales como la densidad de individuos en la población, disponibilidad de lugares de nidificación y alimento y la disponibilidad de individuos para emparejarse, ha sido demostrada en muchos trabajos (Greenwood et al. 1979, Dobson y Jones 1985, Arcese 1989, Nilsson 1989, Korpimäki 1993, Weatherhead y Forbes 1994, Negro et al. 1996, Wiklund 1996). Centrándonos en el caso concreto de los lugares de nidificación, puede argumentarse que cuanto menor sea la probabilidad de que aparezca un territorio vacante y cuanto mayor sea el número de individuos que compiten por él menor será la probabilidad de que un ave se integre como reproductora en su área natal. El conocimiento de las tasas de supervivencia adulta (que se relacionan con la probabilidad de que se genere un territorio vacante) y juvenil (que determina el número de competidores) favorece la interpretación de los resultados obtenidos en los estudios de dispersión.

Por otro lado, cabe la posibilidad de que la productividad y las tasas de supervivencia varíen en función de determinados parámetros asociados a muy diversas causas (ambientales, humanas, etc.). La bibliografía existente al respecto para otras especies de aves es muy extensa y pone de manifiesto la sensibilidad de las tasas de supervivencia ante factores como la climatología, calidad del hábitat, condición física del individuo, disponibilidad de alimento y, en el caso de las tasas preadultas, la fecha de nacimiento y el tamaño de la puesta o pollada a la que pertenece el individuo (ver p.e.g: Croxall et al. 1990, Aebischer y Waules 1992, Newton et al. 1993, Kanyamibwa et al. 1993, Ormerod y Tyler 1993, Tolonen y Korpimäki 1993, Harris et al. 1994, Peach et al. 1994, Sedinger et al. 1995, Szép 1995, Cézilly et al. 1996, Etheridge et al. 1997). Estas variaciones potenciales deben ser tenidas en cuenta ya que pueden generar una heterogeneidad espacial y temporal en la presencia de competidores y la disponibilidad de territorios vacantes con lo que la probabilidad de asentamiento en el área natal puede ser variable.

Adicionalmente, el cálculo de las tasas de supervivencia adulta y preadultas y de los factores que las condicionan es imprescindible para poder estimar los costos derivados de la instalación de los individuos dispersantes en un territorio determinado. Desde el momento que la supervivencia adulta y la preadultas pueden estar modeladas por factores ambientales que operan a nivel local es evidente que el número de años que un individuo puede reproducirse y el número de sus descendientes que pasarán a la generación siguiente se encuentran estrechamente relacionados con las probabilidades de supervivencia adulta y juvenil. En base a estos planteamientos, y como podrá verse en el apartado de Consecuencias del capítulo de Dispersión Natal, el conocimiento de las tasas de supervivencia nos ha permitido calcular la eficacia reproductiva de los individuos a lo largo de la vida en función del lugar de asentamiento y analizar la influencia de las distancias de dispersión sobre dicha eficacia reproductiva.

Para finalizar, es interesante recalcar que el conocimiento de las tasas de supervivencia del milano negro en Doñana y de los factores que las regulan puede ser de gran interés en la

toma de decisiones de manejo y conservación. Aunque la especie objeto de estudio en estos momentos no se encuentra amenazada, los conocimientos arriba aludidos pueden arrojar luz acerca de problemas existentes en poblaciones de aves de presa de tamaño medio, facilitando la gestión de especies ecológicamente muy afines y amenazadas como el milano real (*Milvus milvus*) (Bustamante et al. 1997). Por otro lado, al ser el milano negro una especie que realiza amplios movimientos de campeo (autores inédito), el examen de los factores que condicionan su supervivencia puede ayudar a la detección de fenómenos negativos que se producen en áreas alejadas de los núcleos de cría e incluso fuera de los límites de las áreas protegidas de Doñana (ver p.ej., Bustamante et al. 1997, Ferrer y Harte 1997).

En síntesis, en el presente capítulo se estiman las tasas de supervivencia preadulto y adulta en la población de milanos negros de Doñana y se examina su respuesta ante factores ligados al individuo (sexo, condición física, condiciones en el nido natal) y el ambiente (climatología, disponibilidad de recursos, presencia de conoespecíficos, humanización del medio). Posteriormente se discuten los resultados obtenidos en relación con los conocimientos existentes para otras especies de vertebrados y se describe brevemente un marco poblacional en el que integrar conjuntamente la supervivencia y dispersión de los individuos, tema que se desarrollará en capítulos posteriores.

## **Material y métodos**

### *Estimación de las tasas de supervivencia*

Habitualmente se siguen tres metodologías distintas para estimar las tasas de supervivencia en estudios de vertebrados. En algunos trabajos se estima la supervivencia en base a la proporción de individuos de distinta edad, aprovechando que los cambios en la edad van acompañados de variaciones en el aspecto externo de los organismos (morfología, pigmentación). A veces puede determinarse la edad con fiabilidad en individuos muertos o capturados a través por ejemplo de cortes histológicos en dentición (véase como muestra

Travaini 1994, Brown 1997). En otras ocasiones es posible hacer un seguimiento detallado (frecuentemente radiotelemétrico) de los individuos objeto de estudio de modo que se puede detectar la muerte de aquellos y determinar sus causas (Ferrerías et al. 1992, Bowman et al. 1995, Burger et al. 1995). No obstante estas dos metodologías tienen algunos inconvenientes. En el caso del examen de la estructura de edades de la población es difícil establecer muestreos homogéneos, éstos se encuentran limitados a especies que presentan algún tipo de variabilidad ligada a la edad. Por su parte, los seguimientos individualizados mediante técnicas radiotelemétricas son muy costosos y difíciles de aplicar a grandes poblaciones de individuos de larga vida.

En la actualidad los métodos más comúnmente utilizados para evaluar tasas de supervivencia son los de captura-recaptura que, esencialmente, juegan con la probabilidad de que un individuo que es marcado y reintegrado a la población de origen sea detectado nuevamente. La metodología analítica propuesta para este tipo de métodos se basa esencialmente en la construcción de matrices en las que cada individuo marcado posee una historia de captura y posteriores reavistamientos. En nuestro estudio sobre supervivencia juvenil y adulta del milano negro en el área de Doñana se partió inicialmente de toda la información existente sobre captura-recaptura de individuos entre 1989-1996 y 1992-1997 respectivamente. Con estos datos se construyeron las matrices de captura-recaptura que se analizaron mediante el Programa SURGE 4.2 (Lebreton et al. 1992, Pradel y Lebreton 1993) que se basa en el modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS). Este modelo asume una dependencia temporal de las tasas de supervivencia y recaptura ( $S_t$ ,  $P_t$ ) y requiere que se cumplan una serie de requisitos: 1) el marcaje debe permitir la identificación individual, 2) dicho marcaje no debe afectar a la probabilidad de supervivencia, 3) los destinos individuales deben ser independientes y 4) las probabilidades de supervivencia y captura deben ser homogéneas en el grupo de análisis.

En el caso de la población de milanos negros de Doñana los puntos 1 y 2 se cumplen de modo evidente en nuestro estudio. Para comprobar si las asunciones 3 y 4 se cumplían

procedimos a utilizar los tests 2 y 3 del programa RELEASE (Burnham et al. 1987), considerando que recaptura y reavistamientos son equivalentes. Seguidamente, empleamos el Programa SURGE (Lebreton et al. 1992) para el ajuste del modelo mediante iteraciones sucesivas y para el cálculo de las razones de máxima verosimilitud (“maximum likelihood ratios”, LRT). Para cada modelo probado se estima una desviación relativa (“deviance”, DEV) que determina el ajuste relativo. La LRT resulta de la comparación de dos modelos (uno más restringido que otro). La selección del modelo final se hizo según el criterio de información de Akaike (“Akaike's Information Criterion”, AIC), descrito como:  $AIC = DEV + 2np$ , donde “np” es el número de parámetros estimables de cada modelo. El mejor modelo fue el que tuvo valores más bajos de AIC.

Para confeccionar las matrices de captura-recaptura destinadas a estimar las tasas de supervivencia juvenil hasta los dos años de edad seguimos inicialmente la metodología aconsejada por Clobert et al. (1990, 1994). Estos autores recomiendan un método para estimar las tasas de supervivencia juvenil y la proporción de reproductores por edades en aquellas especies en las que los individuos de una misma cohorte no se incorporan a la población reproductora a la misma edad. Este método asume que el primer reavistamiento de un individuo en su área natal corresponde a su primer intento de reproducción. Sin embargo, en el caso del milano negro no es así, ya que normalmente el primer control de los individuos después de ser anillados, se realiza en dormideros comunales, en los años prereproductores. Aunque hay individuos que se reproducen en su primer o segundo año de vida, la frecuencia con que esto ocurre es baja (0.008% y 0.163% de los individuos respectivamente), estando la edad media de la primera reproducción comprendida entre los 3-5 años (autores inédito). Por esta razón, y siguiendo a Hiraldo et al. (1996) que trabajaron con el cernícalo primilla (*Falco naumanni*, rapaz que presenta también reproducción retardada), modificamos la matriz inicial de captura-recaptura, de forma que se asumió que todos los individuos se extraen de la población después de su primer control (Tabla 3).

La bondad del ajuste del modelo inicial mostró heterogeneidad (Test 2, Programa



Release,  $X_{12}=18.51$ ,  $P<0.0001$ ). El Test 3 del Programa Release no pudo aplicarse debido a la estructura de los datos. El examen de estos datos reveló que la heterogeneidad mostrada por el Test 2 fue debida a las bajas tasas de recaptura y reavistamientos obtenidas durante los primeros años de estudio (1989-1990). Con el fin de eliminar esta heterogeneidad, en el cálculo de las tasas de supervivencia juvenil hasta los dos años de edad sólo se incluyeron los datos de captura-recaptura recopilados entre 1991-1996. Adicionalmente, con el mismo fin y dado que sólo un número mínimo de milanos negros regresaron al área de estudio en su primer año de vida, se consideró la supervivencia hasta los dos años de edad como un único tramo. De este modo se consideró a los individuos que fueron reavistados o no en su primer y/o segundo año de vida y se les asignó un valor de 1 ó 0 respectivamente en la columna siguiente a su año de nacimiento y marcaje (Tabla 3.). Tras estas consideraciones los datos mostraron homogeneidad (Test 2, Programa Release,  $X_3=6.91$ ,  $P=0.075$ ). En el ajuste de los modelos de supervivencia juvenil asumimos "a priori" que la supervivencia es dependiente por una parte del tiempo y por otra de la edad tal como se ha comprobado en otras especies de larga vida (véase sólo para aves de presa: Newton 1979, Hiraldo et al 1979, Hiraldo et al. 1996, Nicholls et al. 1980, Sarrazin et al. 1994, Bowman et al. 1995, Brown 1997, Newton et al. 1997).

La estima de las tasas de supervivencia juvenil entre los 2 y 4 años de edad no se pudo realizar debido a que la serie de años disponibles no fue suficiente para ello, y los tamaños de muestra fueron pequeños. Sin embargo, como se indicará más adelante, esto no impidió analizar los posibles factores que la condicionan utilizando los reavistamientos como indicador de la supervivencia hasta esta edad.

La supervivencia adulta se calculó sobre la base de aquellos individuos que habían sido controlados como reproductores. El primer control de reproducción de cada individuo fue considerado como su año de captura (Tabla 4). Como un paso previo en estos análisis se examinaron los posibles sesgos en las tasas de supervivencia según el sexo de los individuos. Debido al bajo número de individuos reproductores sexados hasta el momento en que se realizaron estos análisis no se pudo incluir el sexo como un factor en el SURGE.

**TABLA 3.** Historia de capturas-reavistamientos para individuos que fueron marcados como pollos. \* Captura o reavistamiento=1, sin captura o reavistamiento=0. Cada dígito representa la situación en cada uno de los años entre 1991 y 1996 (ambos incluidos), exceptuando el segundo dígito después del año de nacimiento de cada individuo que representa la situación en los dos años siguientes a éste; así si un individuo fue controlado al menos en uno de esos dos años aparecerá un 1. La historia 01010 significa que el individuo fue marcado en 1992, no visto ni en 1993 ni 1994 y visto por primera vez en 1995).

HISTORIA DE CAPTURA-REAVISTAMIENTO*	NÚMERO DE INDIVIDUOS
10000	105
10001	3
11000	32
10100	5
10010	4
01000	107
01100	27
01010	13
01001	1
00100	84
00110	21
00101	9
00010	74
00011	6

**TABLA 4.** Historia de captura y reavistamiento para individuos adultos reproductores. Los códigos representan la situación en cada año entre 1994-1997. 1=reavistamiento, 0=no reavistamiento. Como ejemplo, la historia 1101 significa, primer control considerado como año de captura 1994, reavistado en 1995, ausente en 1996 y reavistado de nuevo en 1997.

HISTORIA DE CAPTURA-REAVISTAMIENTO	NÚMERO DE INDIVIDUOS
1111	12
1000	14
1100	6
1010	1
1110	2
1101	1
0111	31
0100	6
0110	6
0101	1
0011	47
0010	29

Alternativamente, se analizaron las frecuencias de retorno de los individuos con relación a los sexos, para lo cual contamos con un total de 344 individuos de sexo conocido. El 89.9% de las hembras ( $N=172$ ) y el 80.8% de los machos ( $N=172$ ) que se controlaron la primera vez se reavistaron el año siguiente. Las diferencias en la frecuencia de reavistamiento entre machos y hembras no fueron significativas ( $\chi_1=3.83$ ,  $P=0.051$ ). En base a los resultados obtenidos, podemos asumir que las tasas de supervivencia fueron similares para machos y hembras, y por lo tanto utilizar conjuntamente datos de machos, hembras e individuos adultos de sexo desconocido. Contando con estos datos se estudió la bondad de ajuste del modelo inicial en el que supervivencia y probabilidad de recaptura fueron dependientes del tiempo ( $S, P$ ). Este modelo mostró heterogeneidad entre y dentro de grupos (Test2 y Test 3, Programa Release,  $X_{12}=30.08$ ,  $P=0.0027$ ). Esta heterogeneidad pudiera ser debida a que el esfuerzo de muestreo fue irregular a lo largo del estudio y particularmente menor durante los primeros años. Ello ha dado lugar a que en este periodo algunos individuos que permanecían con vida no fueran detectados. Para evitar este efecto solo se utilizaron datos de captura-recaptura de los años comprendidos entre 1994 y 1997. Tras esta transformación los datos no mostraron heterogeneidad (Test 2 y Test 3, Programa Release,  $X_4=9.06$ ,  $P=0.059$ ). Con el fin de obtener el mejor modelo, testamos algunas de las combinaciones potenciales de supervivencia ( $S$ ) y probabilidades de recaptura ( $P$ ). Se asumió que la supervivencia es independiente de la edad en individuos adultos reproductores tal como ocurre en especies de larga vida (ver arriba). Se evaluaron modelos simples en que la supervivencia y recaptura variaban con el tiempo ( $t$ ).

### *Factores que condicionan la supervivencia juvenil*

Se realizaron dos grupos de análisis diferentes: el de los factores que determinan la probabilidad de supervivencia: a) desde el abandono del nido hasta los dos años de vida y b) entre el segundo y cuarto año de vida, edad a la que la mayor parte de los individuos han alcanzado el estatus reproductor. Es conveniente aclarar como punto previo que, al ser anillados los pollos a una edad muy próxima a la que abandonan el nido (entre los 20-30 días

de edad), cabe esperar que aquellos individuos que no se han vuelto a ver después de anillados han muerto con posterioridad al periodo de estancia en el nido. Esto nos asegura no estar confundiendo en nuestros resultados los condicionantes que determinan la mortalidad antes y después del vuelo ya que éstas podrían estar afectadas por factores muy diferentes.

Para la determinación de las variables dependientes nos basamos en los reavistamientos de individuos que con seguridad habían alcanzado una edad determinada. Estos reavistamientos se asimilaron a supervivencia. Para determinar los factores que condicionan la probabilidad de supervivencia juvenil entre el vuelo y los dos años de vida consideramos como variable dependiente si cada individuo había sido reavistado o no a la edad de dos años o más. Esta variable dependiente adquirió dos valores (1= reavistamiento, 0= no reavistamiento). En el caso de los factores que determinan la supervivencia entre los dos y cuatro años de edad consideramos si aquellos individuos que habían alcanzado los dos años de edad habían sido reavistados o no (1/0) cuando tenían cuatro o más años.

En cada uno de los análisis la variable dependiente fue confrontada con las variables que evaluaban las características del individuo y de las condiciones existentes en el nido natal, la calidad del territorio natal y, finalmente, las características ambientales existentes en el año de nacimiento (Tabla 5). Dentro de las características individuales se estudió el efecto de la condición física. Esta variable fue expresada como los residuos de la regresión entre el peso y la longitud de la séptima primaria poco antes de volar (esta última como estimador del tamaño y edad de los pollos). Debido a que las tasas de crecimiento son diferentes entre pollos únicos, nacidos primeros, segundos o terceros (Hiraldo et al. 1990, Viñuela y Bustamante 1992) estas regresiones se hicieron separadamente para pollos únicos ( $r=0.51$ ,  $N=100$ ,  $P=0.001$ ), primeros ( $r=0.55$ ,  $N=72$ ,  $P<0.001$ ), y segundos y terceros ( $r=0.62$ ,  $N=61$ ,  $P<0.001$ , la ecuación fue similar para estos dos grupos). Para evaluar el efecto de la calidad de los territorios de nacimiento se usaron las cuatro variables que se indican en Métodos Generales (ver Tabla 2 y 5). También se estudió el efecto de una serie de variables que miden las características del área natal de una forma más general. Estas variables fueron: las distancias

del nido natal al borde de la marisma, al límite del Parque Nacional, y a la carretera asfaltada más próxima y la densidad de parejas reproductoras en un radio de 1 km (Tabla 5). En el milano negro, el éxito reproductor está influido por la presencia de conejos y otros recursos alimenticios dentro de la pequeña zona que defienden alrededor del nido. La densidad de estos recursos es mayor en las áreas de reproducción cercanas a la marisma (Viñuela et al. 1994). Por lo tanto, la calidad del área de nacimiento estará influenciada por la localización de los mismos con respecto a la marisma. La presencia humana y sus transformaciones derivadas de la misma pueden también provocar variaciones en la disponibilidad de recursos alimenticios y, por tanto, en la calidad de los territorios, así como influenciar la supervivencia de los individuos por persecución directa o indirecta (fundamentalmente uso de venenos). Se utilizaron la distancia a la carretera más próxima y al borde del Parque Nacional como evaluadores de molestias potenciales, mortalidad, y como indicadores de presencia humana. Adicionalmente la densidad de parejas reproductoras en la zona de nacimiento puede ser también un buen evaluador de la calidad de la misma como un reflejo de la disponibilidad de alimento (Newton 1979). El milano negro puede reproducirse a altas densidades llegando a formar colonias laxas (Cramp y Simmons 1980) lo cuál estaría determinado por una serie de ventajas relacionadas con comportamientos cooperativos en la búsqueda de alimento y defensa del territorio. Nidificar a alta densidad puede, no obstante, implicar también una serie de costes como pueden ser la sobreexplotación de los recursos tróficos, mayor riesgo de parasitación, mayor inversión en la defensa del territorio, pérdida de paternidad...etc (Wittenberger y Hunt 1985, Møller 1987, Siegel-Causey y Kharitonov 1990, Birkhead y Møller 1992, Tella 1996).

El último grupo de variables independientes consideradas hace referencia a características ambientales (presencia de competidores) e indicadores de la variabilidad interanual. En la población estudiada, como en otras zonas de marismas, son comunes las fuertes variaciones interanuales en los niveles de lluvias otoño-invernales y, consecuentemente, en la disponibilidad anual de recursos alimenticios asociados a zonas inundadas (Valverde 1967, Cota Galán et al. 1977, García Novo et al. 1975). Dichas variaciones interanuales

pueden influenciar el éxito reproductor del milano negro, la condición con la que vuelan los pollos y, consecuentemente, la supervivencia de los mismos (Gende et al. 1997, Steenhof et al. 1997). Con el fin de detectar estos efectos potenciales, se tuvieron en cuenta dos variables. La precipitación en los meses previos al comienzo de la estación reproductora evaluó la disponibilidad de alimento. Por su parte, la productividad media de la población en el año de nacimiento de cada individuo evaluó el número de competidores potenciales. Es previsible que pollos nacidos en años con alta productividad se encuentren en mejor condición física y, consecuentemente, muestren mayor supervivencia (Tabla 5).

### *Factores que condicionan la supervivencia adulta*

Cabe esperar que, tal como se conoce para otras especies, las causas de mortalidad entre individuos juveniles y adultos sean diferentes (ver p.ej., Spear y Nur 1994). Así, los factores que determinan la posibilidad de sobrevivir en la etapa adulta se analizaron por separado respecto a los que condicionan la supervivencia preadulta..

Para determinar los factores que condicionan la supervivencia adulta, la probabilidad de supervivencia de los individuos se evaluó asimilándola a la probabilidad de reavistamiento. De hecho (véase más abajo) ambas tasas son muy similares dada la alta probabilidad de recaptura que mostraron nuestros datos. De este modo obtuvimos una variable binomial con valores de 1/0 (reavistamiento/no reavistamiento). Esta variable dependiente fue confrontada con variables independientes que evaluaban las características del individuo, aquellas relacionadas con su reproducción el año anterior y las características físicas del hábitat en su territorio concreto (ver Tabla 6).

### *Procedimiento estadístico seguido en el cálculo de los factores que condicionan la supervivencia juvenil y adulta*

Inicialmente se realizó un tratamiento exploratorio mediante análisis univariantes. Posteriormente se generaron Modelos Lineares Generalizados (GLM<sub>s</sub>) para obtener una

descripción matemática de las probabilidades de supervivencia. Tanto para la supervivencia juvenil como adulta, en la realización de estos modelos se asumió una distribución binomial de errores (1/0, se reavista o no) y una función de enlace logística (equivalente a una regresión logística). Las especificaciones generales sobre este tipo de análisis se pueden ver en Métodos Generales.

## Resultados

### *Reavistamientos*

Considerando las cohortes de individuos nacidos entre 1991 y 1994, el 25.7% ( $N=548$ ) de los individuos nacidos en estos años fueron reavistados en el área de estudio durante su primer o segundo año de vida. Si atendemos a cada cohorte por separado estos porcentajes fueron: 1991, 27.5% ( $N=149$ ); 1992, 26% ( $N=146$ ); 1993, 25.2% ( $N=115$ ); y finalmente 1994, 38.4% ( $N=138$ ).

Para los individuos que habían sobrevivido hasta los dos años de vida, calculamos el porcentaje de los mismos que fueron reavistados con cuatro años vida. Para estos cálculos sólo se pudieron considerar las cohortes de los años 1991 y 1992, debido a que para los retornos tuvieron que pasar al menos 4 años desde que el individuo nació. De 74 individuos (los cuáles sobrevivieron hasta sus dos años de vida), 28 retornaron entre los dos y cuatro años de edad (37.8 %). Para cada una de las dos cohortes, el porcentaje de individuos que retornaron fue: 1991, 41.5% ( $N=41$ ); y 1992, 33.3% ( $N=33$ ).

La tasa de reavistamientos individuos adultos considerando las capturas y reavistamientos de los años 1994-1997 fue del 76.51% ( $N=396$ ). Separando por años los porcentajes fueron: 1994-1995, 76.1% ( $N=73$ ); 1995-1996, 82.1% ( $N=134$ ); 1996-1997, 73% ( $N=189$ ).

**TABLA 5.** Variables analizadas para determinar los factores que condicionan las supervivencia juvenil y adulta y las distancias de dispersión natal. \*Con un asterisco se señalan las variables no tenidas en cuenta en los análisis de dispersión natal, y con una cruz (+) las que no se han considerado en los análisis de supervivencia.

---

## **CARACTERÍSTICAS DEL INDIVIDUO Y DE SUS CONDICIONES NATALES**

+SEXO: Determinado en los pollos por técnicas moleculares, en adultos por comportamiento copulatorio o técnicas moleculares.

+EDAD: En años de vida.

EDAD DE LOS PADRES: Edad del padre o de la madre del individuo (en años). Sólo para aquellos individuos cuyos progenitores que estuvieran marcados con anillas de PVC o metal.

FECHA DE PUESTA: Fecha de puesta del primer huevo en el nido que nació el individuo (día 1=1 de marzo).

TAMAÑO DE PUESTA: Número de huevos puestos en el nido que nació el individuo.

POLLOS NACIDOS: Número de pollos que nacieron en el nido que nació el individuo, incluido él mismo.

POLLOS VOLADOS: Número de pollos que alcanzaron la edad de volar en el nido que nació el individuo, incluido él mismo.

ORDEN DE NACIMIENTO: Orden de eclosión en la puesta en que nació el individuo. Se clasificaron como único, primeros, segundos y terceros.

CONDICIÓN FÍSICA: Calculada como se indica en el texto, para individuos de edad comprendida entre los 20 y 30 días de edad.

## **CALIDAD DEL TERRITORIO**

% DE AÑOS CON PREDACIÓN: Años con predación sobre el total de intentos reproductores en el territorio.

PRODUCTIVIDAD GLOBAL: Número total de pollos volados dividido entre el total de intentos reproductores en el territorio.

PRODUCTIVIDAD SIN PREDACIÓN: Similar a la variable anterior, pero excluyendo en su cálculo los fracasos debidos a predación.

% DE AÑOS DE OCUPACIÓN: Años en los que el territorio se ocupó respecto al total de años controlado.

## **CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA NATAL**

DISTANCIA AL BORDE DEL PARQUE NACIONAL: (m) Medida en línea recta desde el nido de nacimiento hasta el límite del Parque. En caso



(Tabla 5, continuación)

---

de encontrarse dicho territorio fuera de estos límites, esta variable tomó valores negativos.

**\*DISTANCIA A LA CARRETERA MÁS PRÓXIMA:** (m) Distancia más corta en línea recta desde el nido natal hasta la carretera asfaltada más próxima.

**DISTANCIA A LA MARISMA:** (m) En línea recta desde el nido de nacimiento hasta el borde más próximo de la marisma, considerándose como borde el límite de la zona inundable.

**DENSIDAD:** Número de territorios ocupados por conespecíficos en un radio de 1 km en torno al nido de nacimiento

### **CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES E INDICADORES DE VARIABILIDAD INTERANUAL**

**PRODUCTIVIDAD MEDIA ANUAL:** Número medio de pollos producidos en la población el año de nacimiento. Calculado dividiendo el número total de pollos que vuelan ese año entre el número total de parejas que se reproducen el mismo año.

**PLUVIOSIDAD:** Número total de litros que llovieron durante el periodo previo a la estación reproductora en la que nace el individuo (Septiembre a Marzo).

---

**TABLA 6.** Variables utilizadas en los análisis de los factores que determinan la supervivencia de adultos reproductores.

---

**SEXO:** Determinado por comportamiento copulatorio en la mayoría de los casos (debido a que se trata de individuos reproductores), y en algunos individuos por técnicas moleculares.

**EDAD:** En años, durante la reproducción previa a la que se detecta si retorna o no.

**PUESTA:** Si el individuo, en el territorio que ocupa, llega a poner huevos o no (1,0).

**ÉXITO:** Si en el territorio donde se reproduce vuela algún pollo o no (1,0).

**DISTANCIA AL BORDE DEL PARQUE NACIONAL:** En metros, desde el nido en que se reproduce al límite del Parque Nacional.

**DISTANCIA A LA CARRETERA MÁS PRÓXIMA:** En metros, desde el nido en que se reproduce hasta la carretera asfaltada más próxima.

**DISTANCIA A LA MARISMA:** En metros, desde el nido en que se reproduce hasta el borde de la zona inundable.

**DENSIDAD:** Número de parejas reproductoras de conespecíficos en un radio de 1 km en torno al territorio donde se reprodujo el individuo.

---

### *Estimación de la supervivencia juvenil*

La estimación de supervivencia juvenil se realizó considerando 8 modelos diferentes. Dos de estos modelos tuvieron unos valores de AIC muy similares ( $S_eP_t$  y  $S_{at}P_a$ ) (Tabla 7). En estos casos ambos modelos pueden considerarse virtualmente similares (Anderson et al. 1994). Nosotros consideramos que el modelo con un AIC más bajo, que asume una supervivencia dependiente de la edad (hasta y después de los dos años) y una tasa de recaptura dependiente del tiempo ( $S_eP_t$ ), es preferible según el principio de parsimonia (elección del modelo más sencillo). Como resultado, la tasa de supervivencia hasta los dos años de vida fue de 0.44 (de=0.340). El modelo proporcionó diferentes tasas de recaptura según el periodo de observación: 1992-1993: 0.467 (de=0.630); 1993-1994: 0.375 (de=0.668); 1994-1995: 0.540 (de=0.816). El programa no proporcionó los valores de recaptura para el periodo 1995-1996.

### Estimación de la supervivencia adulta

Para calcular la supervivencia adulta se testaron 4 modelos independientes de la edad. El modeló con menor AIC fue aquel en el que la supervivencia dependió del tiempo y en que la probabilidad de recaptura fue constante ( $S_t, P$ ) (Tabla 7). Las tasas de supervivencia adulta calculadas con este modelo para los años analizadas fueron: 1994:0.617( $de=0.82$ ); 1995: 0.828 ( $de=0.496$ ); 1996: 0.742 ( $de=0.471$ ). La probabilidad de recaptura fue constante: 0.957 ( $de=0.298$ ).

**TABLA 7.** Modelos potenciales de supervivencia para juveniles y adultos reproductores de milano negro en la población de Doñana. El mejor modelo seleccionado en cada caso aparece en negrita.\* $S$ = probabilidad de supervivencia,  $P$ = probabilidad de reavistamiento,  $t$ = dependiente del tiempo,  $e$ = dependiente de la edad,  $N_p$ =Números de parámetros estimados,  $L$ =Función de probabilidad, AIC= Criterio de información de Akaike  $=2N_p + (-2\ln L)$ .

MODELO*	$N_p$	$-2\ln L$	AIC
<b>Juveniles</b>			
$S_a P$	3	903.7	909.7
$S_a P_a$	4	901.5	909.5
<b><math>S_a P_t</math></b>	<b>6</b>	<b>865.4</b>	<b>877.0</b>
$S_a P_{at}$	12	854.5	878.5
$S_{at} P_a$	11	855.0	877.4
$S_{at} P_t$	14	854.5	882.5
$S_{at} P_{at}$	20	854.5	894.5
<b>Adultos</b>			
$S P$	2	296.3	300.3
$S P_t$	4	296.0	304.0
<b><math>S_t P</math></b>	<b>4</b>	<b>291.2</b>	<b>298.2</b>
$S_t P_t$	6	291.2	303.3

### *Factores que condicionan la supervivencia juvenil*

Atendiendo a los análisis univariantes, y para la supervivencia hasta los dos años de edad, la única variable de las consideradas como indicadoras de las características del individuo, que tuvo un efecto significativo fue la fecha de puesta; los individuos que sobrevivieron habían nacido en fechas más tempranas en la estación reproductora que los que desaparecieron (U de Mann-Whitney,  $Z=-2.113$ ,  $P=0.035$ ): La fecha de puesta media para los que sobreviven fue 49 ( $de=9.96$ ,  $N=77$ ), mientras que la fecha de puesta media para los que no sobreviven=52,  $de=11.35$ ,  $N=231$ ). El resto de las variables analizadas no mostró ningún efecto significativo (Pruebas de la Chi-cuadrado y U de Mann-Whitney, en todos los casos  $P>0.05$ ).

Para analizar el efecto de la calidad del territorio natal sobre la supervivencia se separaron dos grupos de variables (Tabla 5). De las variables relacionadas con las reproducciones ocurridas en ese territorio, ninguna tuvo efecto sobre la supervivencia hasta los dos años (U de Mann-Wittney,  $P>0.05$  en todas las comparaciones). Sin embargo dentro de aquellas variables que indican calidad del territorio medida a través de características físicas del hábitat, tanto la distancia a la marisma como la densidad influenciaron significativamente la supervivencia. La distancia a la marisma tuvo un efecto negativo sobre la supervivencia, es decir, los individuos que sobrevivieron habían nacido en nidos más al borde de las marisma que los que no (U de Mann-Wittney,  $Z=-2.380$ ,  $P=0.017$ : distancia a la marisma para los que sobreviven:1233,  $de=1624$ ,  $N=177$ , distancia a la marisma para los que no sobreviven: 1541.03,  $de=1657$ ,  $N=429$ ). El efecto de la densidad de parejas reproductoras en torno al nido natal fue positivo, de forma que los individuos que sobrevivieron habían nacido en zonas más densas que los que no (U de Mann-Wittney,  $Z=-2.780$ ,  $P=0.005$ : densidad media para los que sobreviven=21 parejas,  $de=17$ ,  $N=67$ ; densidad media para los que no sobreviven=14 parejas,  $de=12$ ,  $N=196$ ).

En cuanto a las variaciones anuales en la disponibilidad de alimento estimada a través de la pluviosidad y la productividad media anual de la población, no fueron diferentes entre individuos que sobrevivieron o no, es decir los individuos que sobrevivieron no nacieron en

años de mayor o menor pluviosidad o productividad media de la población (Tests de U de Mann-Wittney,  $P > 0.05$ ).

La aplicación de Modelos Lineares Generalizados (GLMs) proporcionó una descripción matemática de la probabilidad de supervivencia juvenil. El mejor modelo obtenido (aquel que mostró una menor "deviance" residual) explicó únicamente el 3.5% de la "deviance" original y no mostró sobredispersión (deviance media=1.1). Sólo la densidad de reproductores en un radio de 1 km del territorio natal entró significativamente en el modelo (Tabla 8). El modelo final indica que la probabilidad de que un individuo sobreviva hasta los dos años es mayor cuanto mayor es la densidad en la zona de su nido natal (Fig. 5).

La probabilidad de supervivencia entre los dos y los cuatro años de edad fue independiente de todas las variables consideradas, tanto cuando se llevaron a cabo análisis univariantes como al aplicar GLMs. En todos los casos los niveles de significación fueron mayores de 0.05.

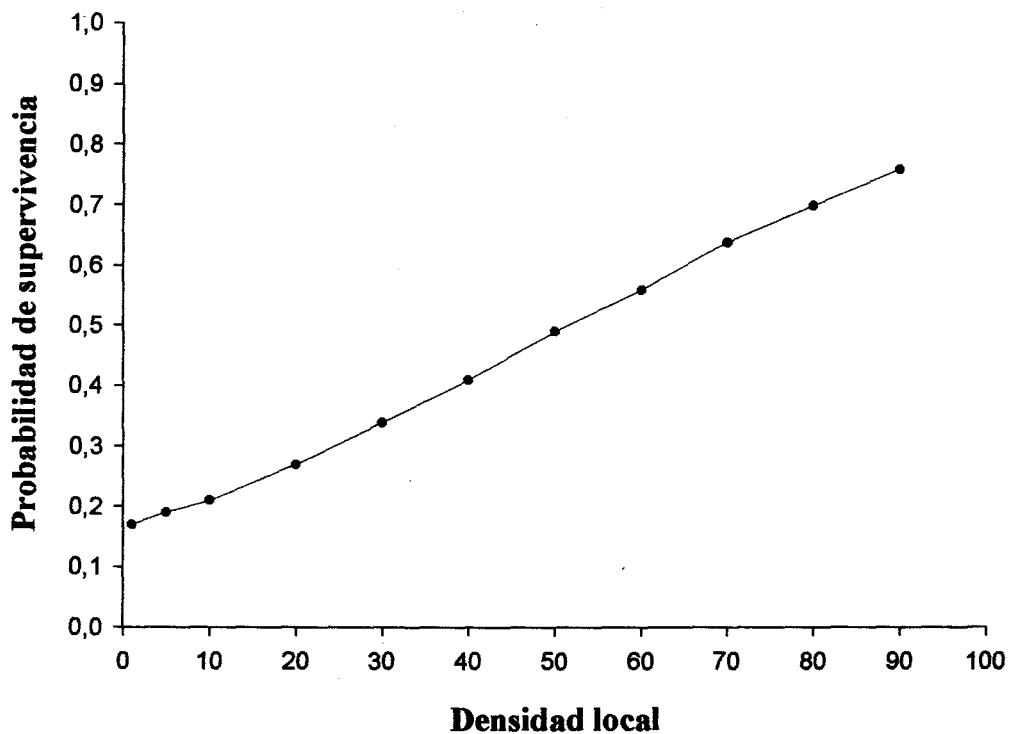
### *Factores que condicionan la supervivencia adulta*

Los análisis univariantes revelaron que los machos que se reprodujeron con éxito tuvieron una mayor supervivencia que los que fracasaron (89.9%, N=69 vs. 74.1%, N=85;  $X^2=5.184$ ,  $P=0.023$ ). El resto de las variables no tuvo ningún efecto sobre la probabilidad de supervivencia de los machos y ninguna variable lo tuvo sobre la de las hembras.

Siguiendo el mismo procedimiento que en los análisis de la supervivencia juvenil, en este caso se realizaron también Modelos Lineares Generalizados para estudiar el efecto de las variables recogidas en la Tabla 6 y obtener una descripción matemática de la probabilidad de supervivencia para individuos adultos reproductores. Obtuvimos un modelo significativo que absorbió el 14.39% de la "deviance" inicial y no mostró sobredispersión de los datos ("deviance media"=0.97). En el modelo final entraron significativamente tres variables: haberse reproducido con éxito o no el año anterior (25.1% de la deviance absorbida), la densidad en torno al territorio de reproducción (30.6%), y la interacción entre densidad y

**TABLA 8.** Modelo GLM para la probabilidad de supervivencia hasta los dos años de vida

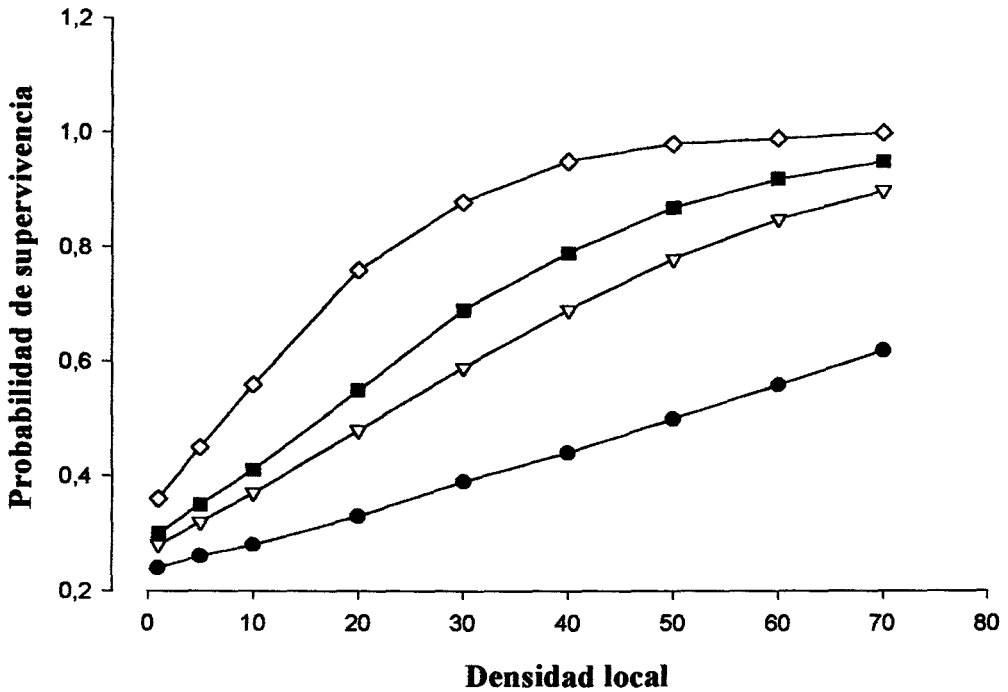
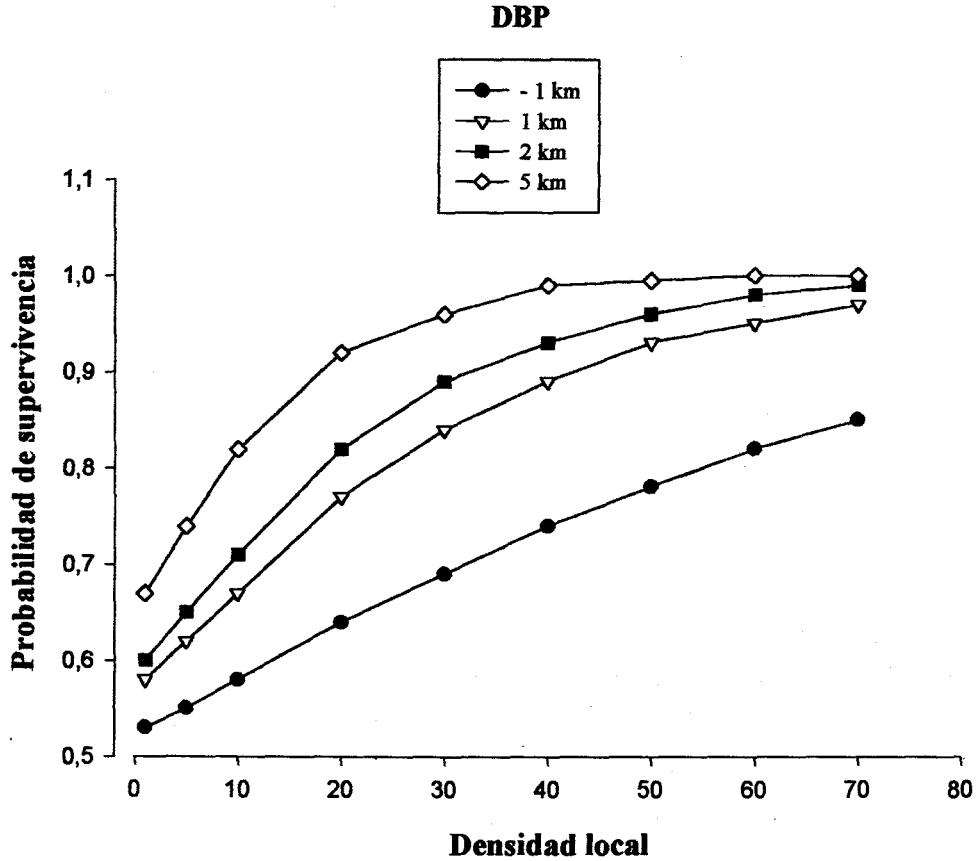
	<b>PARÁMETRO ESTIMADO</b>	<b>ERROR ESTÁNDAR</b>
CONSTANTE	-1.603	0.2252
DENSIDAD	0.031	0.0095
DEVIANCE RESIDUAL	288.110	
GL	261	

**FIGURA 5.** Representación de la probabilidad de supervivencia juvenil según la densidad local en el territorio de nacimiento.

distancia al borde del Parque Nacional (43.9%) (Tabla 9). Esto indica que la probabilidad de supervivencia es mayor para los individuos que se reproducen con éxito en zonas densas alejadas del borde del Parque Nacional. El efecto de reproducirse o no con éxito fue más acusado para individuos que viven en zonas poco densas. Además, el efecto de la distancia al borde del Parque fue más acusado para los individuos que fracasaron la reproducción en comparación con los que se reprodujeron exitosamente (Figura 6).

**TABLA 9:** Modelo GIM para la probabilidad de supervivencia de adultos reproductores.

	PARÁMETRO ESTIMADO	ERROR ESTÁNDAR
CONSTANTE	-1.089	0.689
ÉXITO	1.273	0.440
DENSIDAD	0.035	0.025
DISTANCIA AL BORDE DEL PARQUE	$8.51 \cdot 10^{-5}$	$1.51 \cdot 10^{-4}$
DENSIDAD * DISTANCIA AL BORDE DEL PARQUE	$1.09 \cdot 10^{-5}$	$8.75 \cdot 10^{-6}$
DEVIANCE RESIDUAL	161.280	
GL	166	



**FIGURA 6.** Representación de la probabilidad de supervivencia de adultos reproductores que tuvieron éxito en la reproducción (arriba) o no (abajo), en relación con la distancia desde sus territorios al Borde del Parque Nacional (DBP).



## Discusión

### *Bondad de las estimas*

Nuestras estimas de supervivencia juvenil resultaron superiores a las frecuencias de reavistamiento hasta los dos años de edad observadas en la población estudiada (44% vs 25.7%). Por otra parte, las tasas de supervivencia adulta estimadas a través de métodos de captura-recaptura (entre 62-82% según el año de observación) fueron muy similares a las frecuencias de reavistamiento de estas aves (tasa anual del 76.5%, entre 73-82.1% según el año de observación). Estos resultados son lógicos si se tiene en cuenta que buena parte de los individuos que se encontraban vivos a los dos años de edad no son detectados hasta su tercer o cuarto año de vida e incluso más tarde; consecuentemente la probabilidad de recaptura es baja (37-54% según el año de observación). Por el contrario, la probabilidad de recaptura de las aves adultas es muy elevada (95%) lo que indica que muy pocos individuos escapan al control.

### *Tasas de supervivencia y factores que las determinan*

En la población de milano negro de Doñana la tasa de supervivencia de las aves juveniles entre el vuelo y los dos años de edad es del 44.% mientras que la supervivencia adulta oscila en torno al 75.%. Estas diferencias en las tasas de supervivencia asociadas a la edad de los individuos se encuentran en la línea de lo que se ha hallado en otras especies de vertebrados con estrategias de vida muy diferentes: la supervivencia se incrementa conforme el individuo alcanza la edad reproductora: albatros (Croxall et al 1990), anátidas (Francis et al. 1992, Nichols et al. 1992, Arnold y Clark 1996), limícolas (Peach et al. 1994), álcidos (Chapdelaine 1997), aves de presa (Hiraldo et al. 1979, Nichols et al. 1990, Sarrazin et al. 1994, Bowman et al. 1995, Houston et al. 1995, Hiraldo et al. 1996, Brown 1997, Newton et al. 1997), passeriformes (Koivula et al. 1996) (ver Tabla 10).

El valor hallado para la tasa de supervivencia juvenil en el milano negro representa un

**TABLA 10.** Estimaciones de supervivencia juvenil y adulta en varias especies de aves de presa. Las estimaciones de supervivencia juvenil hacen referencia a tasas durante el primer año de vida excepto para *Aquila adalberti* y *Gypaetus barbatus* (periodo preadulto) y *Milvus migrans* (dos primeros años de vida).

ESPECIE	SUPERVIVENCIA JUVENIL	SUPERVIVENCIA ADULTA	AUTORES
<i>Accipiter nisus</i>	31-49	67-71	Newton 1986, Newton et al. 1993
<i>Falco naumanni</i>	34	71	Hiraldo et al. 1996
<i>Falco tinnunculus</i>	32	66	Village 1990
<i>Falco peregrinus</i>		79	Gould y Fuller 1995
<i>Circus cyaneus</i>	36	18-68	Etheridge et al. 1995
<i>Aquila adalberti</i>	16	94	Ferrer 1993
<i>Gyps fulvus</i>	86	99	Sarrazín et al. 1994
<i>Gypaetus barbatus</i>	13	94	Brown 1997
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	71-95	88	Bowman et al. 1995
<i>Milvus milvus</i>	44-60		Bustamante et al. 1997
<i>Milvus migrans</i>	44	61-82	Forero 1998, esta Tesis

valor relativamente normal cuando se compara con las tasas conocidas en otras especies de aves de presa (Tabla 10). Probablemente, las tasas ofrecidas para el milano negro sean relativamente aún más altas que en otras especies puesto que se han calculado para los dos primeros años de vida y la mayor parte de la información de otros estudios hacen referencia sólo al primer año de vida de los individuos.

En general, nuestras estimaciones de supervivencia presentan unas desviaciones standard que pueden considerarse elevadas. Además, los modelos GLM ajustados para detectar los factores que determinan la probabilidad de supervivencia explicaron un bajo porcentaje de la varianza original (supervivencia preadulto: 3,5%; supervivencia adulta: 14,39%). Esto indica que buena parte de las probabilidades de supervivencia, especialmente la de juveniles, deben explicarse

por factores que no han sido evaluados. Entre ellos deben encontrarse los asociados a los procesos de migración e invernada. Tampoco cabe descartar que en el milano negro, tal como se ha comprobado en otras especies de aves, los episodios de mortalidad no se asocien preferentemente con una causa o factor y por tanto puedan ser considerados como “azarosos” en la medida que cualquier miembro de la población puede verse afectado por igual (Hedgren 1981). Tampoco cabe excluir que el efecto de procesos poco predecibles como la persecución humana a lo largo de toda su área de distribución y la predación estén enmascarando presiones selectivas asociadas a la calidad de los individuos o territorios (véase Sydeman 1993, McFadzen y Marluff 1996). El hecho de que entre los 2 y los 4 años de edad ningún factor de los analizados se asocie a la supervivencia en el milano negro refuerza la opinión de que buena parte de los procesos de mortalidad deben desencadenarse por múltiples factores no predecibles. En poblaciones de alimoches del norte de la Península Ibérica se ha comprobado una tendencia similar: la supervivencia juvenil (hasta los dos años) aparece ligada a factores relacionados con las condiciones de desarrollo del pollo mientras que hasta los cuatro años no está ligada a factores evaluables (O. Ceballos y J.A. Donázar, inédito).

En otras especies de aves se han detectado efectos significativos sobre la supervivencia de los individuos de factores tales como la calidad del hábitat (Bendel y Therres 1993), la disponibilidad de alimento en el año de nacimiento (Aebischer y Wanless 1992, Francis et al. 1992, Lindsey et al. 1995, Houston y Francis 1995), la fecha de nacimiento del pollo y el tamaño de la puesta o de la pollada a la que pertenece (Perrins 1966, Nisbet y Drury 1972, Parsons et al. 1976, Hedgren 1981, Ormerod y Tyler 1993, Harris et al. 1994). Estas observaciones se explican en base a que los pollos nacidos en territorios de baja calidad o en años con escasa disponibilidad de recursos, en las fases tardías de la estación reproductora y en polladas de mayor tamaño relativo poseerían unas habilidades competitivas menores frente a otros jóvenes nacidos en condiciones opuestas (Fretwell 1969, Nisbet y Drury 1972, Nilsson y Smith 1989) y podrían estar más expuestos a epizootias (Parsons et al. 1976).

En el caso del milano negro en Doñana, sólo un factor determina variaciones en

la probabilidad de supervivencia hasta los dos años de edad: la densidad de territorios de conespecíficos en un radio de un kilómetro del nido natal. La razón de este resultado puede ser doble: por una parte la densidad de milanos negros nidificantes puede ser una variable indicadora de la calidad global de un área puesto que las máximas densidades de esta especie, tal como ocurre en muchas rapaces (Newton 1979), se dan en zonas de alta disponibilidad de recursos (Viñuela et al. 1994). Por otro lado, el hecho de que los pollos se independizen en una zona donde se ubican muchos otros nidos de milano negro puede incrementar las posibilidades de obtener recursos tróficos a través de conductas como las adopciones temporales (Bustamante e Hiraldo 1990a), el cleptoparasitismo (Sunyer 1988) o el refuerzo social en la búsqueda del alimento (Gochfeld y Buger 1982, Hiraldo et al. 1993. Buckley 1996). Adicionalmente, asociándose con otros conespecíficos, los jóvenes milanos negros reducirían sus posibilidades de muerte por factores tales como la predación a través de mecanismos de asentamiento en lugares seguros ya ocupados por otros individuos (dormideros) o de defensa comunal (Lack 1968, Weatherhead 1983). Las observaciones llevadas a cabo en el área de estudio revelan que tras el periodo de dependencia de los padres, que dura aproximadamente 29 días (Bustamante e Hiraldo 1990, 1993) los juveniles pueden visitar dormideros y asentarse temporalmente en ellos antes de migrar. Habitualmente estos dormideros se sitúan en las áreas más productivas y con mayor densidad de reproductores (ver Area de estudio y Fig. 1).

Las tasas de supervivencia adulta en la población objeto de estudio, como se ha mencionado antes, estuvieron alrededor del 75%. Aquí nos encontramos con un valor relativamente bajo cuando se compara con los obtenidos para otras especies de rapaces (Tabla 10). El valor encontrado por nosotros es similar al hallado para especies de menor tamaño como el gavilán, el cernícalo primilla o el halcón peregrino. Esta baja tasa de supervivencia adulta puede explicarse teniendo en cuenta los resultados obtenidos en los análisis de los factores que la condicionan. El GLM reveló que el reproducirse en las proximidades o fuera de los límites del Parque Nacional determina una reducción en la probabilidad de supervivencia. Es evidente que esta variable refleja la influencia de la humanización y

transformación del medio. En zonas externas al Parque Nacional existen cultivos intensivos y cotos de caza menor donde los riesgos de muerte para las rapaces son elevados. Estos riesgos pueden estar asociados al uso de técnicas destructivas tales como la caza ilegal o el envenenamiento (información inédita). De hecho, los casos conocidos de envenenamientos de milanos negros y otras aves de presa y de caza ilegal tienen lugar habitualmente en estas áreas limítrofes (información inédita). La reducción reciente en las poblaciones de especies como el águila imperial y el milano real ha tenido ha sido también más acusada en zonas externas y limítrofes al Parque Nacional (Bustamante et al 1997, M.Ferrer, inédito). En el milano negro se han apreciado reducciones importantes en el número de individuos reproductores de los núcleos que ocupan los pinares del Parque del Entorno de Doñana y de las zonas aledañas a cultivos; así por ejemplo la especie ha desaparecido recientemente de zonas como el Arroyo La Rocina y Hato Ratón y se ha reducido en más de un 50% en puntos La Juncosilla, Pinar de La Matanza y Pinar de Los Pájaros (autores inédito).

En el modelo GLM, interaccionando con la distancia al borde del Parque Nacional aparece la densidad de conespecíficos como variable que explica una fracción importante de la “deviance” absorbida por el modelo. Como en el caso de la supervivencia juvenil cabe argumentar que el nidificar en zonas densas puede tener ventajas derivadas de una mayor calidad del medio como de la potenciación intraespecífica en la obtención y defensa de los recursos. La interacción observada señala que la probabilidad de supervivencia se potencia en áreas de fuerte densidad de nidificantes situadas lejos de zonas limítrofes o externas al Parque Nacional. Finalmente, el modelo señala que el fracasar en la reproducción se asocia a menores probabilidades de supervivencia al año siguiente. Ello puede estar motivado por al menos dos factores. En primer lugar las variaciones en la calidad de los individuos pueden dar lugar a que aves que han fracasado en la reproducción, sean preferentemente individuos de menor calidad y capacidad competitiva, con lo que su probabilidad de supervivencia va a ser más baja. Por otro lado, puede tratarse de un efecto derivado del hecho de que, muy probablemente, en todo territorio en que se produce la baja de algún adulto, se desencadena consecuentemente un

fracaso reproductor tal como se ha puesto de manifiesto en una población de aguiluchos pálidos (*Circus cyaneus*) escoceses sujeta a una intensa persecución humana (Etheridge et al. 1997). Con respecto a esta variable (reproducirse con éxito o no) en relación a la supervivencia, en resumen, podemos decir que es difícil discernir entre cuál de ellas es la causa y la consecuencia.

### *Supervivencia y procesos dispersivos*

Hasta aquí hemos discutido los resultados en el contexto de los conocimientos existentes sobre tasas de supervivencia juvenil y adulta en aves y de los factores que pueden estar condicionándolas. No obstante, tal como planteamos en la Introducción de este Capítulo, los resultados obtenidos serán de gran importancia en la interpretación de los procesos dispersivos. En primer lugar, es importante señalar que la probabilidad de detección de los individuos marcados es alta. Ello sugiere que la mayoría de los individuos que han sobrevivido hasta los dos años de edad han sido detectados. La pequeña diferencia entre tasa de reavistamiento y supervivencia hasta los dos años de vida puede ser debida al hecho de que existe una fracción de individuos que no regresan a la población hasta después de esta edad. Como consecuencia de todo lo anterior podemos afirmar que la fracción de dispersantes natales que ha debido escapar al control de los observadores es despreciable, si existe. En el caso de la dispersión reproductora esta fracción debe ser casi nula puesto que la tasa de recaptura de individuos adultos es muy elevada.

En segundo lugar, los resultados obtenidos son imprescindibles para enmarcar los procesos dispersivos en un contexto de presiones selectivas en el que la supervivencia es el factor que modela la disponibilidad de lugares de calidad variable para el asentamiento de individuos dispersantes. En el apartado de Síntesis de esta Tesis se plantea una visión integradora teniendo en cuenta los conocimientos sobre supervivencia y los procesos dispersivos en la población estudiada. Es oportuno adelantar aquí, no obstante, que nuestros resultados señalan que existen factores dependientes de la distribución espacial que modelan

la probabilidad de supervivencia. Ello implica que los condicionantes que determinan los huecos que se producen en la población reproductora y aquellos que determinan el número de juveniles que pueden competir por tales huecos pueden variar espacialmente en el área de estudio y dar lugar a una heterogeneidad en la calidad del hábitat potencial para la instalación de individuos dispersantes.

# DISPERSIÓN NATAL





# DISPERSIÓN NATAL

## Introducción

La definición de dispersión natal más usada por los ecólogos que trabajan con especies de vertebrados es la del desplazamiento realizado por un individuo desde su lugar de nacimiento al lugar donde se reproduce la primera vez o donde se hubiera reproducido si hubiera sobrevivido o encontrado una pareja (Howard 1960). Habitualmente esta magnitud se evalúa como la longitud de la línea recta que une el lugar de nacimiento con el de la primera reproducción.

La dispersión natal en aves ha inspirado desde hace décadas numerosos trabajos científicos. Buena parte de ellos han sido puramente descriptivos, a menudo limitándose a poner de manifiesto los patrones de dispersión existentes y su variabilidad individual. Un resultado común a la mayoría de estos estudios es el que las hembras se dispersan a distancias más largas que los machos (ver revisión en Greenwood 1980 y, Newton y Marquiss 1983, Waser 1985, Marzluff 1989, Tyler 1990, Thibault 1993, Aebischer 1995, Pärt 1995, Collister y De Smet 1997); sólo para un escaso número de especies se ha documentado la tendencia contraria o la ausencia de cualquier patrón ligado al sexo (ver revisión en Greenwood 1980 y además, Alonso y Alonso 1992, Negro et al. 1997, Verhulst et al. 1997, Alonso et al. 1998, Wheelwright y Mauck 1998, Bensch et al. 1998).

Paralelamente a la generación de esta información empírica se han formulado una serie de hipótesis destinadas a explicar la variabilidad individual en las distancias de dispersión natal; su atención se ha centrado preferentemente en el fenómeno de la dispersión sesgada respecto al sexo (Greenwood et al. 1979, Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Shields 1982, Greenwood 1983, Moore y Ali 1984, Dobson y Jones 1985, Pusey 1987, Arcese 1989, Johnson y Gaines 1990, Weatherhead y Forbes 1994). En la Introducción General de la Tesis se hace una exposición detallada de las hipótesis más extendidas para explicar el fenómeno de la dispersión

tanto natal como reproductiva. Aquí haremos un breve compendio de los enfoques más extendidos para explicar la dispersión natal. En general, la presentación de las hipótesis no es siempre clara pues a menudo se confunden factores últimos y próximos, siendo los factores próximos enunciados en ocasiones como hipótesis, aún cuando son aspectos diferentes de un mismo problema.

Las hipótesis más extendidas y aceptadas para explicar las causas últimas que determinan los patrones de dispersión en las diferentes especies de vertebrados están relacionadas con la competencia por los recursos (territorio, fuentes de alimento o parejas). Atendiendo al sexo, la hipótesis predice menores distancias de dispersión natal para el sexo que invierta más en la defensa de la pareja o los recursos ya que se beneficiaría de la familiaridad adquirida con el área de nacimiento. En la mayoría de las aves, la contribución de las hembras a la defensa de los recursos (territorio y pareja) es menor que la de los machos, y por ello se espera que presenten mayores distancias de dispersión. A nivel intrasexual, la hipótesis de la competencia predice que los individuos con menor capacidad competitiva serán desplazados a zonas alejadas del área natal. En este sentido, en muchos estudios se ha demostrado que los individuos más jóvenes muestran distancias de dispersión mayores que los adultos (Greenwood 1980, Pärt 1995, Collister y De Smith 1997)

La hipótesis de la evitación de la endogamia se basa en el hecho de que la ocurrencia de una tasa alta de emparejamientos endogámicos en la población provoca un aumento en la homocigosis, asumiendo que este aumento viene acompañado de una serie de efectos degenerativos o perjudiciales en los individuos (ver revisión en Pusey 1987 y Pusey y Wolf 1996, Young et al. 1998). Bajo esta asunción, la hipótesis predice que los individuos se dispersarían con el fin de evitar emparejarse con sus familiares. La detección de emparejamientos endogámicos resulta difícil en condiciones naturales, por la baja frecuencia de este tipo de emparejamientos y por necesitarse poblaciones individualmente marcadas o el uso de técnicas moleculares para su detección. Es por ello que la mayoría de los estudios sobre los efectos perjudiciales de este tipo de emparejamientos se han realizado en condiciones de cautividad

(zoos o laboratorios) (ver entre otras Rallo y Ballou 1982, De Bois et al. 1990), y rara vez en condiciones naturales (van Noordwijk y Scharloo 1981, Keller et al. 1994, Laikre et al. 1997, Young et al. 1998). Los resultados obtenidos muestran que, en algunas de las especies, la descendencia de parejas endogámicas tiene menor supervivencia juvenil que el resto de los individuos de la población; en otros casos, esta descendencia es menos resistente a situaciones de stress (escasez de alimento, condiciones meteorológicas extremas...) durante los primeros estadios de la vida. En los individuos adultos de algunas especies, se ha encontrado que los individuos que proceden de parejas endogámicas tienen una mayor probabilidad de producir esperma con malformaciones, padecer esterilidad e incluso inhibición del comportamiento de cortejo.

Existen una serie de mecanismos comportamentales mediante los cuales los individuos podrían evitar este tipo de emparejamientos; entre ellos están las cópulas extrapareja, mecanismos de reconocimiento de familiares, asincronías en el desarrollo reproductor entre padres y descendencia y dispersión diferencial según sexos. Mediante este último comportamiento, los familiares cercanos de distinto sexo se establecerían en lugares distantes evitando así los emparejamientos endogámicos en la población. Las hipótesis de la competencia por los recursos y de evitación de la endogamia en muchos casos no tienen porqué ser excluyentes y pueden actuar en distinto grado según la especie y las características de la población (Dobson y Jones 1985, Shields 1987, Weatherhead y Forbes 1994).

Otros autores han defendido la idea de que los patrones de dispersión son en parte debidos a factores de tipo genético (ver revisiones en Howard 1960, Greenwood et al. 1979). De esta forma, aquellos individuos relacionados genéticamente mostrarían una mayor similitud en las distancias de dispersión entre sí que con el resto de la población. Por otra parte, numerosos trabajos han demostrado que la variabilidad individual en las distancias de dispersión está relacionada con factores tales como la densidad y el nivel de saturación en la población estudiada (Nilsson 1989, Pärt 1990, Delestrade et al. 1996, Negro et al. 1997), estatus social y calidad de los individuos (Gathereaux 1978, Lawrence 1987, Verhulst 1997, Spear et al.

1998), y las condiciones y calidad de los territorios (Newton y Marquiss 1983). De estos trabajos se desprende, en líneas generales, que son los individuos de baja jerarquía, así como los que tienen una condición física más deficiente, los que suelen mostrar distancias mayores de dispersión.

Independientemente de cuales sean los factores próximos que promueven la dispersión, varios autores han destacado que la decisión final de los individuos debe interpretarse como el resultado neto de la relación costes/beneficios obtenidos al dispersarse a distancias variables (ver p.ej., Newton y Marquiss 1983, Moore y Ali 1984, Pärt 1990). Para poder obtener una estima real de este balance es necesario tener conocimiento de cuales son las consecuencias a nivel individual provocadas por instalarse a una distancia mayor o menor del lugar de nacimiento. La mayoría de los trabajos publicados hasta ahora a este respecto se han centrado en mamíferos (ver revisión en Bélichon et al. 1996); los conocimientos para aves son escasos y confusos y suelen analizar las consecuencias de la dispersión sobre el éxito reproductor de los individuos durante la primera reproducción y la supervivencia de los mismos hasta el siguiente año de vida. Ello es debido a la dificultad que entraña conseguir información longitudinal de los individuos con relación a su éxito reproductor, su supervivencia y, en definitiva, su eficacia reproductiva a lo largo de la vida. A esto se suma el hecho de que, en algunas especies, la proporción de individuos que se dispersan más allá de los límites del área de estudio es elevada, con lo cual no se les puede controlar estos parámetros y se pierde totalmente una parte decisiva de la muestra. La mayoría de los trabajos realizados han demostrado que los individuos que se dispersan distancias mayores sufren una mayor mortalidad y tienen un menor éxito reproductor durante la primera reproducción que los que se instalan en zonas cercanas al área natal (Greenwood y Harvey 1976a, Newton y Marquiss 1983, Pärt 1990, Julliar et al. 1996, Wheelwright 1998), sin embargo para otras especies esta relación fue inversa a la expuesta anteriormente (Spear et al. 1998) o las distancias de dispersión no tuvieron ningún efecto sobre los mismos parámetros (Arcese 1989, Wauters 1994).

En este Capítulo estudiamos la dispersión natal en la población de milanos negros del

área de Doñana. El trabajo recoge información longitudinal sobre parámetros biológicos de los individuos a lo largo de un periodo prolongado de tiempo. Por otra parte, se ha cubierto un área de trabajo lo suficientemente grande como para evitar la pérdida de información proveniente de dispersantes lejanos. Este conjunto de circunstancias nos ha permitido disponer de información de campo acerca de aspectos biológicos y ecológicos muy raramente disponibles en poblaciones de especies longevas (éxito reproductor a lo largo de la vida, evaluación de la calidad de los territorios en función de sus tasas de ocupación y del éxito reproductor). Nuestros objetivos fueron: 1) describir los patrones de dispersión natal en los individuos; 2) examinar si existen diferencias entre sexos en las distancias de dispersión; 3) explorar qué presiones selectivas (competencia por los recursos o evitación de emparejamientos endogámicos) son las que condicionan las diferencias a nivel inter e intrasexual en las distancias de dispersión en esta población; y 4) analizar las consecuencias que la decisión de dispersarse una distancia mayor o menor puede provocar sobre la eficacia reproductiva de los individuos a lo largo de la vida.

## **Material y métodos**

### *Factores que determinan las distancias de dispersión natal*

Para determinar los factores que condicionan las distancias de dispersión natal, se consideraron variables que evalúan las características de los individuos, las condiciones en el nido de nacimiento, la calidad del territorio y las características del área natal, así como las posibles variaciones interanuales en la disponibilidad de alimento y el número de potenciales competidores. Estas variables coincidieron excepto en un caso (Distancia a la carretera más próxima) con las usadas en los análisis de supervivencia (ver Tabla 5).

### *Cálculo de la condición física de individuos adultos*

La condición física de los individuos adultos se calculó considerando la relación entre un índice

representativo del tamaño del individuo y otra medida representativa de su masa corporal.

Son muchos los autores que para realizar una estima del tamaño recomiendan el uso de un índice basado en múltiples medidas corporales frente a medidas únicas (ver entre otros Blanco et al. 1997). En nuestro caso, hemos usado tres medidas (tarso, ala y cola) para el cálculo de una estima del tamaño de los individuos. Estas medidas se trataron conjuntamente en un Análisis de Componentes Principales con el fin de obtener un único índice estimador del tamaño (Blanco et al. 1997).

Nosotros hemos considerado como índice del tamaño el valor definido para cada individuo por el Componente Principal I del análisis (CPI). Este Componente absorbió el 45.7% de la varianza original y recogió una influencia mayoritaria de la longitud del ala (Factor de Carga, FC = -0.85), seguida por el tarso (FC= -0.74) y la cola (FC= -0.40).

El peso, utilizado como indicador de la masa corporal para el cálculo de la condición física de los individuos, varió mucho con la fecha de captura de los mismos, tanto para machos reproductores o no (machos reproductores:  $r=0.67$ ,  $N=55$ ,  $P<0.001$ ; no reproductores:  $r=0.41$ ,  $N=43$ ,  $P<0.006$ ) como para hembras (sólo reproductoras)(hembras reproductoras:  $r=0.51$ ,  $N=75$ ,  $P>0.001$ ; hembras no reproductoras:  $r=0.21$ ,  $N=45$ ,  $P=0.14$ ). Para eliminar el efecto de la fecha de captura sobre el peso de individuos con diferente estatus reproductor, se usaron los residuos de las regresiones anteriores (RBM) como un indicador de la masa corporal.

Como índice de condición física se utilizaron los residuos de la regresión entre RBM (indicador de masa corporal) y el valor definido por el PC1(indicador de tamaño)( $r=0.21$ ,  $N=180$ ,  $P=0.003$ ).

### *Cálculo de las probabilidades de emparejamientos entre familiares*

Para poder analizar el efecto que el grado de emparejamientos endogámicos puede tener sobre la dispersión natal, se calcularon las probabilidades de que ocurrieran dos tipos de emparejamientos entre familiares en la población estudiada: a) entre hermanos y b) entre padres y su descendencia (grado de parentesco en ambos casos  $\geq 0.5$ ). Los emparejamientos con un

menor grado de endogamia no se consideraron para estos cálculos, de forma que las probabilidades obtenidas fueron conservativas.

La probabilidad de emparejamientos entre padre y descendencia (PD) se calculó en base a la asunción de que en un momento dado un progenitor tiene posibilidades de emparejarse con descendientes producidos durante los últimos seis años, partiendo de la primera reproducción del progenitor. Esta restricción temporal se hizo basándonos en que la probabilidad de emparejamientos endogámicos a partir de esta edad se acercó sustancialmente a 0. Para calcular estas probabilidades se utilizó la siguiente fórmula:

$$PD = \sum SP_i * PV * SD_i * ID_i * PD / PP$$

La primera reproducción sería el año 0, siendo  $i=0$  en este caso.  $SP_i$  es la probabilidad de supervivencia del progenitor hasta el año  $i$ ,  $PV$  la probabilidad de que el progenitor pierda su pareja,  $SD_i$  la probabilidad de supervivencia de la descendencia hasta el año  $i$ . Las probabilidades de supervivencia adultas y juveniles se calcularon en base a los resultados expuestos en el Capítulo de Supervivencia.  $ID_i$  es la probabilidad de integración de la descendencia en la población reproductora en el año  $i$ , y se calculó en base a la proporción de individuos de diferentes edades que se reproducen en la población estudiada. Los valores de este parámetro fueron: 0.008 con 1 año de edad, 0.162 a los 2 años, 0.328 a los tres años, 0.208 a los cuatro años, 0.120 a los cinco años, y 0.08 a la edad de 6 años.  $PD$  es la probabilidad de producir descendencia de sexo opuesto, calculada en base a los datos de productividad en la población ( $0.70/2=0.35$ ),  $PP$  es el número de individuos potenciales con los cuales se podría emparejar el progenitor en la población. Este último parámetro se calculó teniendo en cuenta que el número de parejas reproductoras en la población está alrededor de las 550 y se ha mantenido constante a lo largo del periodo de estudio; sabiendo que la probabilidad de mortalidad adulta es del 0.27% anual, el número de individuos que se quedan desemparejados cada año sería  $550 * 0.27 = 148.5$ .

Como ejemplo de este procedimiento podríamos calcular la probabilidad de que un progenitor en su tercera reproducción se empareje con uno de los descendientes producidos en las dos reproducciones anteriores. Esta probabilidad sería la suma de las dos probabilidades siguientes:

*Probabilidad de que se empareje con los descendientes producidos en la primera reproducción (i=2)* = probabilidad de que la descendencia sobreviva hasta los dos años de edad \* probabilidad de que el progenitor haya sobrevivido durante dos años \* probabilidad de que el progenitor se quede sin pareja \* probabilidad de que el descendiente se integre a reproducirse con dos años, o se hubiera integrado con un año y hubiera perdido su pareja \* probabilidad de producir descendencia de sexo opuesto / número de individuos potenciales con los cuales se puede emparejar el progenitor =  $0.44 * (0.73*0.73) * 0.27 * (0.162 + 0.008*0.27) * 0.35 / 148.5 = 2.5 * 10^{-5}$

*Probabilidad de que se empareje con los descendientes producidos en la segunda reproducción (i=1)* (calculada siguiendo el procedimiento anterior) =  $1.8 * 10^{-6}$

Así, la probabilidad total de que un progenitor se empareje en su tercera reproducción con un hijo nacido durante los dos años anteriores sería:  $2.5 * 10^{-5} + 1.8 * 10^{-6} = 2.7 * 10^{-5}$

Adicionalmente calculamos la probabilidades de emparejamientos entre hermanos (HH). Para ello asumimos como endogámicos aquellos emparejamientos entre hermanos del mismo padre y madre. Estas probabilidades se calcularon entre un individuo y sus hermanos nacidos ese mismo año y 6 años posteriores. Para ello se utilizó la siguiente ecuación:

$$HH = \sum \sum SI_i * SH_j * II_i * IH_j * SP_i * SM_i * PH / PP$$

donde,  $SI_i$  fue la probabilidad de supervivencia del individuo hasta la edad  $i$ ,  $SH_j$  la probabilidad



de supervivencia de su hermano-s a la edad  $j$ ,  $\Pi_i$  fue la probabilidad de integración del individuo a la población reproductora a la edad  $i$ ,  $IH_j$  fue la probabilidad de integración de su hermano-s a la edad  $j$ . Estas dos probabilidades se calcularon en base a los datos expuestos arriba sobre la proporción de individuos reproductores de diferentes edades en la población. En caso de que  $i$  ó  $j$  fueran distintos de 1, esta probabilidad sería la suma resultante de que el individuo se integrara a la población reproductora a la edad determinada más la probabilidad de que se hubiera integrado el año anterior y hubiera perdido su pareja.  $SP_i$  y  $SM_i$  fueron respectivamente la probabilidad de supervivencia del padre y madre del individuo hasta el año  $i$ . Estos valores son del 0.73 en cada caso, excepto cuando consideramos hermanos de la misma cohorte, caso en que estos parámetros tomarían valor 1.  $PH$  es la probabilidad de tener un hermano de sexo opuesto, calculado en base a la proporción de polladas únicas, dobles o triples en la población (0.43) y, finalmente  $PP$  son el número de parejas potenciales en la población con las cuales se puede emparejar el individuo en un momento dado, calculada como se ha indicado en el apartado anterior.

Este procedimiento lo podemos ilustrar al igual que en el apartado anterior con un ejemplo práctico, así para un individuo de 3 años calcularíamos la probabilidad de que éste se emparejara a esta edad con sus hermanos de la misma cohorte y con los de dos cohortes posteriores:

*Probabilidad de que se empareje con un hermano de su misma cohorte ( $i$  y  $j=3$ ) = supervivencia del individuo hasta los tres años \* la misma anterior para su hermano \* probabilidad de que el individuo se integre a la población a la edad de tres años o se hubiera integrado antes y se quede desemparejado \* la misma anterior para su hermano \* probabilidad de tener un hermano de sexo opuesto / parejas potenciales en la población =  $(0.44*0.73)*(0.44*0.73)*(0.328 + 0.162*0.27) * (0.328 + 0.162*0.27) * 0.43 / 148.5 = 4.9 * 10^{-5}$ .*

*Probabilidad de que se empareje con su hermano de una cohorte posterior ( $i=3$  y  $j=2$ ) =*

supervivencia del individuo hasta los dos años de vida \* probabilidad de supervivencia de su hermano hasta los dos años de vida \* probabilidad de que el individuo se integre a la población reproductora a la edad de 3 años \* probabilidad de que su hermano se integre a la población reproductora a los dos años, o se integrara con un año de edad y haya perdido su pareja \* probabilidad de que los dos padres sean los mismos para ambos individuos \* probabilidad de tener un hermano de sexo opuesto / parejas potenciales en la población=  $1.3 * 10^{-5}$

y finalmente,

*Probabilidad de que se empareje con su hermano de dos cohortes posteriores (i=3 y j=1), (calculada siguiendo el mismo procedimiento anterior)=  $3.8 * 10^{-7}$*

Así, la probabilidad de que un individuo de 3 años se emparejara con un hermano de 3 años o nacido durante los dos años después sería:  $4.9 * 10^{-5} + 1.3 * 10^{-5} + 3.8 * 10^{-7} = 6.2 * 10^{-5}$ .

### *Cálculo de la eficacia reproductiva a lo largo de la vida*

Para analizar las consecuencias que tuvo el instalarse a una distancia mayor o menor del lugar de nacimiento, se estudió la relación entre la distancia de dispersión natal y la eficacia reproductiva a lo largo de la vida de los individuos (EF). Esta variable se definió para cada individuo como el número de sus descendientes que sobrevivió hasta los dos años de vida. Como se indica en el Capítulo de Supervivencia de esta Tesis, la supervivencia hasta los dos años de vida está determinada por la densidad de reproductores conespecíficos en la zona de nacimiento. Así, usamos la expresión matemática derivada del modelo GLM para la supervivencia juvenil para calcular esta probabilidad de supervivencia para cada uno de los individuos producidos que llegaron a abandonar el nido.

Los análisis de los factores que determinan la probabilidad de supervivencia entre los

dos y los cuatro años de vida revelaron que ésta no depende de ninguna de las variables analizadas. Por ésto y lo expuesto anteriormente, se asumió que todos los individuos que sobreviven hasta los dos años de vida tienen la misma probabilidad de alcanzar la edad reproductora (entre 3-4 años). En base a esto, la eficacia reproductora de los individuos se calculó como sigue:

a) Para individuos que murieron durante el periodo de estudio, es decir, antes o durante 1997, la supervivencia de la descendencia producida se calculó como se indica arriba, en base a la densidad de conoespecíficos en torno al nido de nacimiento. El mayor valor de ER se obtiene si toda la descendencia producida sobrevivió hasta los dos años.

b) Para los individuos que aún vivían en 1997, supimos exactamente el número de pollos que habían producido hasta ese año. La probabilidad de que estos pollos sobrevivieran hasta los dos años de vida se calculó en base a la densidad en la zona de nacimiento como hemos señalado anteriormente. Para estimar los componentes de la eficacia reproductiva de estos individuos en los años futuros (dependiente del éxito reproductor y supervivencia de la descendencia), se construyeron Cadenas de Markov para cada uno de ellos (ver aplicaciones en Ens et al. 1995). Procedimos calculando en primer lugar la probabilidad de que ese individuo estuviera vivo al año siguiente (1998). Esto se hizo teniendo en cuenta que la supervivencia de los individuos adultos reproductores está condicionada por la densidad en torno al territorio donde se reprodujo el individuo el año anterior, por si el individuo tuvo éxito o no y por la distancia del nido al borde del Parque Nacional (ver Capítulo de Supervivencia). En base a estos factores obtuvimos la probabilidad de supervivencia hasta el año siguiente. A continuación hicimos una simulación generando números al azar, y cuando el número obtenido en cada caso fue mayor que la probabilidad de supervivencia calculada para ese caso concreto en base a los factores indicados, asumimos que el individuo no sobrevivió hasta el año siguiente. Si la simulación indicaba que el individuo “moría”, su eficacia reproductora fue el número de descendientes que había producido en los años anteriores y que sobrevivió hasta los dos años de vida. Si la simulación indicaba que el individuo “sobrevivía” (cuando el número

generado al azar fue menor que la probabilidad de supervivencia calculada), su éxito reproductor durante ese año (1998) se calculó al azar, en base a los valores conocidos de este parámetro para ese individuo en los años anteriores. Se repitió este proceso cuantas veces fue necesario para cada individuo hasta que resultó “muerto”, y se calculó la probabilidad de supervivencia hasta los dos años de vida de toda la descendencia generada. Basándonos en nuestros datos de campo y los conocimientos sobre supervivencia adulta en la especie, asumimos que el máximo número de veces que un individuo se reproduce durante su vida es de 15.

### *Localización de los territorios y medida de las distancias*

Las distancias de dispersión natal se calcularon como la longitud de la línea recta que unió el territorio de nacimiento con el de la primera reproducción, utilizando como base las coordenadas geográficas de ambos nidos (ver Métodos Generales). Durante el periodo de estudio se hizo un control exhaustivo de los dormideros y los territorios de reproducción. Así, aunque el primer control de reproducción de un individuo se detectara a los 5 años o más de vida, se asumió que esta observación correspondió a su primer intento reproductor y en base a esto calculamos la distancia de dispersión natal. Los casos en los que los controles considerados no correspondieran realmente al lugar del primer asentamiento como reproductor debieron ser despreciables. Esto unido al hecho de que una proporción muy baja de individuos (29.6%) cambiaron de territorio entre dos reproducciones sucesivas y a que, en caso de hacerlo, las distancias fueron muy cortas (mediana=302 m, ver Capítulo de Dispersión Reproductiva), nos permite afirmar que el error que se está cometiendo en el cálculo de las distancias de dispersión natal es prácticamente nulo.

### *Tratamiento estadístico*

Inicialmente se realizaron análisis univariantes considerando por separado machos y hembras, y aplicando pruebas no paramétricas, ya que la variable “distancia de dispersión natal” no se

ajustó a una distribución normal (Siegel y Castellan 1988). Igual que en los casos anteriores, con el fin de obtener una descripción matemática de la variación en las distancias de dispersión natal, se aplicaron Modelos Lineales Generalizados. Para poder aplicar estos modelos hubo que hacer una transformación logarítmica de la variable distancias de dispersión para que se ajustara a una distribución normal; en consecuencia, se asumió una distribución normal de los errores y una función de enlace de identidad.

## Resultados

### *Localización de dispersantes lejanos*

La población de milanos negros de Doñana está a unos 100 km de las zonas más cercanas donde esta especie se reproduce (Sierra Morena y las estribaciones de la Sierra de Cádiz). Con el fin de valorar la frecuencia de dispersantes lejanos se prospectaron diversas poblaciones situadas a diferentes distancias del área de estudio principal (Fig. 2). Paralelamente examinamos las recuperaciones de individuos muertos anillados con metal (como se ha indicado en Métodos Generales).

El total de individuos que se observaron fuera del área de estudio para ver si portaban o no anillas de PVC fue de 2481 (Fig. 2). Ninguno de estos individuos llevaba anilla de PVC. Atendiendo a las recuperaciones de metal, de un total de 2123 individuos que habían sido anillados únicamente con metal en el área de Doñana, se recuperaron 69 anillas de individuos muertos durante periodo reproductor, y todas estuvieron localizadas dentro de los límites del área de estudio.

A estos resultados hay que añadir el hecho de que en el área de estudio principal las distancias a las que se prospectó buscando individuos marcados (máximo 40 km) fueron mayores que la mayor distancia de dispersión natal detectada (máximo 33 km), además, como se indica posteriormente el 60 % de los machos y el 31% de las hembras se dispersaron menos de 5 km (Fig. 7).

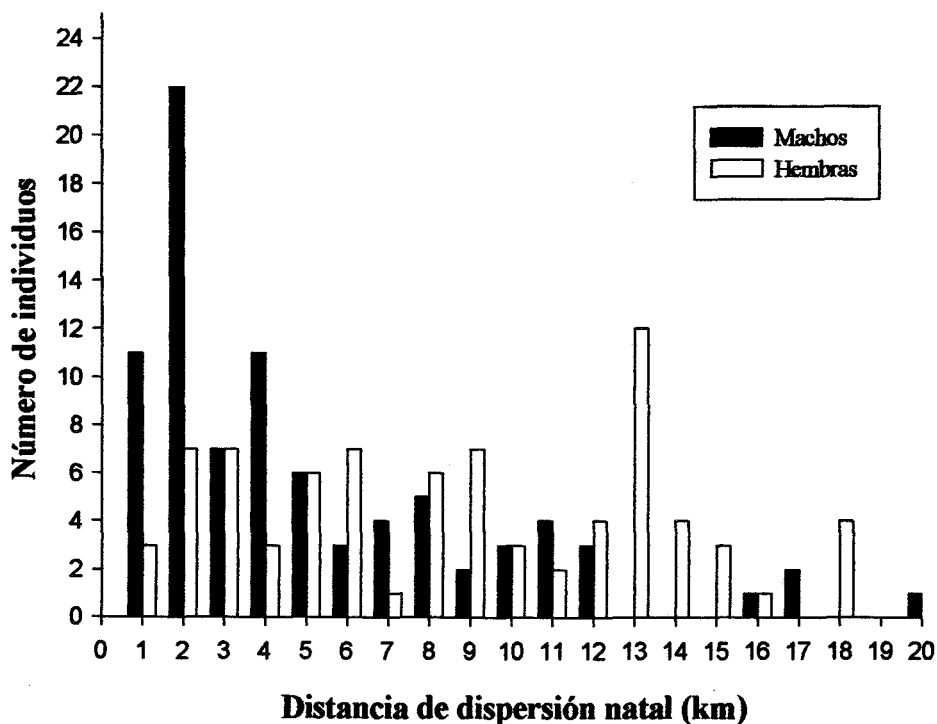
En base a estos resultados y a la elevada probabilidad de recaptura y tasa supervivencia en la población podemos asumir que la proporción de dispersantes lejanos es despreciable y que todos los individuos vivos regresan a reproducirse a la población donde nacieron.

### *Patrón de dispersión natal: efectos del sexo y la edad*

Desde que se inició este estudio y hasta 1997 incluido, se han contabilizado un total de 862 reavistamientos de individuos reproductores que correspondieron a 422 individuos distintos. La información sobre dispersión natal estuvo restringida a 285 de éstos individuos, debido a que para el resto, aunque supiéramos la zona de su nacimiento o primera reproducción, no pudimos calcular las distancias de dispersión natal por carecer de la información exacta sobre la localización de uno de estos dos nidos (el de nacimiento o primera reproducción). La mediana de las distancias de dispersión natal para estos individuos fue de 4780 m (de=5244,  $N=285$ , mínimo=187-máximo=33372).

Si tenemos en cuenta el efecto del sexo, encontramos que los machos se dispersan distancias más cortas que las hembras (machos: mediana=3245 m, de=4190,  $N=85$ , mínimo=190-máximo=19913, hembras: mediana=8024 m, de=4821,  $N=80$ , mínimo=187-máximo=17430; U de Mann-Whitney,  $P<0.0001$ ). La distribución de las distancias de dispersión fue leptokúrtica para los machos y casi platikúrtica para las hembras: el 60% de los machos y sólo el 31.2% de las hembras se dispersaron menos de 5 kms (Fig. 7). En base a estos resultados, podemos asumir que, en la población estudiada, la dispersión natal está sesgada respecto al sexo.

Tanto para machos como para hembras, la distancia a la cual se dispersaron los individuos fue independiente de la edad a la que se reprodujeron por primera vez (machos:  $r_s=0.170$ ,  $N=79$ ,  $P=0.130$ ; hembras:  $r_s=0.098$ ,  $N=76$ ,  $P=0.399$ ).



**FIGURA 7.** Distribución de las distancias de dispersión natal según el sexo de los individuos.

*Efecto de las características individuales, condiciones en el territorio de nacimiento, calidad del territorio y características del área natal*

Mediante análisis univariantes se estudiaron los efectos de las variables expuestas en la Tabla 5 sobre las distancias de dispersión natal. Se encontraron efectos significativos para tres variables analizadas, aunque las tendencias no fueron excesivamente marcadas. Los machos nacidos en zonas cercanas al borde del Parque Nacional o en zonas exteriores, se dispersaron a distancias más cortas ( $r_s=0.27$ ,  $N=66$ ,  $P=0.026$ ); además, se dispersaron menos los machos nacidos en áreas donde la densidad de reproductores fue mayor ( $r_s=-0.32$ ,  $N=66$ ,  $P<0.001$ ).

Finalmente, las hembras que habían nacido en años en los que la productividad media de la población fue más baja se dispersaron a distancias más cortas ( $r_s=0.26$ ,  $N=73$ ,  $P=0.027$ ).

El ajuste de Modelos Lineales Generalizados a la variable "distancia de dispersión natal" generó un modelo que explicó el 33.1% de la "deviance" inicial y que no mostró sobre dispersión de los datos ("deviance" media=0.53). En dicho modelo (Tabla 11) entraron significativamente tres factores: sexo (51.8% de la "deviance" explicada), densidad de reproductores (22.2%), orden de nacimiento (7.2%), y dos interacciones: sexo\*densidad de reproductores (9.5%) y sexo\*orden de nacimiento (9.2%). En consecuencia, este modelo indica que los machos que fueron pollos únicos o primeros en la pollada y que, además nacieron en zonas donde la densidad de reproductores fue alta, mostraron distancias más cortas de dispersión. Para las hembras el efecto del orden de nacimiento y la densidad fue más débil y en el mismo sentido que para los machos (Fig. 8).

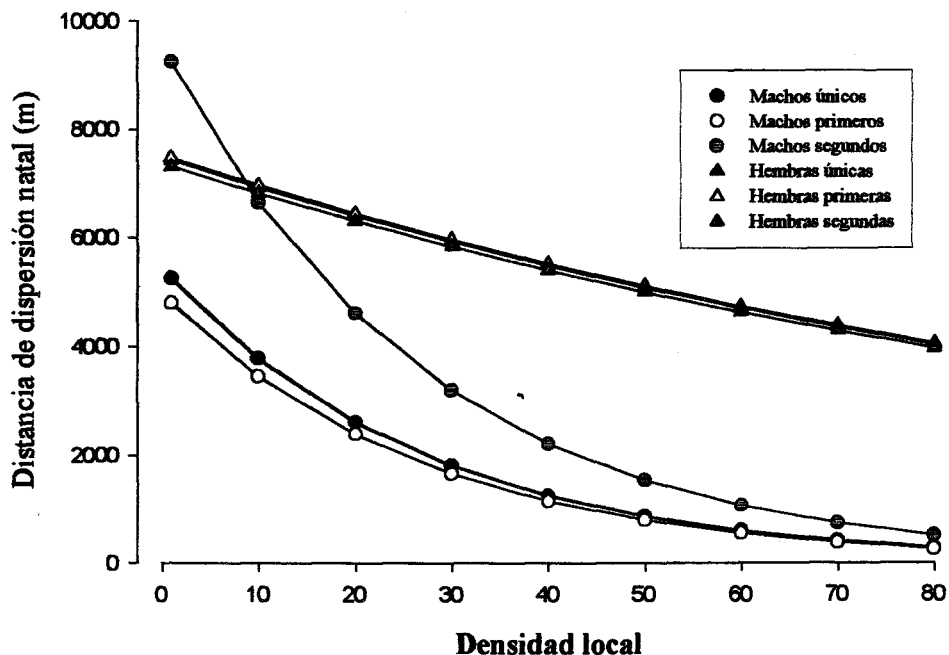
Adicionalmente, el modelo se ve apoyado por los resultados que se obtuvieron comparando el intercambio de individuos entre dos áreas de la población que fueron diferenciadas en base a la densidad de reproductores. La zona de alta densidad está situada en la parte norte del Parque Nacional (Matasgordas, Caño Mayor y El Raposo), allí la densidad media de parejas reproductoras es de unas 28 parejas/km<sup>2</sup>. El resto del área de estudio se consideró zona de baja densidad (alrededor de 7 parejas/ km<sup>2</sup>). Para cada una de las dos zonas definidas se estudió el orden de nacimiento de los individuos que se integraron a reproducirse provenientes de la otra zona. En la zona de alta densidad, los individuos que se integraron a reproducirse provenientes de la zona de baja densidad fueron principalmente pollos únicos o primeros (80.8%,  $N=24$ ), mientras que en la zona de baja densidad la tendencia fue al contrario (únicos y primeros: 38.1%,  $N=21$ ), integrándose principalmente individuos nacidos segundos o terceros (Test exacto de Fisher,  $P=0.011$ ).

Las diferencias en distancias de dispersión entre individuos con distinto orden de nacimiento, podrían ser debidas a diferencias en la capacidad competitiva que permitieran a los individuos únicos o primeros establecerse cerca de los lugares donde nacieron. Esta mayor



**TABLA 11.** Resultados del modelo GLM para las distancias de dispersión natal. Para normalizar la variable "distancia de dispersión natal" se le aplicó una transformación logarítmica. Se asumió error normal y función de enlace de identidad.

	PARÁMETRO ESTIMADO	ERROR ESTÁNDAR
Constante	8.605	0.301
Sexo (Hembras)	0.317	0.417
Densidad local	-0.036	0.010
Orden de nacimiento (Pollos primeros)	-0.090	0.272
Orden de nacimiento (Pollos segundos)	0.566	0.277
Sexo(Hembras) * Densidad local	0.029	0.015
Sexo (Hembras) * Orden de nacimiento (Pollos primeros)	0.095	0.428
Sexo (Hembras) * Orden de nacimiento (Pollos segundos)	-0.58	0.403
Deviance Residual	47.39	
gl	83	



**FIGURA 8.** Distancias de dispersión natal predichas por el modelo GLM según el sexo de los individuos, el orden de nacimiento y la densidad local en torno al territorio de nacimiento.

capacidad competitiva se podría reflejar en una mejor condición física (al volar y cuando fueron adultos), una menor edad del primer retorno al área de estudio, una menor edad de la primera reproducción y mayor número de años presente en el área de estudio antes de reproducirse. Los resultados obtenidos al testificar estas predicciones indican que los individuos nacidos en distinto orden en una pollada no difieren en ninguna de las características analizadas citadas anteriormente (Todas las comparaciones  $P > 0.05$ ).

### *Base genética de la dispersión natal y evitación de emparejamientos entre familiares*

A lo largo del periodo de estudio sólo ha habido 12 casos que proporcionaran información acerca de distancias de dispersión natal para dos hermanos de una misma pollada. La correlación entre las distancias de dispersión de estas parejas de hermanos mostró una relación directa ( $r_s = 0.66$ ,  $N = 12$ ,  $P = 0.018$ ). Hay que tener en cuenta que este test es conservativo puesto que se están incluyendo parejas de hermanos de sexo diferente; dado que las distancias de dispersión difieren entre sexos, esta inclusión está disminuyendo el grado de correlación. Aparentemente, estos resultados son consistentes con la posibilidad de que existiera alguna base genética en las distancias de dispersión. Sin embargo, es conocido que existe una gran dificultad para separar el efecto de esta posible base genética del de los factores ambientales (características del microhábitat, calidad de los padres y del territorio). Una forma de abordar este problema y poder separar los dos efectos sería estudiar la similitud en distancias de dispersión entre padres y descendencia o entre individuos nacidos en el mismo territorio en diferentes años y con progenitores distintos. En nuestro caso, este tipo de análisis no se pudo realizar debido a que para la mayoría de los individuos cuyos descendientes se integraron en la población reproductora durante el periodo de estudio no se disponía de información de sus distancias de dispersión. Esto fue debido a que para muchos de ellos no se pudo determinar el territorio exacto de nacimiento al haber sido marcados durante los primeros años de

estudio, cuando el control era menos exhaustivo.

Sin embargo, realizamos otra aproximación al problema, que consistió en explorar si las distancias de dispersión eran más similares entre hermanos del mismo sexo que entre individuos del mismo sexo nacidos en territorios muy próximos el mismo año, los cuales compartieron las mismas características ambientales. Con este fin, para cada pareja de hermanos o volantones vecinos, se calculó un índice de similitud: distancia de dispersión más corta/distancia de dispersión más larga; cuando este índice tomó un valor de 1 la similitud en distancias de dispersión entre la pareja de individuos fue máxima. Los resultados mostraron que los valores de este índice correspondientes a parejas de hermanos no difirieron de los obtenidos para parejas de vecinos (hermanos: media=0.83, de=0.12,  $N=4$ , vecinos: media=0.62, de=0.35,  $N=25$ ; U de Mann-Whitney,  $P=0.23$ ). Estos resultados apoyan la hipótesis de que las distancias de dispersión en la población estudiada están más relacionadas con las condiciones ambientales locales que con componentes genéticos.

Por otra parte, muchos autores han propuesto la evitación de emparejamientos entre familiares como la principal causa que determina las diferentes distancias de dispersión encontradas para machos y hembras (ver Introducción de este Capítulo). Desafortunadamente, no son muchas las especies y poblaciones en las que se dispone de datos adecuados para poder determinar con exactitud la frecuencia con la que se producen este tipo de emparejamientos y cuáles son sus verdaderos efectos. En la población de milanos negros de Doñana, durante todos los años que duró este estudio, no detectamos ni un solo caso de emparejamiento entre familiares, lo cual sugiere que este fenómeno ocurre con muy baja frecuencia. En cualquier caso, resulta muy difícil estimar la frecuencia real de emparejamientos entre familiares en una población, debido a que es prácticamente imposible que todos los familiares estén marcados y a que siempre hay individuos para los cuales no se conocen sus relaciones familiares. Alternativamente, calculamos las probabilidades teóricas de emparejamiento entre familiares en la población estudiada (ver Métodos de este Capítulo). En todos los casos, las probabilidades obtenidas fueron muy bajas (padres-descendencia: 0.000808, entre hermanos

= 0.000128). Estos resultados sugieren que, siendo tan bajas las probabilidades de emparejarse con un familiar, es improbable que exista una presión selectiva que modele las distancias de dispersión como mecanismo para evitar los posibles efectos deletéreos de un incremento de la endogamia en la población.

### *Consecuencias de la dispersión natal*

#### **Primera reproducción**

La primera aproximación realizada para explorar las consecuencias de las diferentes distancias de dispersión natal fue ver si éstas estaban relacionadas con las características de la primera reproducción de los individuos. Tanto para machos como para hembras no hubo diferencias en las distancias de dispersión entre individuos que tuvieron o no una reproducción exitosa (machos con éxito: mediana de la distancia( $d$ )=2356.2 m,  $d_e$ =4986.3,  $N$ =32, machos sin éxito:  $d$ =3260.3 m,  $d_e$ =3337.9,  $N$ =37, U de Mann-Whitney,  $P$ =0.65; hembras con éxito:  $d$ =9930.5 m,  $d_e$ =4893.7,  $N$ =20, hembras sin éxito:  $d$ =7329.2 m,  $d_e$ =4715,  $N$ =51, U de Mann-Whitney,  $P$ =0.08). Tampoco hubo relación entre distancia de dispersión y probabilidad de sufrir un evento de predación (machos con predación:  $d$ =3260.3 m,  $d_e$ =3394.9  $N$ =7, machos sin predación:  $d$ =3047.8 m,  $d_e$ =4621.9,  $N$ =48, U de Mann-Whitney,  $P$ =0.89; hembras con predación:  $d$ =8582.4 m,  $d_e$ =5827.1,  $N$ =13, hembras sin predación:  $d$ =8472.2 m,  $d_e$ =5041.7,  $N$ =39, U de Mann-Whitney,  $P$ =0.55). Finalmente, se estudió el efecto de estas distancias sobre la fecha de puesta, tamaño de puesta, pollos nacidos y pollos volados; en todas estas comparaciones obtuvimos resultados no significativos ( $P > 0.05$ ) (Tabla 12).

Para examinar si las distancias de dispersión determinaron la calidad del territorio que los individuos ocuparon durante su primera reproducción, se realizaron análisis de correlación entre las distancias y las variables de calidad de territorio (ver Tabla 5). Todas las correlaciones mostraron resultados no significativos ( $P > 0.05$ ) (Tabla 12). Adicionalmente, estudiamos la relación entre las distancias de dispersión y la densidad local del área de instalación. Tanto para

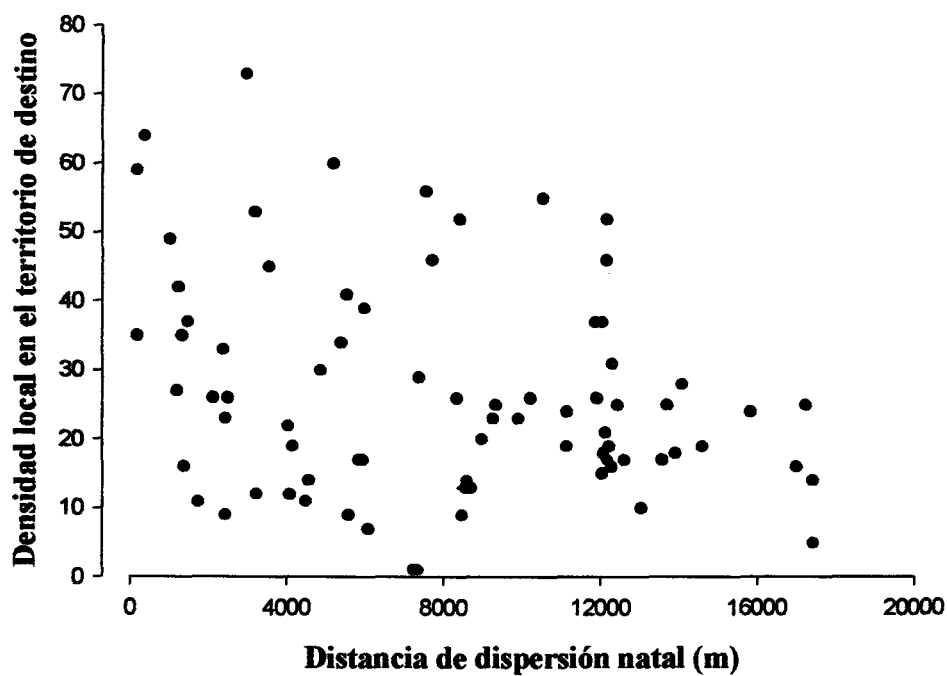
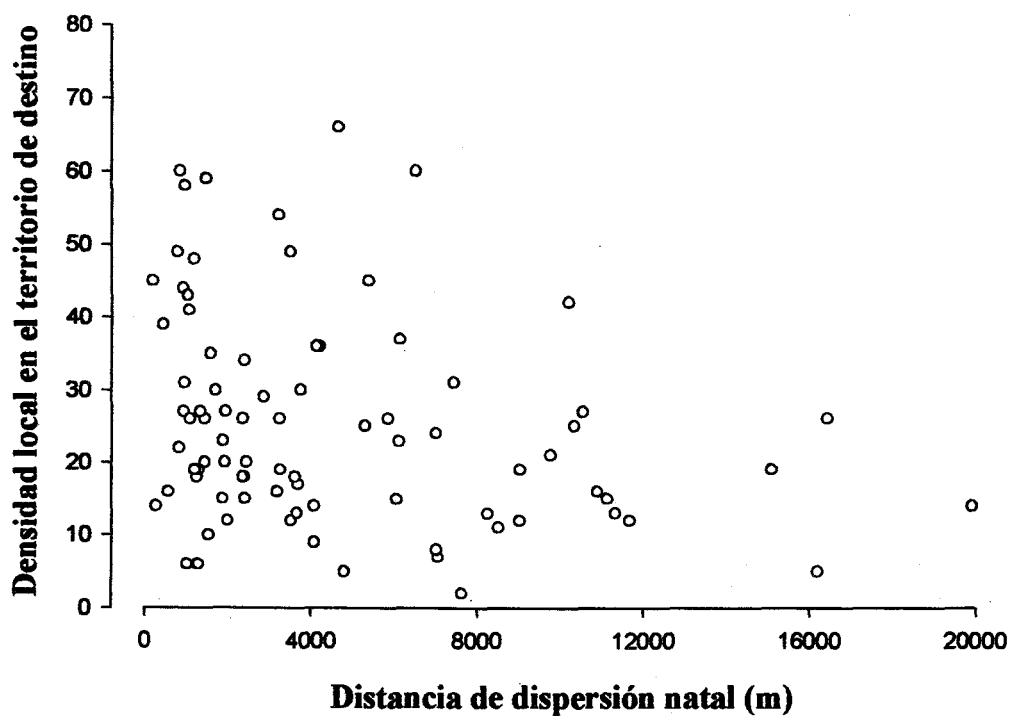
los machos como para las hembras, los individuos que se dispersaron distancias más cortas se instalaron en zonas donde la densidad de reproductores fue mayor (Tabla 12, Fig.9).

También se examinó la influencia de las distancias de dispersión sobre el patrón de emparejamiento y las características de la pareja durante la primera reproducción. Se categorizó el tipo de pareja según la edad, el orden de nacimiento, la experiencia reproductora de la misma y si se había reproducido o no en el territorio de instalación o en otro diferente. Las distancias de dispersión de los machos no estuvieron relacionadas con ninguna de estas características de las hembras con que se emparejaron (Correlaciones de Spearman y Tests de U de Mann-Whitney,  $P > 0.05$ ). En resumen, para un individuo macho, la probabilidad de emparejarse con una hembra joven o adulta, con experiencia reproductora o no, no varió con la distancia de dispersión. Sin embargo, en el caso de las hembras, aquellas que se dispersaron más lejos de su lugar de nacimiento, se emparejaron con machos de más edad ( $r_s = 0.55$ ,  $N = 19$ ,  $P = 0.01$ ). Además, las hembras que se emparejaron con machos que se reproducían por primera vez mostraron distancias de dispersión más cortas (mediana = 3550 m,  $d_e = 2708.2$ ,  $N = 11$ ) que las que se emparejaron con machos que tenían al menos un año de experiencia reproductora (mediana = 10228.9 m,  $d_e = 3612.9$ ,  $N = 6$ ) (U de Mann-Whitney,  $U = 3.00$ ,  $P = 0.003$ ).

También se analizó el efecto que el dispersarse una mayor o menor distancia tuvo sobre la probabilidad de supervivencia de los individuos. En la población estudiada las tasas de supervivencia adulta y de la probabilidad de recaptura son elevadas (ver Capítulo de Supervivencia). Debido a esto, las tasas de reavistamiento son un buen indicador de la supervivencia (Marti et al. 1994). Para testar la relación con la probabilidad de supervivencia, comparamos las distancias medias de dispersión de individuos que retornaron al año siguiente y de los que no retornaron. No encontramos diferencias en las distancias entre los dos grupos de individuos, tanto para machos (retornaron: mediana de la distancia de dispersión ( $d$ ) = 3260.3 m,  $d_e = 4266.6$ ,  $N = 53$ , no retornaron:  $d = 3245$  m,  $d_e = 3485.3$ ,  $N = 15$ ; U de Mann-Whitney,  $U = 393.0$ ,  $P = 0.95$ ), como para hembras (retornaron:  $d = 8864$  m,  $d_e = 4936.2$ ,  $N = 46$ , no retornaron:  $d = 7243$  m,  $d_e = 3695.4$ ,  $N = 19$ ; U de Mann-Whitney,  $U = 314.0$ ,  $P = 0.08$ ).

**TABLA 12.** Consecuencias de la dispersión natal sobre la primera reproducción de los individuos, sobre la calidad de los territorios ocupados y relación con la densidad en el área de instalación. Los análisis se hicieron aplicando Correlaciones de Spearman. *N*=tamaño de muestra, *P*=probabilidad, M=machos, H=hembras.

	SEXO	<i>N</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
<b>REPRODUCCIÓN</b>				
Fecha de puesta	M	32	-0.03	0.87
	H	21	0.33	0.14
Tamaño de puesta	M	45	0.07	0.65
	H	56	0.01	0.93
Pollos nacidos	M	53	0.06	0.68
	H	64	0.21	0.09
Pollos volados	M	66	-0.07	0.55
	H	71	0.22	0.06
<b>CALIDAD DEL TERRITORIO OCUPADO</b>				
% de años con predación	M	59	0.04	0.74
	H	59	0.17	0.20
Productividad global	M	59	-0.10	0.43
	H	59	-0.04	0.77
% de años de ocupación	M	40	0.01	0.96
	H	43	-0.15	0.34
Productividad sin predación	M	59	-0.15	0.48
	H	59	-0.05	0.80
<b>DENSIDAD LOCAL DE DESTINO</b>				
	M	84	-0.29	0.007
	H	78	-0.23	0.04



**FIGURA 9.** Relación entre las distancias de dispersión natal de machos (arriba) y hembras (abajo) y la densidad local en el territorio de instalación durante la primera reproducción.

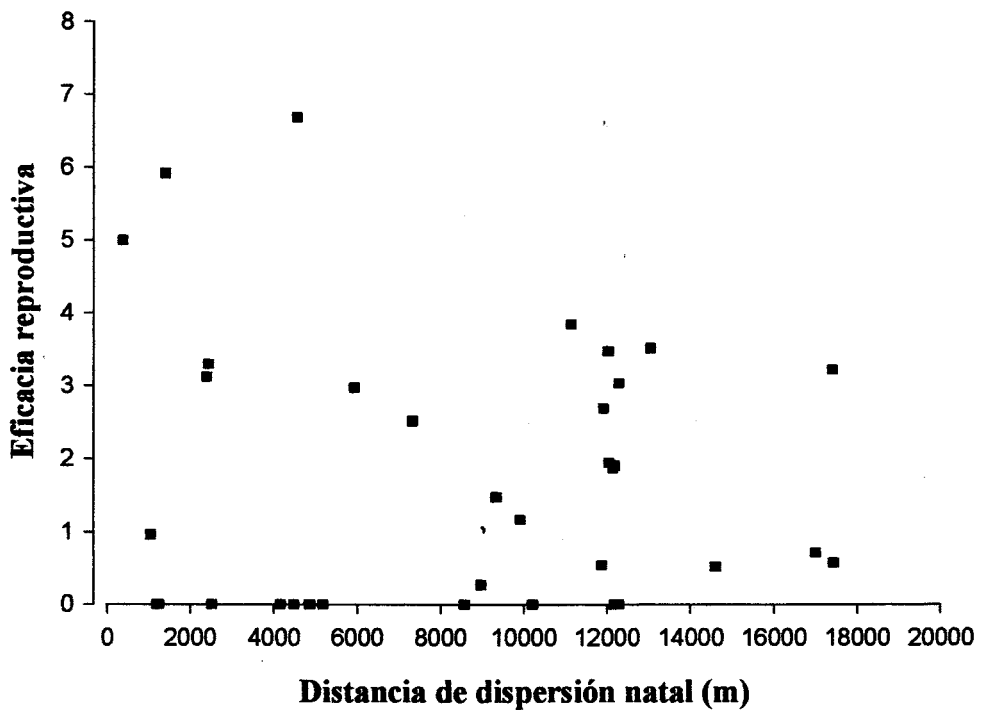
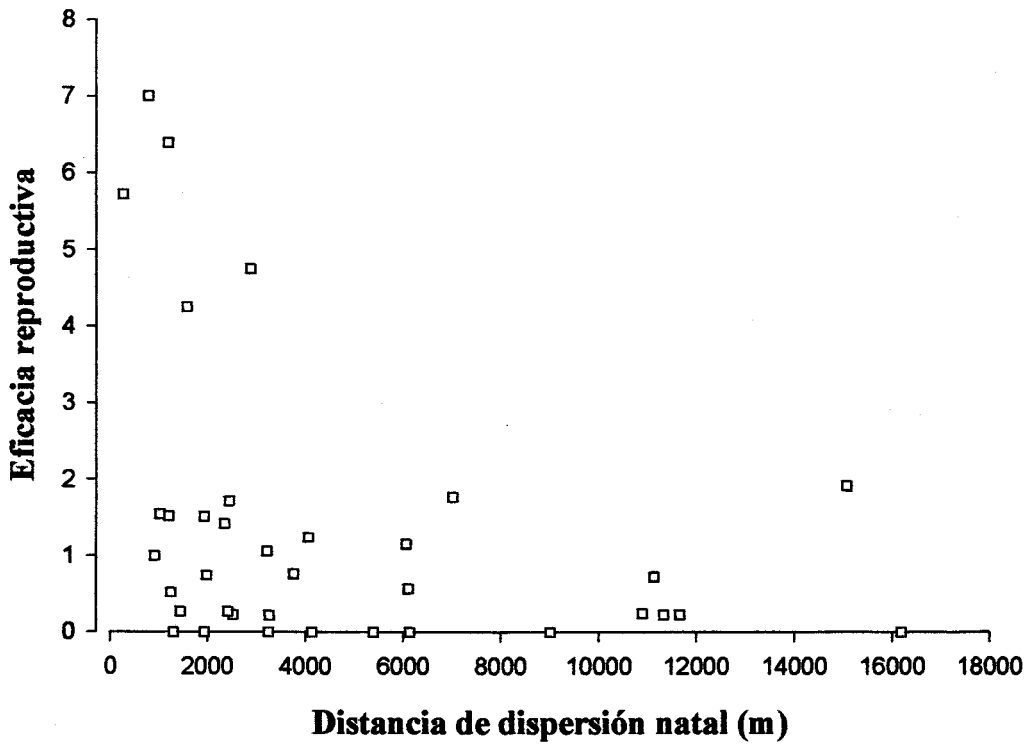
Resumiendo, de los resultados expuestos anteriormente, sólo la densidad de conoespecíficos reproductores en la zona de instalación estuvo relacionada con las distancias de dispersión, de forma que los individuos que se dispersaron a distancias más cortas se instalaron en zonas más densas. Sin embargo, este efecto puede ser debido al hecho de que los individuos que se dispersan a distancias más cortas son también los que provienen de zonas más densas, de forma que la zona de partida y destino pueden ser las mismas y por lo tanto coincidir los valores de la densidad en el territorio natal y de primera instalación al estar muy próximos.

### **Eficacia reproductiva a lo largo de la vida**

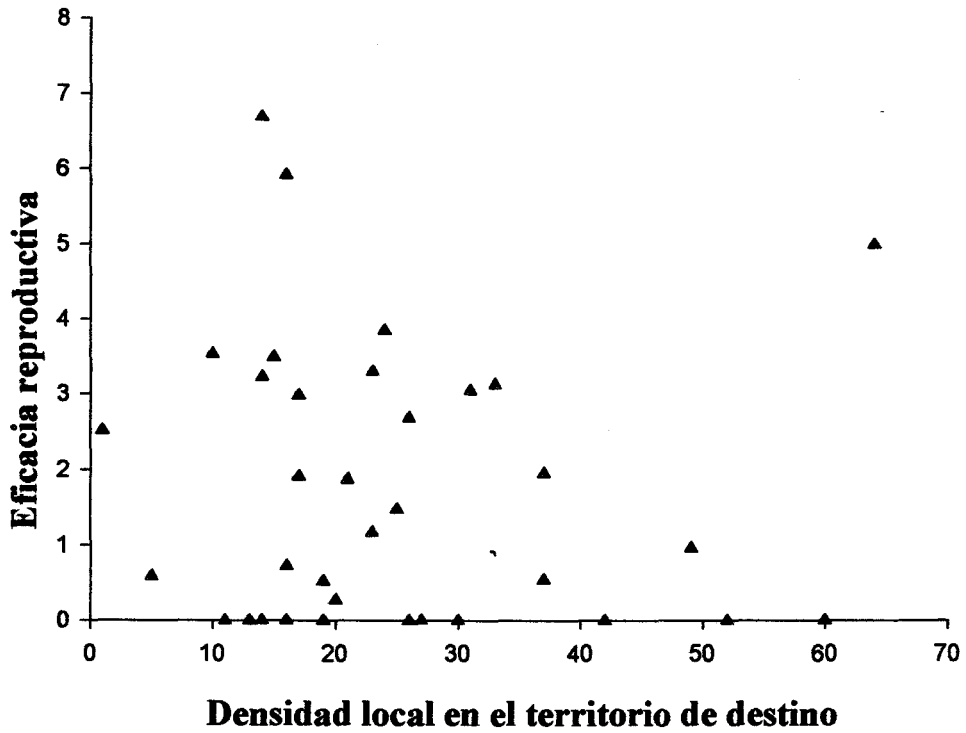
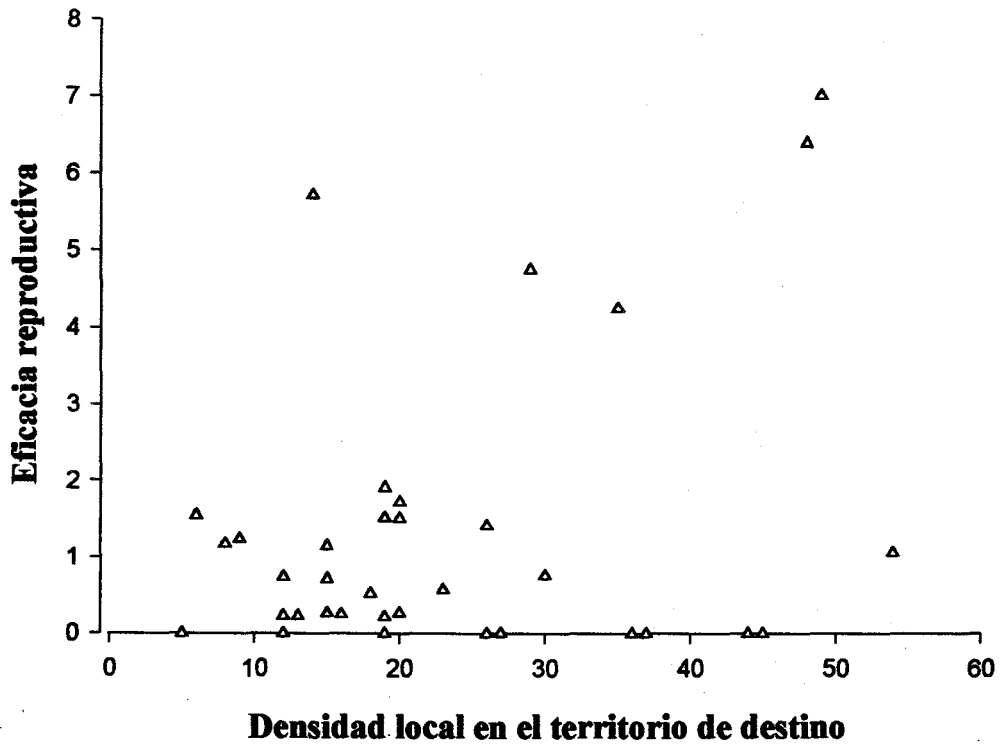
Como se podrá comprobar a lo largo de esta Tesis, en el milano negro los desplazamientos realizados durante la dispersión natal son más extensos que los realizados entre reproducciones sucesivas. También sabemos que la supervivencia está condicionada por factores que varían espacialmente en el área de estudio. En este escenario, la dispersión natal, y por lo tanto la elección del lugar donde el individuo se reproduce por primera vez, puede condicionar la eficacia reproductora de los individuos a lo largo de la vida. Por lo tanto, las consecuencias de la dispersión natal pueden no detectarse durante la primera reproducción, pero sí cuando se tiene en cuenta toda la vida del individuo. Los cálculos de la eficacia reproductiva de los individuos mostraron que los valores de la misma variaron entre 0 y 7 descendientes que alcanzaron el segundo año de vida (mediana=0.27,  $de=1.62$ ,  $N=114$ ). Se obtuvo una correlación inversa que resultó ser significativa entre la eficacia reproductiva a lo largo de la vida y la distancia de dispersión para los machos ( $r_s=-0.43$ ,  $N=36$ ,  $P=0.008$ ); en las hembras esta relación no fue significativa ( $r_s=0.07$ ,  $N=36$ ,  $P=0.683$ )(Fig. 10). Estos resultados indican que los machos filopátricos mostraron mayor eficacia reproductiva a lo largo de la vida. Pudiera ocurrir que esta mayor eficacia reproductiva fuera debida a que también los individuos que se dispersan menos se instalan en zonas de mayor densidad, sin embargo, no existió ninguna relación entre la densidad de instalación y la eficacia reproductiva a lo largo de la vida,



ni para machos ( $r_s=0.105$ ,  $N=36$ ,  $P=0.541$ ) ni para hembras ( $r_s=-0.151$ ,  $N=36$ ,  $P=0.038$ )(Fig. 11).



**FIGURA 10.** Relación entre las distancias de dispersión natal de machos (arriba) y hembras (abajo) y la eficacia reproductiva a lo largo de la vida de los mismos.



**FIGURA 11.** Relación entre la densidad local en el territorio de instalación y la eficacia reproductiva a lo largo de la vida para machos (arriba) y hembras (abajo).

## Discusión

### *Patrones de dispersión natal*

El primer resultado relevante encontrado en el estudio sobre dispersión natal del milano negro de Doñana es el elevado grado de filopatría que muestran los individuos en esta población. En oposición a lo defendido por Reed (1993) que afirmaba que la distinción entre el concepto de filopatría y dispersión no debía establecerse, nosotros pensamos que esta separación, tratando el problema a nivel poblacional puede ser acertada. Por ejemplo, en nuestra población, si consideramos una distribución continua de las distancias de dispersión natal todos los individuos deberían ser considerados como dispersantes, puesto que no existió ni un solo caso en que un individuo ocupara para reproducirse el territorio donde nació. Sin embargo, podemos sostener que en esta población la estrategia que predomina es la filopatría. De hecho, ningún individuo de los marcados en Doñana ha sido detectado fuera de esta zona durante los años que duró este estudio. Esta afirmación la podemos apoyar con los resultados obtenidos en el Capítulo de Supervivencia que claramente indican que se está controlando a la inmensa mayoría de los individuos que sobreviven.

El patrón de dispersión difirió significativamente entre machos y hembras: el 60% de los machos y sólo el 31.2% de las hembras se dispersaron una distancia menor de 5 kms desde su lugar de nacimiento. Este patrón coincide con el encontrado en la mayoría de las especies de aves (ver entre otras, Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Marzluff et al. 1989, Pärt 1995). La discusión de su efecto se aborda en el apartado siguiente ya que el sexo puede ser considerado como una de las características que afectan a la variabilidad individual en las distancias de dispersión.

### *Factores determinantes de la variabilidad individual en las distancias de dispersión natal*

El modelo GLM indica que la decisión de un individuo sobre a qué distancia dispersarse está

determinada principalmente por: 1) el sexo; 2) la densidad local de conespecíficos en la zona de nacimiento y, 3) el orden de nacimiento del individuo. En el modelo también entraron significativamente las interacciones entre el sexo y la densidad y entre el sexo y el orden de nacimiento. Todo ello indica que el efecto tanto de la densidad como del orden de nacimiento sobre las distancias de dispersión fue mucho más acusado para los machos que para las hembras (Fig.8). Los individuos que mostraron un mayor grado de filopatria fueron machos nacidos en zonas de alta densidad y que fueron pollos únicos o nacidos primero.

El efecto de la densidad sobre las distancias de dispersión natal ha sido puesto de manifiesto para numerosas especies (ver p.ej., Newton y Marquiss 1983, Hines 1986, Wheelwright et al. 1998). Sin embargo, esta relación entre las distancias de dispersión y la densidad, en unos casos se demostró que era positiva, es decir, los individuos nacidos en zonas más densas se dispersaron distancias más largas (Watson et al. 1984, Nilsson 1989), y en otros el efecto fue negativo (Delestrade et al. 1996). Greenwood y Harvey (1979) encontraron incluso un efecto inverso de la densidad según los sexos dentro de una misma especie. En la población de milanos negros de Doñana el efecto de la densidad sobre las distancias de dispersión puede explicarse atendiendo al carácter gregario de esta especie. El milano negro puede llegar a formar colonias laxas en las que la densidad es elevada, como ocurre en algunas zonas del área de estudio. El reproducirse en zonas de alta densidad puede reportar a los individuos una serie de beneficios. Por una parte la probabilidad de supervivencia de las aves adultas y de sus descendientes es superior a la existente en áreas de baja densidad (véase el Capítulo de Supervivencia). Por otro lado, tal como se discutió en el capítulo antes mencionado, en áreas densas pueden ponerse en marcha mecanismos sociales facilitatorios en la búsqueda del alimento y en la defensa comunal (ver referencias en el Capítulo de Supervivencia). Adicionalmente, los individuos de milano negro podrían estar siendo atraídos por la presencia de conespecíficos, ya que éstos pueden ser un buen indicador de la calidad del hábitat (Smith y Peacock 1990, Stamps 1991, Reed y Dobson 1993).

El orden de nacimiento fue la otra variable que entró significativamente en el modelo

GLM de las distancias de dispersión natal. Aquellos individuos de la población que fueron pollos únicos o primeros se dispersaron distancias más cortas que el resto. Hay numerosos trabajos en los que se ha propuesto y demostrado que los individuos competitivamente inferiores en una población son los que muestran mayores distancias de dispersión probablemente debido a que son excluidos por otros con mayor capacidad competitiva o dominancia de tipo social ("Social competition hypothesis", Dhondt y Hublé 1968, Gauthreaux 1978, Greenwood 1980, Waser y Jones 1983, Waser 1985, Verhulst 1997). La relación encontrada en el milano negro entre el orden de eclosión y las distancias de dispersión podrían ser debidas a diferencias en la condición física de los individuos según su orden de nacimiento. Sin embargo, nosotros no encontramos ninguna relación del orden de nacimiento con la condición física medida al volar del nido ni en estadíos adultos de estos individuos. Otra predicción también sería que si los pollos únicos o nacidos primeros son más competitivos, se integrarían a edades más tempranas a la población reproductora, sin embargo tampoco hubo relación con la edad de la primera reproducción. Así, fenotípicamente, los pollos primeros o únicos no resultan diferentes del resto de la población teniendo en cuenta las variables que nosotros hemos estudiado.

En el milano negro, los pollos cuando abandonan el área del nido natal parten directamente hacia las zonas de invernada, por lo cual cabe esperar que la prospección durante este periodo sea prácticamente nula. Adicionalmente en esta especie se ha demostrado que suele darse una sincronización en la fecha de abandono del nido entre los pollos nacidos primeros y segundos (Viñuela y Bustamante 1992) con lo cual estas diferencias potenciales en tiempo disponible para prospectar antes de la primera migración se verían aún más reducidas. Es más lógico pensar que la prospección se produce más durante los años que dura el periodo prereproductor, el número de los cuales puede variar en función, tanto de la edad de la primera reproducción como de las veces que el individuo retorne de las zonas de invernada al área de estudio (hay individuos que no retornan ni el primer ni incluso el segundo año de vida). A través de esta prospección, como ocurre en otras especies (Boulinier y

Danchin 1997) los individuos podrían adquirir una serie de ventajas e información que le permitieran instalarse más cerca de la zona de nacimiento, y a la vez los individuos nacidos únicos o primeros podrían ser aquellos que hubieran prospectado durante más años. Sin embargo, el número de años que un individuo retornó al área de estudio antes de reproducirse tampoco dependió de su orden en la pollada. La falta de relación entre el orden de nacimiento y todas las características analizadas puede ser debida a que las variables utilizadas para valorar la capacidad competitiva de los individuos no sean adecuadas, o que por el contrario esté operando algún mecanismo de dominancia social que no esté relacionado con ninguna característica fenotípica y que se base en la jerarquía de nacimiento. El milano negro es una especie, como se ha mencionado antes, que durante su periodo prereproductor usa dormitorios coloniales, como reproductor puede llegar a formar colonias laxas, y manifiesta una serie de comportamientos sociales (defensa, búsqueda de alimento) en los que el establecimiento de una organización social basada en una determinada jerarquía puede ser importante para la defensa y adquisición de los recursos. En esta especie, durante el periodo de estancia en el nido se establece una jerarquía entre los hermanos de una misma puesta, de forma que los individuos nacidos primeros son los que manifiestan un mayor grado de agresión frente a sus hermanos, y a la vez los que atraen más la atención de los padres en cuanto al aporte de alimento (Veiga e Hiraldo 1990, Viñuela y Bustamante 1992). Como se ha demostrado en otras especies de aves, esta jerarquía establecida en los primeros estadios del desarrollo puede ser un buen predictor de la que se va a mantener a lo largo de la vida frente a conespecíficos (Boag y Alway 1980, 1981). Los individuos que son más dominantes a edades tempranas van a ser los que en estadios posteriores de la vida tengan una mayor probabilidad de verse envueltos en enfrentamientos agonísticos, traduciéndose éstos en una mayor capacidad competitiva para adquirir y defender los recursos (en este caso concreto los territorios cercanos al área de nacimiento).

Adicionalmente, en otras especies de vertebrados, se ha argumentado que el grado de atención de los padres y de interacciones con los mismos puede también determinar el grado

de dominancia de la descendencia ( McCarthy y Southwick 1979). En el milano negro, y otras especies de aves, los pollos únicos van a recibir un mayor grado de atención de los padres, con lo cual el aprendizaje de pautas agonísticas y el grado de jerarquía social y capacidad competitiva adquirido puede ser máximo frente a individuos en los que la atención de los padres ha de ser compartida entre varios hermanos. Adicionalmente, Hiraldo et al. (1990) encontraron en un estudio realizado en la misma población de milanos negros que hubo una tendencia a que el aporte de alimento fuera cualitativamente diferente entre nidos con un solo pollo y polladas múltiples, de forma que en los primeros la representación en la dieta de piezas procedentes de carroña fue menor que en los segundos. Esta diferencia cualitativa en la dieta entre pollos únicos y el resto podría suponer limitaciones en el desarrollo de los segundos (musculatura, estructura ósea...) no detectables mediante los índices de condición física utilizados en este trabajo, determinando diferencias en la capacidad competitiva entre ambos grupos. Esta mayor dominancia de pollos únicos o nacidos primeros en el milano negro se ve apoyada por el hecho de que, en la población estudiada, las zonas de alta densidad (potencialmente zonas de mejor calidad) atraen principalmente pollos únicos o primeros, presumiblemente individuos de "buena calidad o mejor estatus social" provenientes de zonas de baja densidad, mientras que en las zonas poco densas los individuos que se integran provenientes de zonas densas son principalmente pollos segundos y terceros, presumiblemente de "peor calidad o más bajo estatus social".

Aunque la competencia esté modelando la dispersión en esta especie no podemos excluir la posibilidad de que otros mecanismos como puede ser la evitación de emparejamientos endogámicos estén actuando paralelamente (Dobson y Jones 1985). De hecho, son numerosas las especies en las que se ha propuesto la evitación de emparejamientos endogámicos como motor principal de la dispersión (ver entre otras Greenwood et al. 1979, Greenwood 1982, 1983, 1987, Bollinger et al. 1993, Wheelwright y Mauck 1998). Para medir el grado de endogamia en una población se ha recomendado como un buen índice la frecuencia con que ocurren emparejamientos entre familiares cercanos en la misma (Pusey 1987). En la



población de milanos negros de Doñana, desde que se inició el marcaje y control de individuos con PVC hasta ahora (ver Métodos Generales), no hemos encontrado ningún caso de emparejamientos entre familiares (hermanos o padres-descendencia). Las frecuencias teóricas calculadas (padres-descendencia: 0.000808, entre hermanos: 0.000128) sugieren que la ocurrencia de este fenómeno por azar debe ser prácticamente inexistente en la población estudiada. Los factores demográficos tales como la mortalidad juvenil, la reproducción retardada o las diferencias en las fechas de llegada entre juveniles y adultos, pueden explicar por sí solos las bajas frecuencias de emparejamientos endogámicos. Paralelamente, como se puede observar en la Fig. 7, machos y hembras solapan en un rango amplio de sus distancias de dispersión. Esto último, y los resultados expuestos anteriormente, sugieren que no debe existir una presión selectiva actuando sobre los procesos dispersivos con el fin de evitar la endogamia.

Algunos autores han sugerido que los patrones de dispersión mostrados por los individuos de especies determinadas son debidos en parte a influencias de tipo genético, es decir, que existe un componente de heredabilidad en las distancias de dispersión (ver entre otras Howard 1960, Greenwood et al. 1979). En el milano negro encontramos que el grado de similitud en las distancias de dispersión no difirió entre hermanos e individuos vecinos que no tenían ningún tipo de parentesco. Estos resultados muestran que la similitud de las distancias de dispersión entre hermanos (al igual que entre vecinos) está determinada con más probabilidad por factores de similaridad ambiental que genética.

### *Consecuencias de la dispersión natal*

Una asunción generalizada en los estudios de dispersión es que los individuos que se dispersan a más largas distancias tienen un mayor riesgo de mortalidad que los filopátricos (ver referencias en Introducción de este Capítulo). En el caso del milano negro, nosotros no encontramos ninguna relación entre el éxito reproductor en la primera reproducción, la calidad de los territorios ocupados y la supervivencia al año siguiente con las distancias de dispersión

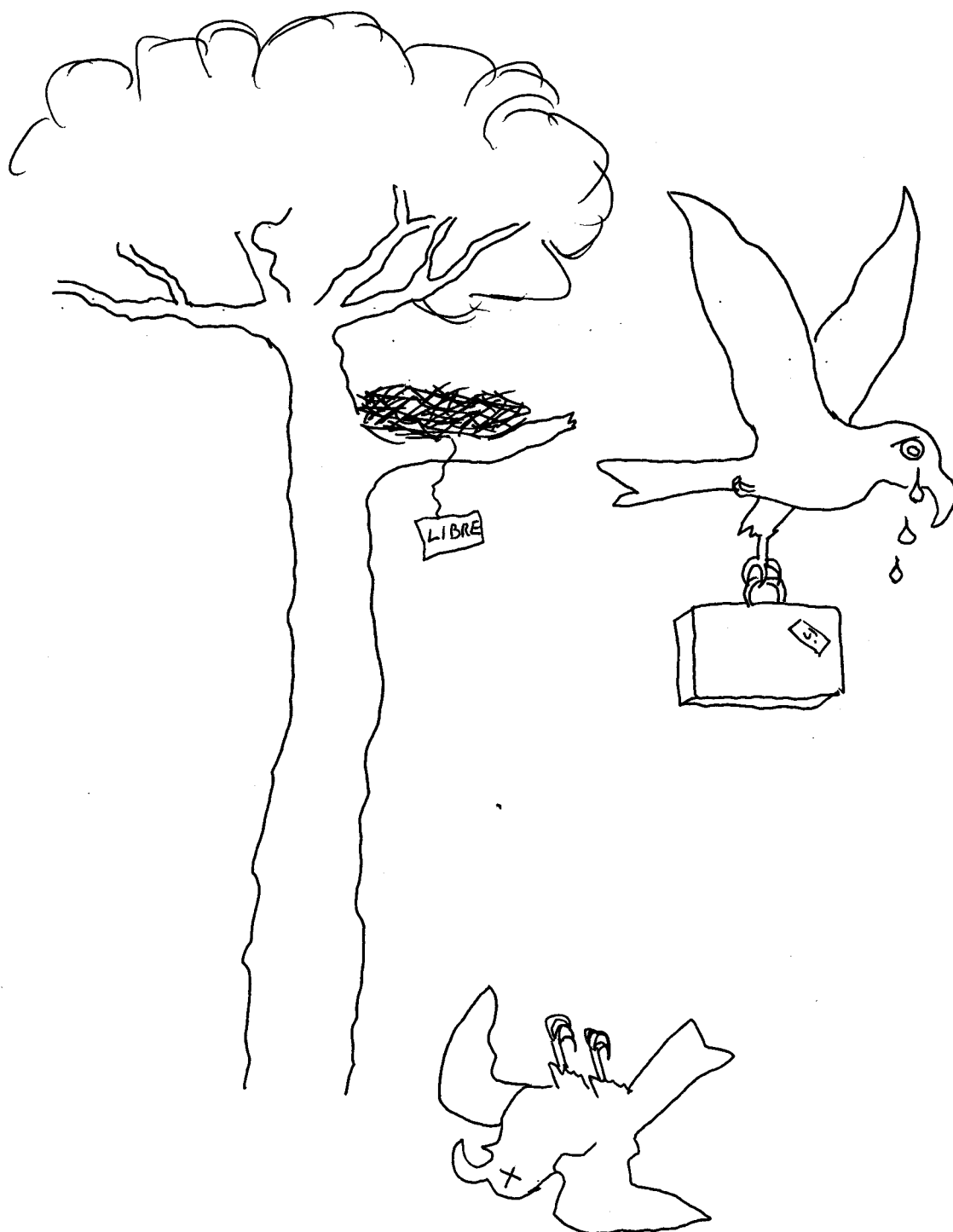
natal. Sin embargo, ésta última podría afectar a estos parámetros (éxito reproductor y supervivencia) de forma progresiva a lo largo de la vida de los individuos y no ser detectado este efecto durante la primera reproducción. Los trabajos que estudien este efecto longitudinal en especies de aves son escasos (Wheelwright y Mauck 1998). Nuestros análisis revelan que la filopatría es altamente ventajosa para los machos del milano negro: los machos que se dispersan a distancias más cortas tienen una mayor eficacia reproductiva a lo largo de la vida. Sin embargo, en las hembras no hubo ningún tipo de relación aunque aquellas que se dispersaron a mayores distancias se emparejaron con individuos con más experiencia reproductora (Fig. 10). La mayor eficacia reproductiva obtenida por los machos filopátricos no parece ser un efecto indirecto de que sean individuos que se instalan en zonas de mayor densidad, ya que nuestros resultados sugieren que la eficacia reproductiva, tal como nosotros la hemos medido, no está relacionada con este factor: los individuos filopátricos, ya sean en zonas densas o no, consiguen una mayor eficacia reproductiva durante su vida. Esto puede ser debido como han sugerido algunos autores a factores como la familiaridad con la zona de nacimiento que redundaría en una serie de ventajas en la búsqueda y explotación del alimentos, defensa y adquisición del territorio que determinarían, fundamentalmente, un menor riesgo de mortalidad (principal componente de la eficacia reproductiva a lo largo de la vida).

El efecto diferente de las distancias de dispersión sobre la eficacia reproductiva de machos y hembras indica que la relación costes/beneficios de la filopatría debe ser asimétrica respecto al sexo. En un contexto general estos resultados coinciden con los de todos los trabajos que apoyan la hipótesis propuesta por Greenwood (1980) en el sentido de que los diferentes papeles de los sexos promueven un patrón de dispersión diferenciado. Los machos de milano negro tienen un mayor papel en la defensa del territorio y en el aprovisionamiento de la prole y también de la hembra durante la incubación y parte de la crianza (ver referencias en Introducción General). En este escenario, para un macho sería de especial importancia ser filopátrico pues el conocimiento del área natal favorecería su explotación. Las hembras, sin embargo, podrían estar seleccionando su lugar de instalación en base a criterios que actuarían

de forma contrapuesta. Por un lado, el ser filopátricas les reportaría similares ventajas que a los machos (ecológicas y genéticas) aunque más atenuadas las primeras por las razones ya expuestas. En sentido contrario actuaría la posibilidad que podrían tener las hembras de acrecentar su eficacia reproductiva reproduciéndose con machos experimentados; una selección sexual de este tipo daría lugar al incremento observado en las distancias de dispersión para las hembras.

Todo lo expuesto anteriormente indica que la dispersión natal en la población de milanos negros de Doñana hay que enmarcarla en un escenario de competencia donde los factores próximos que condicionan las distancias de dispersión son el grado de dominancia de los individuos y la densidad de individuos en la zona de nacimiento. Estos factores actuarían generando una relación costes-beneficios, cuyo balance estaría relacionado directamente con las distancias de dispersión. En esta población esta relación resultó ser positiva en favor de la filopatría.

# DISPERSIÓN REPRODUCTIVA



# DISPERSIÓN REPRODUCTIVA

## Introducción

La dispersión reproductiva se define como los movimientos que los individuos realizan entre dos reproducciones sucesivas (Howard 1960). Las decisiones de abandonar el territorio y de dónde asentarse de nuevo pueden tener influencias importantes sobre la eficacia reproductiva de los individuos a lo largo de la vida, el éxito de los emparejamientos y los logros reproductores (Clutton-Brock 1988, Newton 1989, Wiklund 1995, Waser 1996). Sin embargo, pese a su importancia, el conocimiento existente sobre los mecanismos de la dispersión reproductiva y de los factores que la condicionan no es muy amplio. En ello influye la dificultad que supone el conseguir información longitudinal (a lo largo del tiempo) sobre los parámetros biológicos de los individuos, y la escala espacial a la que se desarrolla la dispersión, puesto que en algunos casos, ésta ocurre a unas distancias a las que resulta muy difícil detectar a los individuos.

Potencialmente el sexo y la edad de los individuos pueden determinar variaciones importantes en la dispersión reproductiva (Newton y Marquiss 1982, Pärt y Gustafsson 1989). Dentro de un mismo sexo o clase de edad pueden ocurrir comportamientos dispersivos diferentes (ver referencias en Wiklund 1996, Waser 1996). En muchos estudios se ha tratado de identificar cuáles son los factores que afectan a la dispersión reproductiva. Un resultado común en muchos de ellos es que los individuos tienden a cambiar de territorio después de una reproducción con nulo o bajo éxito, tras la pérdida de la pareja (ver referencias en Wiklund 1996, Nager et al. 1996, Waser 1996) o después de haberse reproducido en un territorio de baja calidad (Boyce y Boyce 1988, Montalvo y Potti 1992, Korpimäki 1993). Pese a esto, una limitación bastante frecuente es separar la importancia relativa que cada uno de estos factores tiene, ya que frecuentemente pueden covariar (Goodburn 1991, Choudhury 1995).

Los estudios realizados sobre el significado adaptativo de la dispersión reproductiva en vertebrados son escasos debido a las limitaciones metodológicas existentes para realizar

estudios a largo plazo. Algunos autores han encontrado que la dispersión reproductiva no proporciona ningún beneficio claro que aumente la eficacia reproductiva de los individuos (Newton y Marquiss 1992, Pusey y Packer 1987, Rood 1990, Smale et al. 1993, Olsson et al. 1997). En estos casos, la dispersión reproductiva se puede interpretar como un proceso neutral o no adaptativo (Payne y Payne 1993). Sin embargo, hay otro grupo de estudios en los que se encuentra una mejora en la eficacia reproductiva de los individuos (Shields 1987, Boyce y Boyce 1988, Pärt y Gustafsson 1989, Boutin et al. 1992, Stenseth y Lidicker 1992, Payne y Payne 1993, Pärt 1995, Waser 1996).

En los procesos de dispersión reproductiva las decisiones individuales estarían reguladas por una relación entre los costes y beneficios de ser filopátrico o por el contrario dispersarse (Greenwood 1980). Los beneficios de la filopatría pueden estar determinados por los componentes ecológicos o genéticos de la misma, tales como pueden ser la familiaridad con un área, dominancia, adaptaciones locales de genes y patrones de selección de grupo (por ej., una mayor tolerancia de familiares o vecinos en intrusiones durante la búsqueda y explotación del alimento, disminución en las agresiones en las zonas limítrofes de los territorios)(ver p.ej., Hinde 1956, Maynard Smith 1964, Greenwood y Harvey 1976, Clutton-Brock y Harvey 1976, Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Pärt y Gustafsson 1989, Beletsky y Orians 1991). Los beneficios genéticos derivados de la filopatría podrían producirse en especies, como el milano negro, en las que la descendencia retornan al área de nacimiento a reproducirse (ver Capítulo de Dispersión Natal) y al mismo tiempo los adultos muestran una alta filopatría a los territorios que ocupan.

En el caso opuesto, es decir, si los individuos muestran altas frecuencias de dispersión reproductiva, las ventajas que podrían obtener con esta estrategia serían el ocupar mejores territorios y conseguir parejas de más calidad, aumentar la probabilidad de supervivencia y su éxito reproductor; en suma, incrementar su eficacia reproductiva a lo largo de su vida (Pärt y Gustafsson 1989, ver revisión para mamíferos en Waser 1996). Los costes de la dispersión reproductiva suelen relacionarse con un mayor riesgo de mortalidad (ver revisión para aves en

Fleisher 1983, Eden 1987, Strickland 1991, y para mamíferos en Wauters et al. 1994, Waser 1996) y con la dificultad para encontrar un buen territorio (Greenwood 1890, Askenmo 1984, Pärt y Gustafsson 1989, Bensch y Hasselquist 1991, Pärt 1994). De hecho, se ha comprobado que en mamíferos y determinadas especies de aves, los individuos que se dispersan están expuestos a un alto riesgo de predación y realizan un mayor gasto energético cuando los movimientos son largos (Gaines y McClenaghan 1980, Johnson y Gaines 1990, Waser 1996). En cualquier caso, la magnitud de estos riesgos va a depender de las características de cada especie.

En este capítulo de la Tesis, se analizan las causas y las consecuencias de la dispersión reproductiva en la especie objeto de estudio. Se ha analizado el efecto que sobre la dispersión reproductiva tienen el sexo y la edad, la calidad del territorio y la pareja, experiencia reproductiva, parámetros reproductores y densidad local de conespecíficos.

La mayoría de los trabajos publicados hasta el momento consideran solo una variable para definir los patrones de dispersión: distancia de dispersión, la cuál puede adoptar valores de 0 (en los casos en que el individuo no se dispersa). Por el contrario, en este trabajo se considera que los individuos pueden tomar dos decisiones diferentes y regidas por condicionantes distintos: 1) si cambiar o no de territorio, y 2) cómo de lejos irse (distancia de dispersión reproductiva). Debido a esto, la fidelidad al lugar de reproducción y la distancia de dispersión fueron analizadas como variables separadas. Los principales objetivos fueron: a) identificar cuáles son los factores que determinan el cambio de territorio; b) estudiar si estos factores afectan en igual medida a la distancia de dispersión reproductiva; c) examinar las consecuencias tanto del cambio de territorio como de las diferentes distancias de dispersión reproductiva.

## **Material y métodos**

### *Justificación de la metodología empleada y limitación del área de estudio*

Como se ha mencionado en los Capítulos anteriores, muchos estudios de dispersión, incluyendo los de dispersión reproductiva, están realizados en áreas pequeñas que no cubren los movimientos de los individuos, lo cuál puede provocar que se subestime la proporción de dispersantes lejanos y se desconozcan las características de los mismos. En nuestro estudio, este problema virtualmente no existe: 1) Tanto la probabilidad de recaptura como las tasas de supervivencia adulta tienen valores elevados y lógicos para esta especie (ver Capítulo de Supervivencia) por lo que nuestro muestreo no debe ser incompleto (Marti et al. 1995), 2) Las distancias a las que se prospectó buscando individuos marcados (máximo 40 km) fueron mucho mayores que la mayor distancia de dispersión reproductiva detectada (máximo 10 km), además el 90% de individuos que cambiaron de territorio se instalaron en un radio de 5 km del anterior.

### *Cálculo de las distancias de dispersión*

Las distancias de dispersión reproductiva se calcularon como la longitud de la línea recta que unió los dos territorios entre los que se desplazó el individuo. Como es lógico, sólo se computaron los episodios en que existían desplazamientos entre territorios entre dos años sucesivos, no considerándose los casos en que el individuo no abandonaba el territorio original. Tanto la frecuencia de cambio de territorio como las distancias de dispersión se calcularon sólo para aquellos individuos con al menos dos controles sucesivos de reproducción.

### *Tratamiento estadístico*

En primer lugar, se determinó si para aquellos individuos en que se disponía de más de una dispersión reproductora se podían utilizar todos los datos sin incurrir en pseudorreplicación



(medidas individuales repetitivas). Para ello se estudió la variación individual en las distancias de dispersión aplicando un análisis de repetibilidad descrito por Lessells y Boag (1987). Este análisis tiene por objeto evaluar si la variabilidad de un determinado carácter es mayor entre individuos que entre las medidas repetidas de ese carácter en un mismo individuo. Se trata de un coeficiente de correlación entre las medidas de un mismo individuo y se basa en los componentes de un análisis de la varianza de una vía (ANOVA). El coeficiente puede variar entre 0 (repetibilidad nula) y 1 (máxima repetibilidad). Su significación se halla a través de una distribución de la F de Snedecor del ANOVA. A la hora de interpretar los índices se consideraron los criterios definidos por Harper (1994):

$r < 0.2$             muy baja repetibilidad

$r > 0.2$  y  $< 0.4$     baja

$r > 0.4$  y  $< 0.7$     moderada

$r > 0.7$  y  $< 0.9$     alta

$r > 0.9$             muy alta

Para el resto de los tratamientos, los análisis univariantes se realizaron utilizando tests no paramétricos (Siegel y Castellan 1988). Posteriormente, usamos Modelos Lineales Generalizados (GLM<sub>s</sub>) con el fin de obtener una descripción matemática de: a) la frecuencia de cambio, y b) la distancia de dispersión reproductiva. Se estudió el efecto que sobre ellos pueden tener las características individuales y ambientales, la calidad del territorio y otros parámetros de la reproducción anterior. Las variables utilizadas se indican en la Tabla 13. Todos los análisis se hicieron separadamente para machos y hembras.

**TABLA 13.** Variables utilizadas en el análisis de los factores que determinan el cambio de territorio y las distancias de dispersión reproductiva en el milano negro.

---

### **CARACTERÍSTICAS INDIVIDUALES**

**SEXO:** Determinado a través de observaciones de cópulas y en algunos casos por técnicas moleculares.

**EDAD:** En años de vida.

**EDAD DE LA PAREJA:** En años de vida. Para estudiar el efecto de esta variable, sólo se consideraron aquellos individuos cuyas parejas del año anterior retornaron la siguiente estación reproductora. De esta forma estamos evitando mezclar los efectos de la desaparición de la pareja con los de la edad de la misma.

**EXPERIENCIA REPRODUCTORA (años):** Considerando la secuencia de intentos reproductores; sólo para individuos de los cuales se conocía la edad de la primera reproducción.

### **CARACTERÍSTICAS DE LA REPRODUCCIÓN ANTERIOR**

**PREDACIÓN:** Predación (1) o no (0) de huevos o pollos.

**ÉXITO REPRODUCTOR:** Exito (1, al menos un pollo volado) o no (0 pollos volados).

**CAMBIO DE PAREJA:** Cambio de pareja o no desde un año al siguiente. Tres categorías, 0 no cambia, 1 viudo y 2 divorcio.

### **CACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y DE LA UBICACIÓN DEL TERRITORIO**

**DENSIDAD LOCAL:** Número de territorios ocupados por conoespecíficos reproductores en un radio de 1 kilómetro en torno al territorio de reproducción.

**PLUVIOSIDAD INVERNAL:** Pluviosidad (ml/m<sup>2</sup>) durante el periodo previo a la estación reproductora (septiembre a marzo).

(Tabla 13, continuación)

---

### **CALIDAD DEL TERRITORIO**

**% DE AÑOS CON PREDACIÓN:** Años con predación sobre el total de intentos reproductores.

**PRODUCTIVIDAD:** Número total de pollos volados dividido entre el total de intentos reproductores.

**PRODUCTIVIDAD SIN PREDACIÓN:** Similar a la variable anterior, pero excluyendo en su cálculo los años en los cuales hubo predación.

**% DE AÑOS DE OCUPACIÓN:** Años en los que el territorio se ocupó sobre el total de años controlado.

---

## Resultados

### *Variaciones individuales en la frecuencia de cambio y distancias de dispersión reproductiva*

Con anterioridad a los tratamientos estadísticos indicados anteriormente, se analizó la variación individual existente en los patrones de dispersión. Se estudió si aquellos individuos que habían cambiado de territorio después de su primer control como reproductores tuvieron una mayor probabilidad de volver a cambiar entre el segundo y tercer control, frente a los que no habían cambiado entre los dos primeros. De los individuos que habían cambiado entre la primera y segunda reproducción ( $N=17$ ) el 47.1% también cambió entre la segunda y tercera. Para individuos que entre sus dos primeras reproducciones no cambiaron de territorio ( $N=56$ ) la frecuencia fue del 35.7%. Estos resultados indican que no existen diferencias entre los dos grupos (Prueba exacta de Fisher,  $P=0.777$ ).

La repetibilidad en las distancias de dispersión fue de  $r = -0.087$  ( $F_{5,6}=0.836$ ,  $P=0.568$ ) para los machos, y de  $r=0.472$  ( $F_{5,7}=3.000$ ,  $P=0.092$ ) para las hembras. Aunque los valores obtenidos para las hembras son clasificados como "moderados" por Harper (1994), la falta de significación estadística nos permite asumir que la distancia de dispersión reproductiva en esta especie no está fuertemente afectada por factores individuales. Apoyándonos en estos resultados y en los obtenidos para la frecuencia de cambio de territorio, podemos considerar a cada individuo y a cada episodio de cambio o no de territorio como una unidad muestral independiente (Wiklund 1996).

### *Factores que afectan al cambio de territorio*

**Sexo y edad.** - Las tasas de reavistamiento en el área de estudio fueron del 83.1% para machos ( $N=142$ ) y 89.5% para las hembras ( $N=143$ ). Para todos los individuos reproductores (machos, hembras e individuos de sexo desconocido) la tasa fue del 73.5% ( $N=419$ ). El que los individuos de sexo conocido presenten tasas de reavistamiento más elevadas que las

obtenidas para individuos no sexados debe estar influenciado porque los individuos que han vivido más años han tenido una mayor probabilidad de ser sexados por comportamiento copulatorio.

La frecuencia de cambio de territorio entre dos reproducciones sucesivas fue similar para machos y hembras (25.6%,  $N=121$  frente a 32.8%,  $N=122$ ,  $\chi^2=1.182$ ,  $g.l=1$ ,  $P=0.277$ ). Para todos los individuos (incluyendo los de sexo desconocido) la frecuencia fue del 29.6% ( $N=284$ ). Cuando consideramos once clases de edad, la frecuencia de cambio de territorio no estuvo influenciada por la edad del individuo para los machos ( $r_s=-0.117$ ,  $P=0.776$ ,  $N=9$ ); pero sí para las hembras ( $r_s=-0.828$ ,  $P=0.008$ ,  $N=9$ ). En este último caso estuvo muy influenciada por los bajos valores de frecuencia de cambio de territorio de las hembras de mayor edad (>8 años)(Fig. 12). Si excluimos de la correlación a estas hembras, la tendencia se mantiene, pero la significación desaparece ( $r_s=-0.429$ ,  $P=0.419$ ,  $N=6$ ).

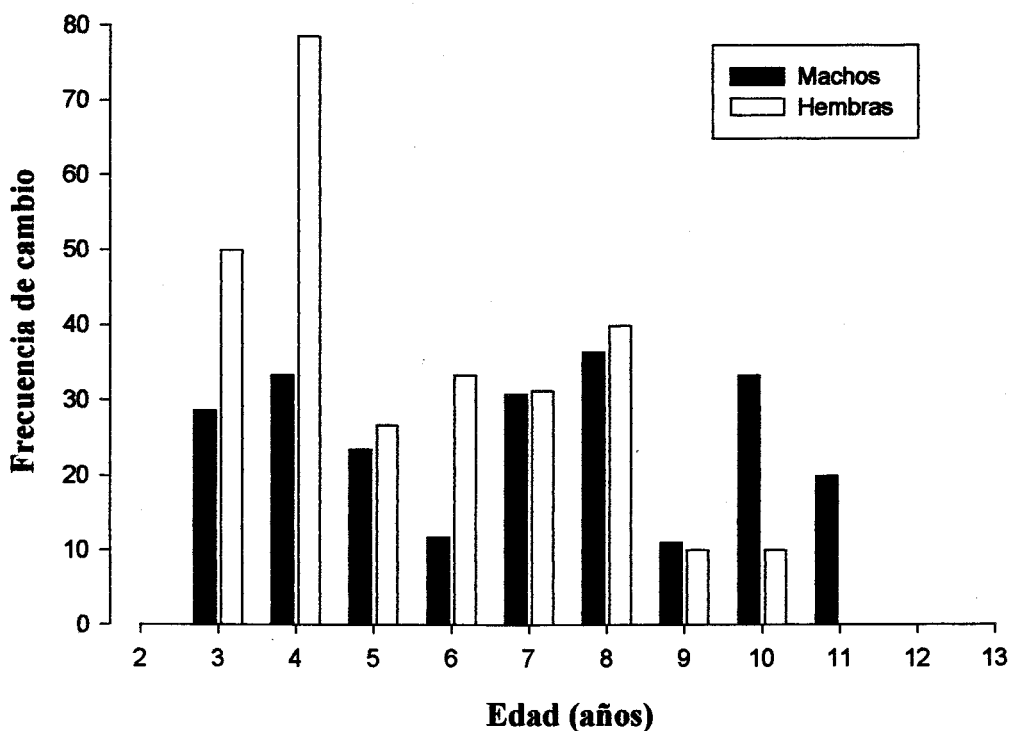


FIGURA 12. Frecuencia de cambio de territorio según edad y sexo.

**Efectos de las características del área natal, la calidad del territorio y el éxito reproductor.**- Para evaluar la calidad del territorio se utilizaron las cuatro variables definidas por el Análisis de Componentes Principales (ver Métodos generales y Tablas 1 y 2). Los machos y hembras que cambiaron de territorio estaban ocupando el año anterior territorios con valores más bajos de “productividad global” y “productividad sin predación” que los de aquellos individuos que no cambiaron. Se encontró la misma tendencia para las hembras en la variable “porcentaje de años con predación” y para machos en el “porcentaje de años de ocupación”, pero no llegaron a ser significativas (Tabla 14).

La densidad local de conespecíficos y la disponibilidad de recursos son factores que evalúan las características del área en torno al territorio. Variaciones en estos factores pueden influir en la frecuencia de cambio de territorio: los cambios deberían ser menos probables en zonas donde la densidad fuera alta y la disponibilidad de alimento también (e.g., Wicklund 1996). Aunque la densidad local de parejas reproductoras (en 1 km de radio alrededor del nido) varió de unas zonas a otras, tomando valores comprendidos entre 1 y 72 parejas (media=22.26, de=15.29,  $N=250$ ), no se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de cambio entre individuos (machos y hembras) que se habían reproducido en territorios con distinta densidad local (Tabla 14). La precipitación durante el invierno, utilizada como un estimador de la disponibilidad de alimento en la siguiente estación reproductora, no tuvo efectos sobre la frecuencia de cambio de territorio para ninguno de los dos sexos (machos:  $r_s=0.036$ ,  $P=0.963$ ,  $N=7$ ; hembras:  $r_s=0.456$ ,  $P=0.30$ ,  $N=7$ ).

En muchas especies de aves se ha encontrado que el número de veces que se ha reproducido un individuo (experiencia reproductora) es un factor importante que puede determinar la pérdida del territorio (e.g., Jakobsson 1988). Esta hipótesis predice que la probabilidad de cambiar debería disminuir cuando la experiencia reproductora de los individuos se incrementa. En el milano negro no se encontró ningún efecto de esta variable sobre la frecuencia de cambio: la experiencia reproductora no fue diferente entre los individuos

**TABLA 14.** Características de los individuos y de los territorios ocupados el año anterior a cambiar de territorio frente a dichas características para aquellos individuos que no cambiaron. *M*=Valores medios, *DE*=Desviación estándar, *N*=Tamaño de muestra, *P*=Probabilidad. Para las comparaciones estadísticas se aplicó el Test de U de Mann-Whitney. M=Machos, H=Hembras.

VARIABLE	SEXO	CAMBIO DE TERRITORIO			NO CAMBIO DE TERRITORIO			P
		<i>M</i>	de	<i>N</i>	<i>M</i>	de	<i>N</i>	
Edad de la pareja (años)	M	6.25	1.71	4	5.79	1.96	18	0.67
	H	5.67	3.05	3	6.17	2.21	12	0.82
Experiencia reproductora (años)	M	2.77	1.01	13	2.98	1.37	50	0.79
	H	2.81	1.18	27	3.31	1.40	42	0.16
Densidad local	M	27.23	21.28	30	21.38	13.05	38	0.71
	H	20.22	13.71	37	22.34	14.84	74	0.34
Pluviosidad invernal	M	486.71	226.47	31	547.68	254.00	90	0.33
	H	515.10	231.36	40	521.5	245.14	82	0.85
% de años con predación	M	0.101	0.134	24	0.122	0.135	89	0.45
	H	0.195	0.195	36	0.092	0.120	81	0.002
Productividad global	M	0.422	0.347	24	0.715	0.430	89	0.02
	H	0.484	0.500	36	0.781	0.457	81	0.003
Productividad sin predación	M	0.474	0.433	24	0.798	0.482	87	0.002
	H	0.581	0.580	36	0.865	0.472	79	0.01
% de años de ocupación	M	0.530	0.189	19	0.701	0.211	67	0.001
	H	0.546	0.213	29	0.658	0.263	59	0.06

que cambiaron o no de territorio (Tabla 14), aunque las hembras de más edad raramente cambiaron (ver arriba y Fig. 12).

El fracaso reproductor, bien sea debido a predación o a otras causas, puede determinar el abandono del territorio (e.g., Sonerud 1985). En nuestro caso, 7 de 54 machos (13%) y 7 de 52 hembras (13.5%) que tuvieron éxito cambiaron de territorio. En individuos cuya reproducción fracasó las frecuencias fueron 37.1% (N=62) para machos y 47.6% (N=63) para hembras. El efecto del fracaso reproductor sobre la frecuencia de cambio fue significativo para ambos sexos (machos:  $\chi^2=6.685$ , g.l.=1,  $P=0.010$ ; hembras:  $\chi^2=13.706$ , g.l.=1,  $P<0.001$ ).

También se examinó el efecto específico de la predación sobre el cambio de territorio. Después de un episodio en el que el contenido del nido era predado, el 17.6% (N=17) de los machos y el 56.5% (N=23) de las hembras cambiaron de territorio. En los que no hubo predación las frecuencias fueron del 27.3% (N=99) para machos y 26.1% (N=92) para hembras. Las diferencias fueron significativas para las hembras ( $\chi^2=6.478$ , g.l.=1,  $P=0.011$ ) pero no para los machos ( $\chi^2=0.289$ , g.l.=1,  $P=0.591$ ).

Con el fin de detectar si la predación supone un riesgo para los adultos reproductores, se examinaron las tasas de reavistamiento de los individuos reproductores, al año siguiente de haber ocurrido un episodio de predación en su nido. Estos análisis revelaron que el 80% (N=20) de los machos cuyos nidos habían sido predados retornaron al área de estudio en la siguiente estación. Cuando no hubo predación, la tasa de retorno para machos fue 83.6% (N=122) (Prueba exacta de Fisher,  $P=0.742$ ). Para hembras las frecuencias fueron 84.0% (N=25) vs 90.7% (N=118) (Test exacto de Fisher,  $P=0.230$ ). Estos resultados sugieren que un episodio de predación de huevos o pollos en un nido no debe ir acompañado frecuentemente de la muerte de los adultos y que la probabilidad de que esto ocurra es similar para ambos sexos.

**Efecto de la calidad de la pareja (edad).** - Emparejarse con un individuo de baja calidad o perder la pareja (divorcio o muerte) podría provocar una mayor probabilidad de cambio de territorio (e.g., Wicklund 1996). En el milano negro, tanto en machos como en



hembras, la edad de la pareja (como un indicador de calidad) no tuvo ningún efecto sobre la frecuencia de cambio de territorio (Tabla 14). Sin embargo, la pérdida de la pareja provocó un aumento en la frecuencia del cambio de territorio en el caso de las hembras. Aquellas que perdieron su pareja abandonaron el territorio con una mayor frecuencia que las que la retuvieron (78.6%,  $N=14$  vs 40.0%,  $N=35$ , Test exacto de Fisher,  $P=0.025$ ). Aunque en los machos la tendencia fue similar, no llegó a ser significativa (69.2%,  $N=13$  vs 37.1%,  $N=35$ , Test exacto de Fisher,  $P=0.055$ ).

Este efecto de la pérdida de la pareja sobre el cambio de territorio puede explicarse a través de una mala experiencia, o alternatively, puede ocurrir que los individuos sin pareja sean desplazados más fácilmente de sus territorios por conespecíficos con una mayor capacidad competitiva. Hasta estos momentos no se dispone de información fina sobre este aspecto en el milano negro, pero en otras especies de aves de larga vida se ha demostrado que la edad es un indicador de la capacidad competitiva (Goss-Custard et al. 1982). Basándonos en estos conocimientos, para distinguir entre las dos hipótesis anteriores se comparó la edad media (como un indicador de la capacidad competitiva) entre los individuos que cambiaron de territorio y los que no lo hicieron. Esta comparación se hizo separadamente para dos grupos de individuos: a) aquellos que no tuvieron éxito reproductor el año anterior, y b) los que habían perdido su pareja. Si lo que está provocando el cambio de territorio es la mala experiencia de perder la pareja encontraríamos tendencias similares con la edad en los dos grupos, puesto que ambos sufren la mala experiencia. En el caso contrario, es decir, si el cambio de territorio es debido al desplazamiento competitivo, los individuos que pierden su pareja y además cambian de territorio serían significativamente más jóvenes que los que no lo hacen. Por el contrario la edad sería similar entre los individuos que cambian de territorio y tuvieron éxito o no el año anterior. Considerando el grupo de individuos que no habían tenido éxito el año anterior, sólo en las hembras encontramos que las que cambiaron de territorio fueron más jóvenes que las que no lo hicieron (media=5.5,  $de=1.68$ ,  $N=26$  vs media=7.3,  $de=2.29$ ,  $N=30$ ; U de Mann-Whitney:  $U=207.0$ ,  $P=0.003$ ). En el grupo de individuos que

habían perdido su pareja, la edad fue similar entre los que cambiaron de territorio y los que permanecieron en el del año anterior (U de Mann-Whitney,  $P>0.05$ ). Estos resultados indican que cuando un individuo pierde la pareja y cambia de territorio está respondiendo más a una mala experiencia que a una disminución en las posibilidades de defender el mismo frente a conoespecíficos.

**Modelo de cambio de territorio.**- Para determinar la influencia de cada una de las variables expresadas en la Tabla 13, así como de sus interacciones sobre la frecuencia de cambio, construimos un Modelo Linear Generalizado asumiendo una distribución binomial del error (1/0, cambiar o no) y una función de enlace logística (equivalente a una regresión logística). El mejor modelo que obtuvimos (aquel que tenía una menor "deviance" residual) acumuló el 21.1% de la "deviance" original y no mostró sobredispersión de los datos ("deviance" media =0.962). En el modelo entraron significativamente dos variables: el éxito reproductor y la pérdida de la pareja. Cada uno de estos dos factores tienen dos niveles (ocurrencia o no). También la interacción entre estas dos variables afectó significativamente a la frecuencia de cambio. Este modelo (Tabla 15) mostró que los milanos negros tienden a abandonar sus territorios después de un fracaso reproductor o tras perder a su pareja por divorcio o muerte. Además, la interacción entre las dos variables indica que la ocurrencia de ambas tiene un efecto multiplicativo. El modelo proporciona cuatro probabilidades fijas de fidelidad al territorio: con éxito reproductor y sin cambio de pareja,  $P=1.000$ ; con éxito reproductor y cambio de pareja,  $P=0.667$ ; sin éxito reproductor y sin cambio de pareja,  $P=0.620$ ; y sin éxito reproductor y cambio de pareja,  $P=0.543$ .

### *Factores que determinan las distancias de dispersión reproductiva*

**Sexo y edad.**- Teniendo en cuenta todos los individuos que abandonan el territorio, la mediana de las distancias de dispersión fue de 302 m ( $N=84$ ). Las distancias de dispersión fueron similares entre machos y hembras (machos: mediana=233 m,  $N=31$ ; hembras: mediana=346 m,  $N=40$ ; U de Mann-Whitney,  $U=556.0$ ,  $P=0.460$ ). Sin embargo, sólo las

hembras realizaron movimientos dispersivos a largas distancias (>5000 m)(Figura 13). Para machos y hembras encontramos una correlación inversa entre la edad y la distancias de dispersión (machos:  $r_s = -0.413$ ,  $P = 0.045$ ,  $N = 24$ ; hembras:  $r_s = -0.787$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 33$ ).

**Otros factores.**- Para examinar el efecto sobre la distancia de dispersión de la calidad del territorio, características del área en torno al nido, condiciones ambientales, experiencia reproductora, éxito reproductor y calidad de la pareja, se utilizaron las mismas variables que las empleadas en el análisis del cambio de territorio. Sólo se encontraron resultados significativos para aquellas variables relacionadas con la calidad del territorio. Las hembras se dispersaron más lejos cuando provenían de territorios con baja productividad ( $r_s = -0.406$ ,  $P = 0.014$ ,  $N = 36$ ), con valores bajos de productividad sin predación ( $r_s = -0.401$ ,  $P = 0.016$ ,  $N = 36$ ), bajo porcentaje de años con éxito reproductor ( $r_s = -0.367$ ,  $P = 0.025$ ,  $N = 37$ ) y bajas tasas de vuelo ( $r_s = -0.446$ ,  $P = 0.029$ ,  $N = 24$ ). En los machos solo tuvo un efecto significativo la productividad sin predación ( $r_s = -0.414$ ,  $P = 0.044$ ,  $N = 24$ ).

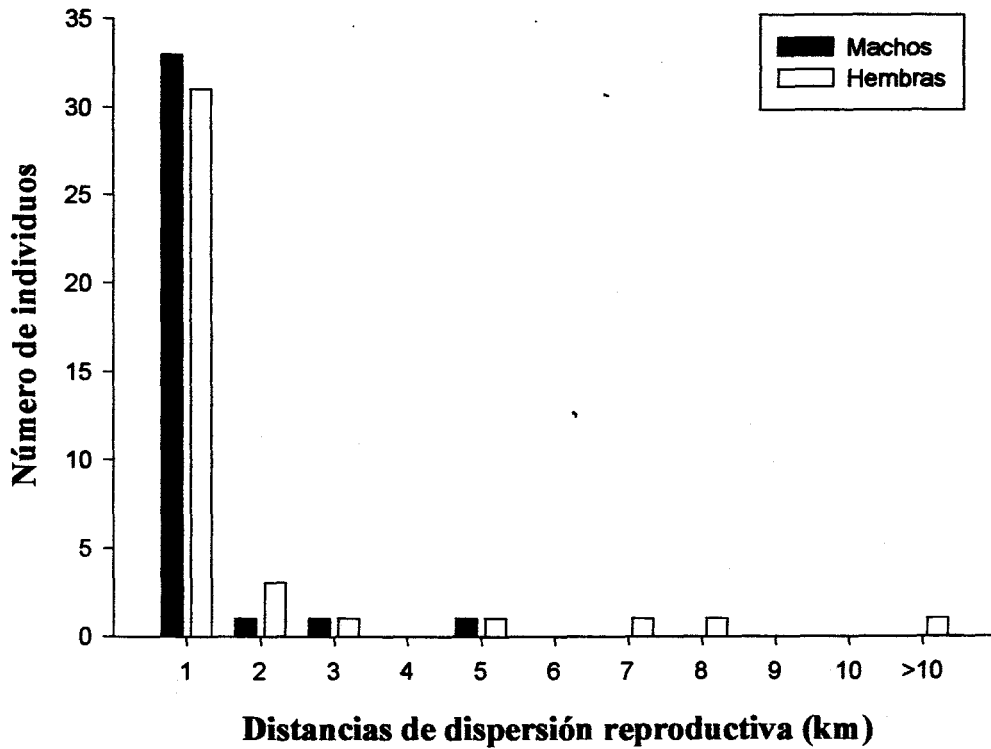
**Modelo para las distancias de dispersión.**- Con el fin de normalizar la variable "distancia de dispersión" se hizo una transformación logarítmica de la misma. A partir de aquí asumimos una distribución normal del error y una función de enlace de identidad. Obtuvimos un modelo final que acumuló el 28.2% de la "deviance" inicial y no mostró sobredispersión de los datos ("deviance" media = 1.295). La única variable que entró significativamente en el modelo fue la edad (Tabla 16). Una vez que los individuos tomaron la decisión de abandonar sus territorios, cuanto mayor es su edad, más cerca del territorio anteriormente ocupado tienden a instalarse. La relación entre edad y distancia de dispersión fue de tipo exponencial negativa, disminuyendo acusadamente la distancia de dispersión en las clases de edad más altas (Figura 14).

### *Consecuencias de la dispersión reproductiva*

Las consecuencias se estudiaron analizando las variables relacionadas con el éxito reproductor y la calidad del territorio el año siguiente de haber cambiado o no. En machos y hembras hubo

**TABLA 15.** Modelo Linear Generalizado para la probabilidad de cambio de territorio, se asumió error binomial y función de enlace logística.

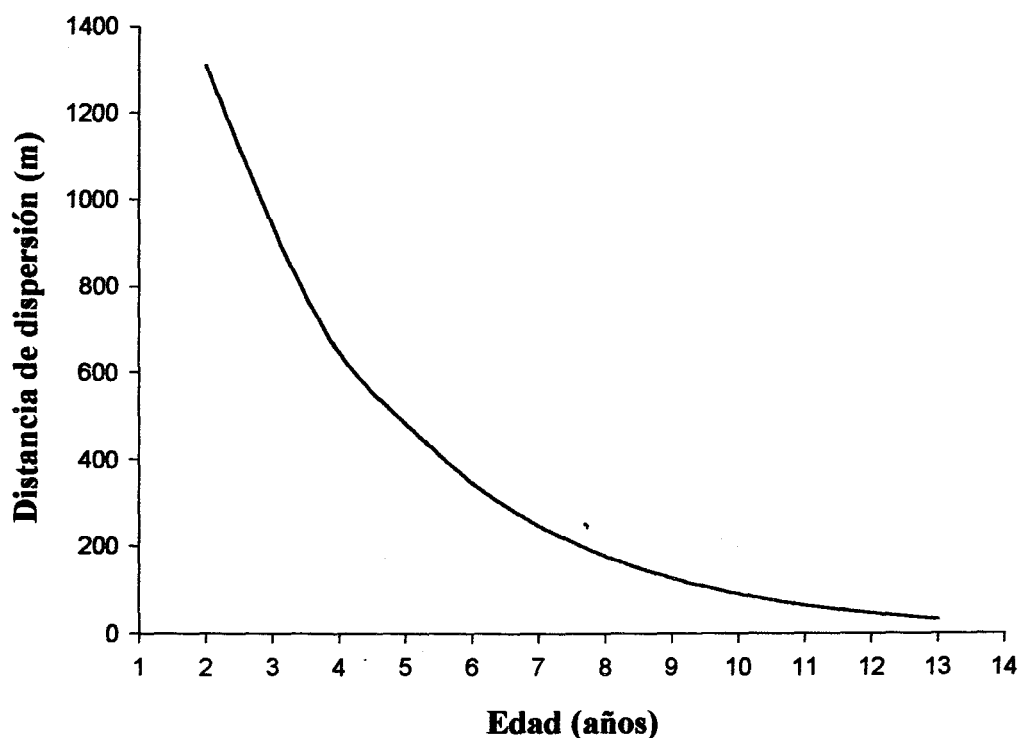
	<b>PARÁMETRO ESTIMADO</b>	<b>ERROR ESTÁNDAR</b>
Constante	-9.566	13.01
Fracaso reproductor	9.080	13.02
Cambio de pareja	8.873	13.02
Cambio de pareja x Fracaso reproductor	-8.559	13.04
Deviance residual	99.09	
Gl	102	



**FIGURA 13.** Distancias de dispersión reproductiva según sexos.

**TABLA 16.** Modelo Linear Generalizado para la distancia de dispersión reproductiva (normalizada aplicando transformación logarítmica), asumiendo error normal y función de enlace de identidad.

	<b>PARÁMETRO ESTIMADO</b>	<b>ERROR ESTÁNDAR</b>
Constante	7.847	0.414
Edad	-0.333	0.065
Deviance residual	86.759	
gl	67	



**FIGURA 14.** Representación gráfica del modelo GLM para las distancias de dispersión reproductiva

una tendencia a incrementar la frecuencia de éxito reproductor al cambiar de territorio, pero sólo fue significativa para las hembras. El 29.6% de los machos, mejoraron su frecuencia de éxito, el 17.2% la vieron reducida y el 55.2% permanecieron igual ( $N=29$ ) (Test de Signos,  $Z=558$ ,  $P=0.579$ ); para las hembras ( $N=36$ ) las frecuencias fueron 33.3%, 5.5% y 61.1% respectivamente (Test de Signos,  $Z=2.405$ ,  $P=0.016$ ). Se hizo la misma comparación teniendo en cuenta la frecuencia con que ocurrió un evento de predación. Esta frecuencia no fue diferente entre los individuos que cambiaron y los que no (Test de Signos, machos:  $Z=0.408$ ,  $P=0.683$ ; hembras:  $Z=1.443$ ,  $P=0.149$ ). Para las hembras el número de pollos nacidos y volados fue mayor en el nuevo territorio, los machos mostraron una tendencia similar pero no llegó a ser significativa (Tabla 17). En cuanto a la edad de la pareja, no se pudo analizar cómo le afectó el cambio de territorio debido al escaso tamaño de muestra disponible para este análisis. Como orientación podemos mencionar que en dos casos conocidos, en un caso la nueva pareja fue mayor que la anterior (4 vs 3 años) y en el otro de la misma edad (6 años).

Los resultados obtenidos en relación con la calidad del territorio muestran que las hembras que cambiaron ocuparon territorios de mejor calidad, medida ésta última como “porcentaje de años sin predación” (Tabla 17); en los machos no se encontró ninguna tendencia. En el resto de variables utilizadas para evaluar la calidad del territorio no se encontraron diferencias significativas entre los valores del anterior y el nuevo territorio (Tabla 15).

Adicionalmente a los análisis previos, se hicieron comparaciones entre variables relacionadas con el éxito reproductor entre los individuos en sus nuevos territorios, y aquellos otros individuos que ocuparon los territorios abandonados por ellos. En 24 casos, el territorio abandonado fue ocupado por un nuevo individuo. La frecuencia de éxito reproductor fue mayor para los individuos en los nuevos territorios que para aquellos que ocuparon los territorios abandonados (88.9% vs 12.1%, Test de Signos,  $Z=2.000$ ,  $P=0.045$ ,  $N=9$ ). El número de pollos volados también fue mayor en el primer grupo de individuos (número medio de pollos volados=0.750 vs 0, Test de Wilcoxon,  $Z=2.201$ ,  $P=0.03$ ,  $N=12$ ).

Como se ha mostrado anteriormente, las hembras que cambiaron de territorio mejoraron en general sus parámetros reproductores con respecto al año anterior. Este efecto puede ser debido bien al incremento en un año de edad de éstos individuos o al hecho en sí de cambiar de territorio. Con el fin de poder distinguir estos dos efectos comparamos los valores de todas las variables relacionadas con el éxito reproductor (frecuencia de éxito, probabilidad de predación, fecha de puesta, tamaño de puesta, pollos nacidos y volados) entre dos años sucesivos en individuos que no cambiaron de territorio (ya que éstos también tuvieron un año más de edad). Si el factor que está condicionando la mejora en el éxito es el tener un año más deberíamos encontrar que estos individuos también se reproducen mejor. Sin embargo, en ninguna de las comparaciones se encontraron resultados significativos ( $P > 0.05$ ). Esto, junto con el hecho de que los machos que cambian de territorio no mejoran su éxito reproductor (ver arriba), indica que el aumento en el número de pollos nacidos y volados, en el caso de las hembras que cambian de territorio no fue provocado por que éstas tuvieran un año más de edad.

Para examinar si la distancia de dispersión estuvo relacionada con la calidad del territorio adquirido se hicieron correlaciones entre estas distancias y las variables que evaluaban la calidad del mismo. Ninguna de estas correlaciones fue significativa ( $P > 0.05$ ) (Tabla 17). Adicionalmente se analizó si la distancia de dispersión tuvo algún efecto sobre la probabilidad de tener mayor éxito reproductor (medido como tamaño de pollada) en el nuevo territorio. Para este análisis se clasificó tanto a machos como a hembras según si presentaran valores de distancias por encima o por debajo de la mediana y se calculó el número de individuos que mejoraron o redujeron el tamaño de pollada. En aquellos machos que se dispersaron más lejos que la mediana ( $N=12$ ), en el 25% el número de pollos volados fue mayor, el 58.3% lo mantuvieron igual y en el 16.7% fue menor. Los que se dispersaron a distancias más cortas que la mediana ( $N=14$ ) mostraron unas frecuencias de 35.7%, 50% y 14.3% respectivamente. Para las hembras las frecuencias fueron: más lejos que la mediana ( $N=16$ ), 37.5%, 56.2% y 6.2%, y más cerca que la mediana ( $N=17$ ), 47.0%, 41.2% y 11.8%.

**TABLA 17.** Consecuencias del cambio de territorio. Se comparan los valores de las variables que evalúan la calidad del territorio y el éxito reproductor el año antes y después del cambio para los individuos que cambian. Para ello se aplicó el Test de signos por rangos de Wilcoxon. También se muestran los valores para las correlaciones de Spearman ( $r$ ) entre las variables que evalúan la calidad del territorio después del cambio y las distancias de dispersión.  $M$ =Valores medios,  $de$ =desviación estándar,  $N$ =tamaño de muestra y  $P$ =probabilidad;  $M$ =machos,  $H$ =hembras.

VARIABLES	SEX	ANTES DEL CAMBIO			DESPUÉS DEL CAMBIO				CORRL. DIST	
		$M$	$de$	$N$	$M$	$de$	$N$	$P$	$r$	$N$
% de años con predación	M	0.096	0.109	20	0.105	0.112	20	0.530	-0.153	26
	H	0.197	0.202	31	0.162	0.287	31	0.042	-0.023	34
Productividad global	M	0.464	0.352	20	0.645	0.537	20	0.157	-0.339	26
	H	0.527	0.523	31	0.662	0.366	31	0.171	-0.275	34
% de años de ocupación	M	0.531	0.189	19	0.523	0.243	19	0.983	0.176	19
	H	0.559	0.206	28	0.578	0.226	28	0.810	0.109	31
Productividad sin predación	M	0.527	0.447	20	0.809	0.662	20	0.153	-0.163	26
	H	0.657	0.600	30	0.817	0.467	30	0.214	-0.192	34
Tamaño de puesta	M	1.8	0.9	18	1.8	1.1	18	0.799		
	H	1.8	0.9	23	1.6	1.0	23	0.510		
Pollos nacidos	M	0.53	0.84	19	0.84	0.90	19	0.307		
	H	0.79	1.03	19	1.47	0.90	19	0.018		
Pollos volados	M	0.39	0.74	28	0.50	0.79	28	0.675		
	H	0.30	0.58	33	0.73	0.87	33	0.042		



Ninguna de las comparaciones fue significativa (Test de Fisher, machos:  $P=0.592$ ; hembras:  $P=1.000$ ).

## Discusión

### *Abandono del territorio y distancia de dispersión: dos decisiones independientes*

La mayoría de los estudios que han intentado explicar la variabilidad existente en distancias de dispersión reproductiva incluyen en sus análisis a los individuos que no cambian de territorio (distancia de dispersión =0) (ver p.ej, Greenwood y Harvey 1976, Harvey et al. 1984, Wicklund 1996). Sin embargo, nuestros resultados muestran que los procesos que gobiernan el abandono del territorio y la ocupación de uno nuevo envuelven dos decisiones sometidas a distintas presiones selectivas: a) si abandonar o no el territorio y b) cómo de lejos instalarse. Esta separación tiene implicaciones metodológicas importantes, y es de gran importancia a la hora de estudiar y modelar la dinámica de una población y diseñar estrategias de conservación.

Podemos ejemplificar esta paradoja metodológica en un escenario de dinámica metapoblacional en el que los procesos de dispersión tienen una importancia esencial (McCullough 1996). Como ocurre en el milano negro, muchas poblaciones de aves pueden ser consideradas como una metapoblación con parches (territorios) que están lo suficientemente cerca como para funcionar como una subpoblación (Stith et al. 1996). En este contexto, se derivan dos conclusiones importantes. Primero, un análisis convencional de las distancias de dispersión podría infravalorar la capacidad de los individuos de moverse entre parches y, así, la capacidad de estructuración de la población y la capacidad para colonizar parches vacantes y lejanos. Por ejemplo, si en nuestros análisis de distancias de dispersión hubiéramos incluido los valores de los individuos que no cambian de territorio (0), la mediana para los machos y hembras hubiera sido 0 m ( $N=121$  y  $N=122$  respectivamente).

En segundo lugar, la incorrecta discriminación entre los dos procesos (cambiar o no y cómo de lejos irse) puede inducir a error en las predicciones sobre las respuestas de las

poblaciones a cambios ecológicos. En este escenario, podemos desarrollar dos situaciones hipotéticas con diferentes respuestas de la población ante perturbaciones ecológicas.

En primer lugar, una bajada crónica en la calidad de los territorios (p.ej., una reducción continuada en la disponibilidad de alimento) provocaría un incremento en la frecuencia de cambio de territorio ya que aumentaría la probabilidad de fracaso reproductor, pero los territorios de alta calidad se verían menos afectados. Así, el aumento en la varianza de la calidad de territorios en la población provocaría una reestructuración de la misma. Los individuos más competitivos irían ocupando progresivamente los territorios de mayor calidad, de forma que se haría más acusada la distribución despótica de reproductores. Sin embargo, las distancias de dispersión podrían no verse afectadas por esta situación puesto que la relación entre el número de individuos que se mueve, su capacidad competitiva y los territorios vacantes podría ser similar antes y después de esta situación.

En segundo lugar, ante una perturbación catastrófica (e.g. persecución humana, enfermedades...) que provocara un aumento en la mortalidad adulta, la respuesta de la población podría ser muy diferente. La aparición de territorios vacantes causada por la mortalidad adulta no dependería de la calidad de los mismos. Observaríamos un incremento en la frecuencia de cambio de territorio debido a que la probabilidad de perder la pareja sería mayor; las distancias de dispersión reproductiva también se reducirían al haber más disponibilidad de territorios vacantes disminuyendo así el efecto de la capacidad competitiva y las limitaciones impuestas por la misma para asentarse cerca del territorio ocupado con anterioridad. Consecuentemente, y al contrario que en la situación anterior (reducción en la disponibilidad de alimento) cabría esperar una reducción en la varianza de la calidad de los territorios. Como conclusión general podemos afirmar que la frecuencia de cambio de territorio puede aumentar ante presiones ecológicas diferentes, pero las distancias de dispersión reproductivas podrían seguir siendo pequeñas. En esta población, estos procesos o estrategias dispersivas no permitirían el intercambio de individuos entre poblaciones aisladas ni tampoco reducirían el riesgo de extinción local.

### *Factores que determinan el cambio de territorio*

El modelo GLM realizado indica que las decisiones sobre abandonar o no el territorio están determinadas principalmente por el éxito reproductor del individuo el año anterior. El éxito reproductor depende de varios factores y algunos de ellos pueden estar sometidos a presiones selectivas de naturaleza diferente. En la población estudiada, cuando se analiza el efecto concreto de la predación (componente importante del éxito reproductor), sólo las hembras tienden a cambiar de territorio con mayor frecuencia cuando el año anterior ocurrió un evento de predación. Este efecto asimétrico de la predación sobre el comportamiento dispersivo de los sexos no está provocado, como ya hemos visto, por un efecto diferencial sobre la supervivencia de ambos sexos. Quizás esta asimetría sea debida a que las hembras de milano negro pasan la mayoría del tiempo cuidando el nido y a los pollos; la búsqueda de alimento la realizan en los alrededores del territorio y sólo al final del periodo reproductor se alejan del mismo para alimentarse (Cramp y Simmons 1980, estudios de radio-seguimiento realizados por el grupo de investigación). Por ello, la probabilidad de que una hembra presencie un evento de predación es mayor, con lo cuál tendrá una mayor capacidad de retener este hecho como una mala experiencia.

Son numerosos los estudios sobre aves que han revelado una asociación entre el éxito reproductor y la fidelidad al territorio (Beletsky y Orians 1987, Pärt y Gustafsson 1989, Bensch y Hasselquist 1991, Payne y Payne 1993, Wiklund 1996). Sin embargo, aquellos en los que se ha estudiado el efecto específico de la edad y del éxito reproductor por separado, encuentran que es la edad la última causa que provoca el cambio de territorio (Newton y Marquiss 1992, Oring et al. 1983, Pärt y Gustafsson 1989). Las diferencias en dispersión relacionadas con la edad han sido ampliamente documentadas dentro de especies de aves (Harvey et al. 1984, Beletsky y Orians 1987, Payne y Payne 1993, Foppen y Reijnen 1994, Badyaev y Faust 1996) y suelen ser atribuidas a la menor capacidad competitiva de los individuos más jóvenes en la defensa de los recursos y el territorio (Forslund y Pärt 1995, Sutherland 1996). Por el contrario, nuestros análisis, que han evaluado conjuntamente el efecto

de la edad y de otros factores, demuestran que la varianza que inicialmente era explicada por la edad quedaba absorbida por el éxito reproductor al ser incluido éste en el GLM. Ello indica que el tener éxito o no es el factor determinante de la probabilidad de abandono del territorio y que el efecto inicial de la edad vendría explicado por la covariación de ambos factores.

La pérdida de la pareja fue la otra variable que entró significativamente en el modelo GLM. Tanto machos como hembras cambian con más frecuencia de territorio tras la pérdida de la pareja. Esta relación se ha encontrado en otras especies de mamíferos y aves, incluyendo rapaces (Newton y Marquiss 1982, Warkentin et al. 1991, Montalvo y Potti 1992, Waser 1996). La pérdida de pareja podría determinar el cambio de territorio debido a dificultades relacionadas con la defensa del territorio (sería más fácil desplazar de un territorio a un individuo que se encuentra sin emparejar) pero en el caso del milano negro nuestros resultados no apoyan esta hipótesis. Es más probable que los individuos asocien la pérdida de la pareja con una mala experiencia (Wiklund 1996). El perder la pareja y el adquirir una nueva puede suponer una serie de costos para el individuo; de hecho, se sabe que en especies de larga vida los individuos que mantienen su pareja tienen un mayor éxito reproductor que aquellos que la pierden (Rowley 1983, Clum 1995, Fowler 1995). En consecuencia la pérdida de la pareja sería para los individuos una señal informativa sobre el descenso en el éxito reproductor futuro.

Newton y Marquiss (1982) sugirieron que tanto el fracaso reproductor como la pérdida de pareja pueden ser consecuencias de las condiciones locales en la disponibilidad de alimento que serían las que determinarían el cambio de territorio. En este trabajo la disponibilidad de alimento no se ha medido directamente, pero se ha estimado considerando las variaciones existentes en densidad local de conespecíficos (Sonerud 1985, Newton 1994, Wiklund y Larsson 1994) y pluviosidad durante los meses de invierno. Ni la densidad de conespecíficos ni la precipitación durante el invierno anterior tuvo efecto sobre la frecuencia de cambio de territorio. Estos resultados indican que el cambio de territorio está más determinado por una mala experiencia (fracaso reproductor y/o pérdida de pareja) que por las limitaciones en la disponibilidad de alimento. La ausencia de influencia de la disponibilidad de

alimento sobre la decisión de cambiar de territorio puede ser debido a las diferentes experiencias tempranas de los individuos que determinarán una diferente percepción de la calidad del territorio y de las áreas colindantes (Stacey y Ligon 1991, Koëning et al. 1992, Emlen 1994, 1996). De este modo, la percepción que un individuo tiene de la calidad de un área o territorio puede ser dependiente de la calidad del territorio donde nació.

### *Factores que determinan las distancias de dispersión reproductiva*

Debido al alto nivel de filopatría observado en el milano negro, es lógico pensar que la fidelidad al territorio y un área determinada no debe suponer costos importantes a los individuos de esta especie. Por el contrario, el dispersarse puede ser costoso ya que, si los individuos deciden abandonar el territorio y no son capaces de encontrar uno nuevo, podría comprometerse su éxito reproductor. Esto último es probable que ocurra en una población como la que se ha estudiado, en la que la densidad de individuos no reproductores es elevada, y donde, por lo tanto, deben existir gran número de potenciales competidores a la hora de adquirir un lugar para reproducirse. Una estrategia para evitar este riesgo sería no abandonar el territorio hasta que quede vacante otro de buena calidad. En nuestra población los milanos negros buscan alimento cerca de su territorio de reproducción, o bien en la zona de marisma (Veiga e Hiraldo 1990, Viñuela et al. 1994). En consecuencia, la información que puede adquirir un individuo sobre los territorios que se quedan vacantes y su calidad está muy limitada a su zona de reproducción. Si esta aproximación es cierta, puede predecirse que en otras poblaciones menos saturadas debería existir una mayor proporción de individuos que se dispersan a largas distancias, aunque los beneficios de ser filopátricos fueran similares a los de nuestra población.

En muchas especies de mamíferos y aves se han encontrado diferencias en dispersión reproductiva entre machos y hembras (ver revisión en Greenwood 1980). En el caso de las aves, las hembras son las que tienden a realizar desplazamientos más largos (Newton y Marquiss 1982, Harvey et al. 1984, Pärt y Gustafsson 1989, Wiklund 1996). Con menos

frecuencia, como ocurre en el milano negro, se ha encontrado que no existen diferencias sexuales en las distancias de dispersión reproductiva (Greenwood y Harvey 1977, Nager et al. 1996, Harris et al. 1996).

Según el modelo GLM, la edad de los individuos fue la única variable claramente asociada con la distancia de dispersión. El efecto de las variables que evalúan la calidad del territorio, que inicialmente resultó significativo en los análisis univariantes, desapareció cuando en el modelo se incluyó la edad. En nuestros análisis se han incluido todas las distancias de dispersión que teníamos para cada individuo dado su bajo índice de repetibilidad. Esta alta variabilidad a nivel intraindividual en las distancias de dispersión sugiere que el efecto de la edad no es una consecuencia de que a mayor edad sólo sobrevivan un núcleo de individuos que se caractericen por distancias de dispersión reproductora bajas e invariables y que los individuos con distancias reproductoras más altas hayan desaparecido a edades más tempranas.

¿Porqué los milanos negros de más edad se dispersan a menores distancias?. En otras especies de aves se conoce que la capacidad competitiva es mayor en individuos de más edad y experimentados (Goss-Custard et al. 1982, Forslund y Pärt 1995, Sutherland 1996). En el caso del milano negro, la información recopilada hasta el momento sobre este tema es escasa, pero la edad parece actuar aquí en el mismo sentido, de forma que los individuos de más edad tienen mayor capacidad competitiva y una vez que toman la decisión de dispersarse, consiguen establecerse más cerca de sus anteriores territorios. Por otra parte, podrían existir diferencias, según la edad, en los beneficios que obtienen los individuos al permanecer cerca de sus territorios previos. Si la familiaridad con un área es importante los individuos de más edad tenderían a ser más filopátricos, porque se han reproducido más veces en la misma zona (Hinde 1956, Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Waser y Jones 1983, Pärt 1995). Igualmente, la baja frecuencia en el cambio de territorio encontrada en hembras con más edad podría explicarse por la información que han acumulado sobre el éxito reproductor en su territorio.

### *Consecuencias de la dispersión reproductiva*

Las hembras de milano negro mejoraron su éxito reproductor después de dispersarse; los machos mostraron la misma tendencia pero no llegó a ser significativa. Esta asimetría puede estar determinada por la capacidad diferente de los sexos en percibir la calidad de los territorios vecinos (Pärt 1995) ya que las hembras de milano negro pasan mucho más tiempo que sus parejas en el territorio y zona de cría (Koga y Shiraishi 1994, autores inédito). Adicionalmente, los individuos que cambiaron de territorio tuvieron mayor éxito reproductor en su nuevo emplazamiento que los individuos que ocuparon el territorio abandonado. Estos resultados concuerdan con los encontrados en otras especies (ver entre otros, Payne y Payne 1993) e indican que la dispersión reproductiva en el milano negro es adaptativa. Las elevadas tasas de retorno, extrema fidelidad y cortas distancias de dispersión, indican que los individuos intentan permanecer cerca de las zonas donde comienza su vida como reproductores. En resumen, debe haber un conflicto entre los beneficios que supone el ser filopátrico o dispersante. En nuestra población de milano negro, la filopatría parece ser la estrategia más ventajosa. Hay que tener en cuenta que, aún dándose las condiciones óptimas para el abandono del territorio, la fracción de reproductores que tomó esta decisión fue baja: sólo el 45% de los individuos que habían fracasado en su reproducción y perdido a su pareja llegaron a cambiar de territorio.

# SÍNTESIS





## SÍNTESIS

En nuestro estudio de dispersión de la población de milanos negros de Doñana hemos encontrado un elevado grado de filopatría. Las altas tasas de supervivencia encontradas indican que la inmensa mayoría de los individuos que sobreviven retornan a reproducirse a la población donde nacieron. Este elevado grado de filopatría se pone también de manifiesto a nivel intrapoblacional, existiendo una alta tendencia de los individuos a instalarse en las proximidades del territorio donde nacieron y permanecer allí el resto de su vida. Los modelos GLM realizados indican que los principales factores que determinan las distancias de dispersión natal en esta población son el sexo, la densidad local de conespecíficos en la zona de nacimiento, y el orden de nacimiento de los individuos. El efecto de las dos últimas variables es más acusado para los machos que para las hembras. De esta forma son los machos únicos nacidos en zonas muy densas los que muestran distancias de dispersión más cortas.

Paralelamente, en el milano negro no parece existir una base genética de las distancias de dispersión, de forma que la similaridad en las distancias de dispersión entre individuos está condicionada más por las características ambientales que genéticas. Tampoco parecen estar actuando en esta población mecanismos activos que dirijan la dispersión para evitar los emparejamientos endogámicos. En resumen, la dispersión natal en el milano negro en el área de Doñana estaría modelada principalmente por la competencia, de forma que serían los individuos competitivamente superiores los que consiguen instalarse más cerca del territorio natal.

Tras su primera instalación como reproductores, los factores que determinan que un individuo abandone el territorio o no y la distancia a la que se va a instalar en el caso de que lo abandone son diferentes. La primera de estas dos decisiones estuvo condicionada por el fracaso reproductor y la pérdida de la pareja, y la segunda por la edad de los individuos. Estos resultados indican que el cambio de territorio está principalmente determinado por una mala experiencia (fracaso reproductor y/o pérdida de la pareja), y la distancia a la que desplazarse

está determinada por el grado de familiaridad con una zona acumulada por un individuo a lo largo de su vida reproductora. Sin embargo, hay que tener en cuenta que sólo el 45% de los individuos que habían fracasado en su reproducción y/o perdido su pareja llegaron a cambiar de territorio, habiendo una tendencia muy fuerte a que los individuos permanezcan en el lugar de la primera reproducción el resto de su vida.

En la literatura sobre dispersión podemos encontrar numerosos trabajos teóricos que han intentado modelar las distribuciones de distancias de dispersión encontradas en la naturaleza en relación con la competencia. En todo caso estos modelos hay que considerarlos con extrema cautela, ya que no contemplan factores de heterogeneidad espacial como pueden ser la fragmentación del hábitat, tamaño del área de estudio, calidad y distribución de los territorios vacantes, localización de los territorios de nacimiento... etc. Sin tener en cuenta todas estas limitaciones, algunos de estos trabajos predicen que un aumento en el grado de competencia provocaría un aumento en las distancias de dispersión (Murray 1967, Waser 1985). Sin embargo, McCarthy (1997) modeló las distribuciones de distancias de dispersión incluyendo en sus modelos distintos grados de competencia. Este autor deduce que cuando el número de individuos que están compitiendo por un lugar para reproducirse en una población es alto respecto al número de territorios vacantes, las distribuciones de dispersión resultantes estarían sesgadas hacia distancias muy cortas. En la población de Doñana, el número de individuos que potencialmente se podrían reproducir es extremadamente alto en comparación con el número de territorios vacantes que se producen cada año; las cortas distancias de dispersión encontradas concuerdan entonces con el anterior aspecto del modelo propuesto por McCarthy (1997).

Nuestros resultados del análisis de las consecuencias, tanto de la dispersión natal como reproductiva revelaron que los individuos de milano negro en la población estudiada obtienen una serie de beneficios al instalarse cerca de los territorios natales y permanecer en áreas próximas a donde comienzan su vida como reproductores. La eficacia reproductiva de un individuo a lo largo de su vida puede estar condicionada por numerosos factores, como pueden

ser la edad de la primera reproducción, calidad del territorio, densidad, calidad del individuo y/o su pareja... etc. (Newton 1989). En este trabajo, nuestro objetivo no ha sido determinar cuáles son los componentes de la eficacia reproductiva de los individuos a lo largo de la vida, sino determinar si la dispersión era uno de ellos. En este sentido, las distancias de dispersión natal en esta población tienen un efecto significativo sobre la eficacia reproductiva a lo largo de la vida de los individuos: aquellos que se dispersaron distancias más cortas desde sus lugares de nacimiento lograron integrar un número mayor de descendientes en la población reproductora. Este efecto de la dispersión natal sobre la eficacia reproductiva fue claramente positivo en favor de la filopatría para los machos y, aunque mostró la misma tendencia, fue neutro para las hembras. Adicionalmente, la dispersión reproductiva tuvo un efecto positivo sobre el éxito reproductor de los individuos, de forma que aquellos individuos que cambiaron de territorio aumentaron su éxito en el nuevo emplazamiento con respecto al año anterior y con respecto a los individuos que se instalaron en los territorios abandonados por ellos.

En resumen, las elevadas tasas de retorno, extrema fidelidad y las cortas distancias de dispersión natal y reproductiva indican que la filopatría es la estrategia más ventajosa en la población de milanos negros de Doñana.

Esta alta filopatría encontrada en la población estudiada puede parecer contradictoria con algunas características de esta especie y de su estrategia de ocupación del espacio. El milano negro es una rapaz con gran capacidad de desplazamiento y con carácter migrador en parte de su área de distribución. Esta especie tiene un área de distribución mundial muy amplia, encontrándose en todas las zonas templadas y tropicales del Viejo Mundo y Australasia e incluso llegando a estar presente en islas oceánicas. En su amplia área de distribución ocupa hábitats muy diferentes, llegando a nidificar en el interior de grandes ciudades y mostrando en general una notable tolerancia a la humanización del medio (Cramp y Simmons 1980). En la Península Ibérica, son numerosas las citas sobre colonizaciones por individuos de esta especie de zonas que se encuentran a distancias medias y largas de las poblaciones más cercanas de milano negro. Fenómenos de este tipo se han detectado en los últimos años en zonas donde

se ha producido un claro incremento en la disponibilidad de alimento, como son diversas instalaciones ganaderas (granjas de pollos y cerdos, mataderos, explotaciones extensivas de ganado vacuno) y también en las colas de los pantanos construidos en las últimas décadas (F.Hiraldó, com.pers. , J.Viñuela, com. pers.).

Todo esto hace pensar que deben existir otras poblaciones en las que predomine la estrategia dispersiva sobre la filopátrica, o al menos esta última no sea tan marcada como en la población estudiada. Nosotros tenemos evidencias obtenidas en las prospecciones realizadas durante este estudio que así lo sugieren. Muchas de las áreas prospectadas albergaron poblaciones reproductoras donde la densidad de individuos fue muy baja, los territorios estuvieron distribuidos de forma muy laxa y no existían dormideros comunales de individuos no reproductores (Sierras de Huelva y Sevilla, Extremadura, Ciudad Real, Alava, Portugal). Por otra parte, en algunas zonas localizamos grandes dormideros comunales (hasta seiscientos individuos) que se encontraron bastante alejados de los núcleos de reproductores más próximos (Segovia, Llanos de Cáceres, Parque Natural de Cabañeros, Cádiz). En todos los casos, los núcleos de reproductores próximos a los dormideros comunales fueron muy poco densos, de forma que la mayoría de los individuos concentrados en estos dormideros deben proceder de poblaciones situadas a distancias bastante alejadas de los mismos. Parece razonable asumir que estos individuos que se encuentran en dormideros alejados de sus áreas natales sean más proclives a dispersarse a mayores distancias que aquellos que se asientan en dormideros situados en su área natal. Adicionalmente, un estudio sobre recuperaciones de milanos negros anillados con metal en el centro de Europa (Suiza), donde las distancias de dispersión parecen mayores que en Doñana, reveló también una acusada segregación entre adultos reproductores e inmaduros (Schifferi 1967).

Otra evidencia que nos hace suponer este comportamiento menos filopátrico en otras poblaciones de milanos negros es el apreciable flujo de individuos inmigrantes que parece existir en la población de Doñana. Nosotros no hemos estudiado con detalle este fenómeno, pero modelos tentativos realizados indican que la tasa de inmigración puede estar en torno al

15% (autores inéditos). Este porcentaje debe estar formado por individuos dispersantes de otras poblaciones (situadas al menos a 100 km de distancia) donde exista una tendencia a la dispersión mayor que en la población estudiada.

Paralelamente a estas evidencias que nos hacen pensar en un comportamiento menos filopátrico en otras poblaciones de milano negro, también existe algún ejemplo en que el grado de filopatría puede ser similar al de la población de Doñana. En el Valle del Ebro la población de milanos negros se concentra principalmente en las riberas de dicho río y otros afluentes, existiendo núcleos reproductores aislados en bosquetes relativamente alejados, en áreas esteparias de Los Monegros (Aragón). A diferencia de la población ribereña, estos núcleos basaban su alimentación en el conejo de campo. Con la llegada de la Neumonía Hemorrágico Vírica (NHV) en 1989 las densidades de esta presa descendieron drásticamente provocando la práctica desaparición de los milanos reproductores en estas zonas. Diez años más tarde, cuando las poblaciones de conejo se han recuperado parcialmente, los milanos negros siguen siendo prácticamente inexistentes, a pesar de que estas zonas se encuentran a tan sólo 20-40 km de las densas y estables poblaciones de la Ribera donde también conviven no reproductores y reproductores (J.L. Tella com. pers.). Esto sugiere que, al igual que ocurre en Doñana, la tendencia dispersiva de los individuos en esta población debe ser extremadamente baja.

Estas posibles diferencias en dispersión entre poblaciones de una misma especie han sido anteriormente documentadas o sugeridas en otras especies de aves (Haig y Oring 1989). De hecho se ha señalado que las variaciones individuales existentes en cuanto a dispersión, pueden estar modeladas por una serie de factores próximos, intrínsecos a cada población concreta, que van a provocar un balance diferente entre los costes y beneficios de alejarse más o menos de la zona de nacimiento y, por tanto, de la población de origen (ver entre otros Pärt 1995, Emlen 1994, Weatherhead y Forbes 1994, Bélíchon 1996, Blondel y Lebreton 1996). Este balance, y en consecuencia el grado de filopatría, va a estar determinado por características como la estabilidad y grado de fragmentación del hábitat, la disponibilidad de recursos alimenticios o la densidad de lugares de nidificación y competidores característicos

de la población considerada (Waser 1985, Arcese 1989, Weatherhead y Forbes 1994, Rørvik et al. 1998). Así, la dispersión, desde el punto de vista evolutivo, debería entenderse como un proceso de adaptación a condiciones locales que puede variar entre poblaciones de una misma especie. El siguiente paso sería preguntarse cuáles son las condiciones que hacen que en nuestra población este balance actúe en favor de la filopatría.

La primera particularidad a destacar es la coexistencia en la misma población de una densidad elevada de individuos reproductores y un número también elevado de no reproductores. Habitualmente, en poblaciones de aves territoriales, y especialmente en rapaces, los individuos no reproductores se segregan espacialmente de los reproductores (Bennetts y McClelland 1991, Donázar 1993, Ferrer 1993a, 1993b, Ferrer y Harte 1997, Bustamante et al. 1997a, Brown 1997). Se ha demostrado incluso que la presencia de los primeros en los territorios o áreas de cría puede provocar depresiones en la productividad de la población por interferencia (ver entre otros Newton 1979, Simmons 1988, Jenny 1992). En la población de Doñana, por el contrario, deben darse circunstancias particulares que favorecen tal coexistencia. Las poblaciones en las que se ha estudiado la dieta del milano negro demuestran que individuos reproductores y no reproductores explotan nichos tróficos diferentes basándose en los diferentes requerimientos energéticos de estos individuos (Espina 1984, Blanco 1994, 1997, J.L.Tella, datos inéditos). En el caso particular de Doñana los individuos no reproductores tienen una dieta constituida casi en su totalidad por presas pequeñas (invertebrados) y grandes carroñas, mientras que los reproductores tienen una dieta más variada en la que incluyen una proporción mucho mayor de presas de tamaño medio (Espina 1984). Así, estos dos grupos de individuos, tanto en ésta como en otras poblaciones, sólo van a poder coexistir en el mismo espacio si ambos tipos de recursos tróficos están presentes y son lo suficientemente abundantes. En Doñana estas condiciones se dan y hacen posible que tanto reproductores como no reproductores estén presentes en la población en altas densidades. La presencia de los individuos no reproductores en las áreas de cría va a determinar que los movimientos de prospección que realizan en sus primeros años de vida se hagan

preferentemente en la misma población de nacimiento, disminuyendo así la probabilidad de que su posterior instalación como reproductores se produzca en otras poblaciones o zonas alejadas de su área natal.

También está muy extendida en la literatura científica la hipótesis de la atracción conspecífica (Stamps 1988, Stamps 1991, Smith y Peacock 1990, Danchin y Wagner 1997). Según esta hipótesis, los individuos preferirían asentarse en lugares donde otros individuos de la misma especie estuvieran presentes y la densidad de los mismos fuera alta, es decir, predice una relación directa entre la densidad de conespecíficos en un área determinada y la tendencia de los individuos a asentarse en dicha área. La hipótesis propone que los individuos utilizarían la presencia de conespecíficos en dos sentidos: como un indicador de calidad del hábitat, y como un indicador de obtención de beneficios derivados de la presencia conspecífica. En el caso de Doñana, este mecanismo podría estar actuando también en favor de la filopatría. La alta densidad, tanto de reproductores como no reproductores, sería un mecanismo que actuaría tanto atrayendo individuos de otras poblaciones menos densas como reteniendo a los de la propia población. Adicionalmente, este efecto de la densidad como atractor de individuos se ha puesto también de manifiesto en nuestros resultados a nivel intrapoblacional, de forma que los individuos nacidos en las zonas más densas son los que muestran distancias de dispersión más cortas. Estas altas densidades indicarían a los individuos una alta disponibilidad de recursos y en general la idoneidad y calidad del hábitat en la población. Por otra parte, tratándose de una especie de carácter gregario, el vivir en presencia de conespecíficos reportaría una serie de beneficios relacionados con comportamientos cooperativos que han sido señalados repetidas veces a lo largo de esta Tesis.

Otros factores pueden también estar implicados en la alta filopatría que revela nuestro estudio. En diversas especies de aves y mamíferos se ha comprobado que el grado de fragmentación del hábitat condiciona las distancias de dispersión mostradas por los individuos en cada población concreta (Wauters et al. 1994, Blondel y Lebreton 1996, Matthysen y Currie 1996, Paradis 1998). La proporción de individuos que muestran distancias largas de

dispersión en poblaciones continuas tiende a ser mayor que en las fragmentadas. La población de milanos negros que hemos estudiado está a unos 100 kms de los núcleos de individuos reproductores más cercanos que son en todos los casos poblaciones laxas. En esta situación, la integración de individuos procedentes de la población de Doñana en otras poblaciones de la especie tendría que producirse a través de "saltos" que quizás realizaran una baja proporción de individuos de la población. Estos "saltos", probablemente entrañan un riesgo que no parece necesario para individuos que encuentran en Doñana los hábitats idóneos y recursos necesarios que hacen que la competencia con los individuos adultos no sea excesivamente alta.

El comportamiento dispersivo que muestran los individuos en una población puede tener importantes consecuencias sobre la estructura genética y demográfica de la misma, ya que la dispersión tiene un papel decisivo en la facilitación del flujo de genes entre poblaciones y en el mantenimiento de la variabilidad genética en las mismas (William 1987, Rockwell y Barrowclough 1987). Los resultados obtenidos en este trabajo pueden hacer pensar que el elevado grado de filopatria mostrado por los individuos podría favorecer un alto grado de endogamia y, consecuentemente, comprometer la variabilidad genética de la población. Sin embargo, los análisis de la probabilidad de emparejamientos endogámicos indican que ésta es prácticamente inexistente, en parte debido al elevado tamaño de la población. Por esta misma causa es poco probable que se produzcan pérdidas en la variabilidad genética (Laude y Barrowclough 1987, Frankham 1995). Además, existe una cierta movilidad de individuos a lo largo de toda el área de estudio y, como se ha mencionado anteriormente, un apreciable flujo de individuos inmigrantes, lo cual contribuiría a que el posible efecto negativo de la alta filopatria sobre la variabilidad genética se viera compensado (Meffe y Carroll 1994). Pese a esto, nuestros datos no nos permiten descartar que en la población estudiada el grado de parentesco entre los individuos sea más alto que en una población donde la estrategia predominante sea dispersarse. Si esto fuera así, en poblaciones como la estudiada, frente a otras más abiertas, sería más probable que se produjeran fenómenos de adaptaciones locales



y la aparición de comportamientos cooperativos beneficiosos para una especie de carácter social como el milano negro.

Además de las implicaciones genéticas, los procesos dispersivos pueden tener consecuencias importantes en los parámetros demográficos y estructuración de las poblaciones (Horn 1984, Lidecker 1975). En un contexto de metapoblaciones, la dispersión favorece el intercambio de individuos entre subpoblaciones (McCullough 1996). En el caso de los milanos negros del área de Doñana, nuestros resultados muestran un alto grado de filopatría que compromete el intercambio de individuos con otras poblaciones que se encuentran alejadas. Sin embargo, el efecto atractor que debe tener el área de Doñana sobre inmigrantes de otras poblaciones con tendencias más dispersivas facilitarían la posibilidad de este intercambio. De este modo, la población de Doñana y otras poblaciones vecinas se estructurarían como una metapoblación sometida a una dinámica de fuente-sumidero (Meffe y Carroll 1994).

A nivel intrapoblacional el elevado grado de filopatría de la población de milanos negros de Doñana puede estar condicionando el grado de estructuración de la población. Habitualmente las poblaciones de vertebrados territoriales muestran una distribución espacial basada en la competencia despótica de modo que los individuos de mayor calidad, por ejemplo los de mayor edad, ocupan los mejores territorios (Fretwell 1969, Fretwell y Lucas 1970, Ens et al. 1995, Sutherland 1996). La filopatría, con las características por nosotros encontradas, puede limitar enormemente esta distribución despótica dentro de una población. En Doñana, las distancias de dispersión natal son generalmente inferiores a 5 km y las de dispersión reproductiva todavía más bajas de este valor. De este modo, se produciría una estructuración de la población a escala local y no poblacional: los procesos de dispersión natal dan lugar a que los individuos de mayor calidad ocupen las áreas más cercanas al nido natal (McCarthy 1997). Posteriormente, a través de la dispersión reproductora esta estructuración a escala local se vería reforzada, ya que los individuos van mejorando progresivamente la calidad del territorio donde inicialmente se asentaron, aunque siempre instalándose en las proximidades

del área de nacimiento.

La realización de esta Tesis revela que el camino idóneo a seguir en cualquier estudio de dispersión es la determinación del balance entre los costes y beneficios que suponen una estrategia u otra (dispersarse o ser filopátrico). La determinación de estos costes y beneficios permite entender y por lo tanto predecir las características del comportamiento dispersivo de una especie o población. En el futuro para avanzar en la comprensión de este problema parecen especialmente interesantes los estudios interpoblacionales. El objetivo último debería estar relacionado con conocer, a nivel interespecífico, cuáles son los factores ecológicos que determinan esta relación y si se puede establecer una relación entre las diferentes estrategias de vida de cada especie y la mayor o menor importancia de unos u otros factores ecológicos en la determinación de el balance final entre estos costes y beneficios.

## CONCLUSIONES

**1.** Se han estudiado los patrones de supervivencia, dispersión natal y dispersión reproductiva en la población de milanos negros de Doñana. El área de estudio abarcó una superficie aproximada de 100.000 hectáreas, incluyendo todas las áreas protegidas y zonas colindantes. Adicionalmente, para valorar la importancia de la dispersión lejana, se inspeccionaron zonas alejadas del área de estudio principal, a lo largo de toda la Península Ibérica (España y Portugal) y Marruecos.

**2.** Esta Tesis se desarrolló en los años comprendidos entre 1995-1998; Se utilizó información preferentemente del periodo 1992-1997, aunque se contó con datos acumulados desde 1964. A lo largo de todo el periodo de marcaje se anillaron un total de 2147 pollos sólo con anillas de metal y 3342 con metal y PVC. El número de individuos adultos marcados con metal y PVC fue de 620. Hasta 1997 se obtuvieron un total de 862 observaciones de individuos reproductores marcados con PVC y 1034 de individuos no reproductores en dormideros. El total de individuos que se observaron fuera del área de estudio para ver si portaban o no anillas de PVC fue de 2481.

**3.** La estimación de las tasas de supervivencia se realizó mediante modelos de captura-recaptura. El mejor modelo obtenido para la supervivencia juvenil, desde el vuelo hasta los dos años de edad, fue  $S_e P_t$ , que asume una supervivencia dependiente de la edad y una tasa de recaptura dependiente del tiempo. Como resultado, la tasa de supervivencia juvenil fue 0.44. Para los individuos adultos reproductores el mejor modelo obtenido fue  $S_t P$ , que asume una supervivencia dependiente del tiempo y una probabilidad de recaptura constante. Las tasas de supervivencia adulta variaron entre 0.62 y 0.83.

**4.** Mediante modelos GLM se analizaron los factores que condicionan la probabilidad de supervivencia juvenil y adulta. Para la supervivencia juvenil el mejor modelo obtenido demostró que la probabilidad fue mayor para los individuos nacidos en zonas con mayor densidad de conespecíficos. Para la supervivencia adulta, el mejor modelo mostró que la probabilidad fue mayor para los individuos que se reproducen con éxito en zonas con alta densidad de conespecíficos y alejadas del borde del Parque Nacional. El efecto de reproducirse o no con éxito fue más acusado para individuos que viven en zonas poco densas. Además, el efecto de la distancia al borde del parque fue más fuerte para individuos que fracasaron en la reproducción.

**5.** La población estudiada mostró un elevado grado de filopatría. La mediana de las distancias de dispersión natal para el conjunto de individuos fue de 4780 m. Las hembras mostraron mayores distancias de dispersión que los machos (medianas, 8024 vs 3245 m). El 60% de los machos y sólo el 31.2% de las hembras se dispersaron menos de 5 km. La distancia máxima de dispersión fue de 33 km, no detectándose ningún individuo más allá de los límites del área de estudio principal. Según el modelo GLM obtenido, los machos que son pollos únicos o primeros en la pollada y que además nacen en zonas donde la densidad de reproductores es alta tienen más probabilidad de ser filopátricos. Para las hembras el efecto del orden de nacimiento y la densidad fue más débil y en el mismo sentido que para los machos.

**6.** En la población estudiada no se detectó ningún caso de emparejamientos entre familiares. Además, las frecuencias teóricas para estos emparejamientos fueron extremadamente bajas (padres-descendencia: 0.000808, entre hermanos: 0.000128). Estos resultados, junto con el solapamiento existente en las distancias de dispersión de machos y hembras sugieren que no debe existir una presión selectiva actuando sobre los procesos dispersivos con el fin de evitar la endogamia. Las distancias de dispersión parecen tener un componente más ambiental que genético, ya que el grado de similaridad en las distancias de dispersión no difirió entre

hermanos e individuos vecinos que no tenían parentesco.

**7.** Los análisis de la eficacia reproductiva a lo largo de la vida de los individuos revelaron que la filopatría es altamente ventajosa para los machos de milano negro; aquellos que se dispersaron a menores distancias del lugar de nacimiento tuvieron una mayor eficacia reproductiva a lo largo de la vida. Para las hembras no se encontró ningún tipo de relación, aunque las que se dispersaron a mayor distancia se emparejaron con machos con mayor experiencia reproductora.

**8.** El 25.6% de los machos y el 32.8% de las hembras cambiaron de territorio entre dos reproducciones sucesivas. Las distancias de dispersión reproductiva fueron similares para los dos sexos (mediana=302 m). El 90% de los individuos se movieron menos de 5 km y ninguno más de 10 km. Nuestros resultados mostraron que el cambio de territorio y las distancias de dispersión reproductiva son dos decisiones individuales independientes y regidas por factores diferentes. Los modelos GLM mostraron que los individuos cambiaron con mayor probabilidad de territorio si el año anterior fracasaron en la reproducción y/o habían perdido su pareja. Según estos modelos, la distancia de dispersión reproductiva dependió de la edad de los individuos, siendo los de mayor edad los que mostraron distancias más cortas.

**9.** Las hembras que cambiaron de territorio se instalaron en otros con menor riesgo de depredación y tuvieron un mayor éxito reproductor que el año anterior. Además, tanto machos como hembras, mostraron mayor éxito reproductor en los nuevos territorios ocupados que los individuos que se instalaron en los que habían abandonado. Las distancias de dispersión no tuvieron ningún efecto sobre el éxito reproductor ni sobre la calidad del territorio de instalación.

**10.** La elevada filopatría encontrada en la población de milanos negros de Doñana parece

estar provocada por un balance positivo de la relación costes/beneficios en favor de la misma. El balance de esta relación puede variar entre poblaciones de la misma especie determinando distintos niveles de filopatría. En Doñana la filopatría se vería favorecida por la alta disponibilidad de recursos que potenciarían la coexistencia espacial de individuos reproductores y no reproductores lo que probablemente reduce el rango de prospección de éstos últimos. A nivel intrapoblacional la filopatría y los factores que la condicionan, en especial la ocupación de las áreas de mayor densidad de nidificantes por los individuos de mayor capacidad competitiva, puede estar dando lugar a una cierta estructuración de la población, a nivel más local que regional. Esta estructuración se vería potenciada por el bajo alcance de la dispersión reproductiva.

**11.** En el futuro parece necesario avanzar en estudios interespecíficos encaminados a conocer cuales son los factores que en cada caso actúan determinando un balance distinto de la relación costes/beneficios en favor o no de la filopatría y estudiar la posible relación de estos factores con las diferentes estrategias de vida de las especies.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aebischer, N.J. 1995. Philopatry and colony fidelity of shags *Phalacrocorax aristotelis* on the east coast of Britain. *The Ibis* 137:11-18.
- Aebischer, N.J. y S. Wanless. 1992. Relationships between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study* 39:43-52
- Allier, C., González Bernáldez, F. y L. Ramírez Díaz. 1974. Mapa ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. Estación Biológica de Doñana. C.S.I.C. Sevilla, España.
- Alonso, J.C. y J.A. Alonso. 1992. Male-biased dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Ornis Scandinavica* 23:81-88.
- Alonso, J.C., Martín, E., Alonso, J.A. y M.B. Morales. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Behavioral Ecology* 9:243-252.
- Álvarez, J., Bea, A., Fans, J.M., Castién, E. e I. Mendiola. 1985. Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. Gobierno Vasco, Vitoria.
- Anderson, D.R., Burham, K.P. y G.C. White. 1994. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology* 75:1780-1793.
- Arcese, P. 1989. Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in song sparrows. *Animal Behaviour* 38:958-980.
- Arnold, W. y T.R.G. Clark. 1996. Survival and philopatry of female dabbling ducks in southcentral Saskatchewan. *Journal of Wildlife Management* 60:560-568.
- Askenmo, C. 1984. Polygyny and nest site selection in the pied flycatcher. *Animal Behaviour* 32:972-980.
- Badyaev, A.V. y J.D. Faust. 1996. Nest site fidelity in female Wild Turkey: Potential causes and reproductive consequences. *The Condor* 98:589-594.
- Baker, M., Nur, N. y G.R. Geupel. 1995. Correcting biased estimates of dispersal and survival due to limited study area: theory and an application using wrentits. *The Condor*

- 97:663-674.
- Baker, R.J. y J.A. Nelder. 1978. The GLIM system: Release 3. Royal Statistical Society, Oxford, England.
- Bateson, P.P. 1983. Optimal outbreeding. Páginas: 257-277. En P. Bateson editor. Mate Choice. Cambridge University Press., London, England.
- Beier, P. 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. Journal of Wildlife Management 59:228-237.
- Beletsky, L.D. y G.H. Orians. 1987. Territoriality among male red-winged blackbirds. I. Site fidelity and movement patterns. Behavioural Ecology and Sociobiology 20:21-34.
- Beletsky, L.D. y G.H. Orians. 1991. Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds. Ecology 72:787-796.
- Bélíchon, S., Clobert, J. y M. Massot. 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? Acta Oecologica 17:503-517.
- Belthoff, J.R. y G. Ritchison. 1989. Natal dispersal of eastern screech-owls. The Condor 91:254-265.
- Beltram G. y J.R. Murray. 1967. Dispersal in vertebrates. Ecology 48:975-978.
- Bendel, P.R. y G.D. Therres. 1993. Differential mortality of barn owls during fledging from marsh and off-shore nest sites. Journal of Field Ornithology 64:326-330.
- Bensch, S. y D. Hasselquist. 1991. Territory infidelity in the polygynous great red warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. Journal of Animal Ecology 60:857-871.
- Bensch, S., Hasselquist, D., Nielsen, B. y B. Hansson. 1998. Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great reed warblers. Evolution 52:877-883.
- Bernis, F. 1980. La migración de las Aves en el Estrecho de Gibraltar (época postnupcial). Cátedra de Zoología de Vertebrados. Universidad Complutense. Madrid.
- Bennetts, R.E. y B.R. McClelland. 1991. Differences in the distribution of adult and immature



- Bald Eagles at an autumn concentration in Montana. *Northwest Science* 65:223-230.
- Birkhead, T.R. y A.P. Møller. 1992. Sperm competition in birds. Academic Press, London, England.
- Blanco, G. 1994. Seasonal abundance of black kites associated with the rubbish dump of Madrid, Spain. *Journal of Raptor Research* 28:242-245.
- Blanco, G. 1997. Role of refuse as food for migrant, floater and breeding black kites (*Milvus migrans*). *Journal of Raptor Research* 31:71-76.
- Blanco, G., Tella, J.L y J. Potti. 1997. Feather mites on group-living Red-billed Choughs: a non-parasitic interaction? *Journal of Avian Biology* 28:197-206.
- Blanco, J.C., F. Hiraldo y B. Heredia. 1990. Variation in the diet and foraging behaviour of a wintering red kite (*Milvus milvus*) population in response to changes in food availability. *Ardeola* 37:267-278.
- Blondel, J. y Lebreton J-D. 1996. The biology of spatially structured populations: concluding remarks. *Acta Oecologica* 17: 687-693.
- Boag, D.A. y J.H. Alway. 1980. Effect of social environment within the brood on dominance rank in gallinaceous birds (Tetraonidae and Phasianidae). *Canadian Journal of Zoology* 58:44-49.
- Boag, D.A. y J.H. Alway. 1981. Heritability of dominance status among Japanese quail: a preliminary report. *Canadian Journal of Zoology* 59:441-444.
- Bollinger, E.K., Harper, S.J. y G.W. Barret. 1993. Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole. *Ecology* 74:1153-1156.
- Boulinier T. y E. Danchin. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology* 11:505-517.
- Boutin, S., Tooze, Z. y K. Price. 1993. Post-breeding dispersal by female red squirrels (*Tamiascurus hudsonicus*): the effect of local vacancies. *Behavioral Ecology* 4:151-155.
- Bowman, T.D., Schempf, P.F., and J.A. Bernatowicz. 1995. Bald eagle survival and

- population dynamics in Alaska after the "Exxon Valdez" oil spill. *Journal of Wildlife Management* **59**:317-324.
- Boyce, C.C.K. y J.L. Boyce. 1988. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *Journal of Animal Ecology* **57**:723-736.
- Brown, C.J. 1997. Population dynamics of the bearded vulture *Gypaetus barbatus* in southern Africa. *African Journal of Ecology* **35**: 53-63.
- Bucley, N. 1996. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *The Auk* **113**:473-488.
- Burger, L.W., Dailey, T.V., Kurzejeski, E.W. y M.R.Ryan. 1995. Survival and cause-specific mortality of northern bobwhite in Missouri. *Journal of Wildlife Management* **59**:401-410.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. y K.H. Pollock. 1997. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fishing Society Monograph* 5, Bethesda, MD, USA.
- Bustamante, J. 1994. Family break-up in black and red kites *Milvus migrans* and *M. milvus*: is time of independence an offspring decision? *The Ibis* **136**:176-184.
- Bustamante, J. 1997. Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation* **80**:153-160.
- Bustamante, J. y F.Hiraldo. 1989. Post-fledging dependence period and maturation of flight skills in the black kite *Milvus migrans*. *Bird Study* **36**:199-204.
- Bustamante, J. y F. Hiraldo. 1990. Adoptions of fledglings by black and red kites. *Animal Behaviour* **39**:804-806.
- Bustamante, J. y F. Hiraldo 1990a. Factors influencing family rupture and parent-offspring conflict in the black kite *Milvus migrans*. *The Ibis* **132**:58-67.
- Bustamante, J. y F. Hiraldo. 1993. The function of aggressive chases by breeding Black and Red Kites *Milvus migrans* and *M.milvus* during the post-fledging dependence period.

The Ibis 135:139-147.

- Bustamante, J., Donázar, J.A. y F. Hiraldo. 1997. Factores que condicionan la distribución reproductora del milano real (*Milvus milvus*) en Andalucía: elaboración de un plan de conservación. Informe inédito. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Bustamante, J., Donázar, J.A., Hiraldo, F., Ceballos, O. y A.Travaini. 1997a. Differential habitat selection by immature and adult grey eagle-buzzards *Geranoaetus melanoleucus*. The Ibis 139:322-330.
- Ceballos, O. y J.A. Donázar. 1990. Roost-tree characteristics, food habits and seasonal abundance of roosting egyptian vultures in northern Spain. Journal of Raptor Research 24:19-25
- Cézilly, F., Viallefont, A., Boy, V. y A.R. Johnson. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. Ecology 77:1143-1150.
- Chapdelaine, G. 1997. Pattern of recoveries of banded razorbills (*Alca torda*) in the western Atlantic and survival rates of adults and immatures. Colonial Waterbirds 20:47-54.
- Choudhury, S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. Animal Behaviour 50:413-429.
- Clobert, J., Lebreton, J-D. y G. Marzolin. 1990. The estimation of local immature survival rates and of age-specific proportion of breeders in bird populations. Páginas: 199-213. En Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J-D. y R.H. McCleery editores. Population biology of passerine birds: an integrated approach. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- Clobert, J., Lebreton, J-D., Allainé, D. y J.M. Gaillard. 1994. The estimation of age-specific breeding probability from recaptures or resightings in vertebrate populations. II. Longitudinal models. Biometrics 50: 375-385.
- Clum, N.J. 1995. Effects of aging and mate retention on reproductive success of captive female of peregrine falcons. American Zoologist 35:329-339.
- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive success. Studies of individual variation in

contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Clutton-Brock, T.H. y P.H. Harvey. 1976. Evolutionary rules and primate societies. Páginas 195-237. En P.O.G. Bateson, P.P. and R.A. Hinde editores. Growing points in ecology. Cambridge University Press, London, England.

Collister, D.M. y K. De Smet. 1997. Breeding and natal dispersal in the loggerhead shrike. *Journal of Field Ornithology* 68:273-282.

Cota Galán, H., García Novo, F. y A. Pou Royo. 1977. Estudio de las marismas del Parque Nacional de Doñana utilizando imágenes del satélite ERTS-1. *Boletín de la Estación Central de Ecología* 6:29-40.

Cramp, S. y K. E. L. Simmons. 1980. The birds of the Western Palearctic. Vol 2. Oxford University Press, Oxford, England.

Crochet, P.A. 1996. Can measures of gene flow help to evaluate bird dispersal? *Acta Oecologica* 17:459-474.

Croxall, J.P., Rothery, P., Pickering, S.P.C. y P.A. Prince. 1990. Reproductive performance recruitment and survival of wandering albatrosses *Diomedea exulans* at Bird Island, South Georgia. *Journal of Animal Ecology* 59:775-796.

Danchin, E. y R. Wagner. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 12:342-347.

Dean, T.F., Delany, M.F, Chapman, E.W. y P.D. Vickery. 1998. Longevity and site fidelity of Florida grasshopper sparrows. *Journal of Field Ornithology* 69:51-54.

De Boer, L.E. M. 1982. Karyological problems in breeding owl monkeys, *Aotus trivirgatus*. *International Zoo Yearbook* 22:119-124.

De Bois, H., Dhondt, A.A. y B. Van Puijenbroeck. 1990. Effects of inbreeding on juvenile survival of the okapi *Okapia johnstoni* in captivity. *Biological Conservation* 54:147-155.

Delestrade, A., McCleery, R.H. y C.M. Perrins. 1996. Natal dispersal in a heterogeneous environment: the case of the great tit in Wytham. *Acta Oecologica* 17:519-529.

- Delibes, M. 1975. Alimentación del milano negro en Doñana (Huelva, España). *Ardeola*, **21**:183-207.
- Desrochers, A. y S.J. Hannon. 1997. Gap crossing decisions by forest songbirds during the post-fledging period. *Conservation Biology* **11**:1204-1210.
- Dhondt, A. y J. Hublé. 1968. Fledging data and sex in relation to dispersal in young tits. *Bird Study* **15**:127-134.
- Dobson, A.J. 1983. *Introduction to Statistical Modelling*. Chapman and Hall, London, England.
- Dobson, F.S. y W.R. Jones. 1985. Multiples causes of dispersal. *The American Naturalist* **126**:855-858.
- Donázar, J.A. 1993. Los buitres ibéricos, biología y conservación. J.M. Rejero editor. Madrid.
- Donázar J.A., Hiraldo, F. y J. Bustamante. 1993. Factors influencing nest site selection, breeding density and breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Applied Ecology* **30**:504-514.
- Donázar, J.A., Ceballos, O. y J.L. Tella. 1996. Communal roosts of egyptian vultures (*Neophron percnopterus*): dynamics and implications for the species conservation. Páginas: 180-201. En Muntaner, J. y J. Mayol editores. *Biología y conservación de las rapaces mediterráneas*, 1994. Actas del VI congreso de biología y conservación de las rapaces mediterráneas. Palma de Mallorca. Monografía 4, SEO/Birdlife.
- Eden, S.F. 1987. Natal philopatry of the magpie *Pica pica*. *The Ibis* **129**:477-490.
- Emlen, S.T. 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**:282-285.
- Emlen, S. T. 1996. Living with relatives: lessons from avian family systems. *The Ibis*, **38**:87-100.
- Ens, B.J., Weissing, F.J. y R.H. Drent. 1995. The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *The American Naturalist* **146**: 625-650.
- Espina, J. 1984. Variaciones en la alimentación de una población de milanos negros (*Milvus migrans*). Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense, Facultad de Ciencias

Biológicas, Madrid.

- Etheridge, B., Summers, R.W. y R.E. Green. 1997. The effects of illegal killing and destruction of nests by humans on the population dynamics of the hen harrier *Circus cyaneus* in Scotland. *Journal of Applied Ecology* **34**:1081-1105.
- Fernández Alés, R., Martín A. y J. Merino. 1995. Landscape changes in the last 500 years in the Guadalquivir river valley, Spain, with special reference to the Doñana National Park. Páginas 361-378. *Global Land Use Change. A perspective from the Columbian encounter*. CSIC. Madrid.
- Ferrer, M. 1993. *El Águila Imperial*. Quercus, Madrid, España.
- Ferrer, M. 1993a. Juvenile dispersal behaviour and natal philopatry of a long-lived raptor, the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *The Ibis* **135**:132-138.
- Ferrer, M. 1993b. Reduction in hunting success and settlement strategies in young Spanish imperial eagles. *Animal Behaviour* **45**:406-408.
- Ferrer, M. y M. Harte. 1997. Habitat selection by immature Spanish imperial eagles during the dispersal period. *Journal of Applied Ecology* **34**:1359-1364.
- Ferrerías, P., Aldama, J.J., Beltrán, J.F. y M. Delibes. 1992. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx *Felix pardina*, Temminck, 1824. *Biological Conservation* **61**:197-202.
- Figueroa, M.E. y J. Merino. 1979. Environmental control of a population of *Pinus pinea* L. In the coastal sand dune system of Doñana National Park (SW Spain). En Blackwell editor. *Ecological Processes in Coastal Environments*. Oxford, England.
- Fleischer, R.C. 1983. A comparison of theoretical and electrophoretic assessments of genetics structure in populations of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution* **37**:1001-1009.
- Foppen R. y R. Reijnen. 1994. The effects of car traffic on breeding bird population in woodland. II. Breeding dispersal of male willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) in relation to the proximity of a highway. *Journal of Applied Ecology* **31**:95-101.

- Forslund P. y T. Pärt. 1995. Age and reproduction in birds- hypotheses and test. *Trends in Ecology and Evolution*, 10:374-378.
- Fowler, G.S. 1995. Stages of age-related reproductive success in birds: simultaneous effects of age, pair-bond duration and reproductive experience. *American Zoologist* 35:318-328.
- Francis, C.M., Richards, M.H., Cooke, F. y R.F. Rockwell. 1992. Changes in survival rates of lesser snow geese with age and breeding status. *The Auk* 109:731-747.
- Frankham, R. 1995. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10:1500-1508.
- Fretwell, S.D. 1969. Dominance behaviour and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*). *Bird Banding* 40:1-83.
- Fretwell, S.D. y J.H.J. Lucas 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:16-36.
- Fry, D.M. 1983. Techniques for sexing monomorphic vultures. Páginas: 356-374. En Wilbur, S.R. y J.A. Jackson editores. *Vulture Biology and Management*. Berkeley, Los Angeles, London, University of California Press, USA.
- Gaines, M.S. y L.R. Jr. McCleneghan. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:163-196.
- Gallego Fernández, J.B. y F. García Novo. 1992. Mapa Ecológico de Doñana y su entorno. En: Dictamen sobre estrategias para el desarrollo socioeconómico sostenible del entorno de Doñana, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Gaona, P., Ferreras, P. y M. Delibes. En prensa. Dynamics and viability of a metapopulation of the endangered Iberian Lynx (*Lynx pardina*). *Ecological Monographs* 68.
- García Novo, F. 1990. Origen de los ecosistemas de Doñana. Doñana Parque Nacional. Páginas 11-17. *La Naturaleza en España*. ICONA, Ministerio de Agricultura, Madrid.
- García Novo, F. 1994. El diálogo entre investigación y gestión de Doñana. Páginas 41-60. Editores CIENP "Fernando González Bernáldez". *Investigación y Gestión en Espacios*

## Naturales.

- García Novo, F., González Bernáldez, F. y L. Ramírez Díaz. 1975. Ecosistemas de la Reserva de la Estación Biológica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 2:215-223.
- García Novo, F., Ramírez Díaz, L. y A. Torres Martínez. 1975a. El sistema de dunas de Doñana. *Naturalia Hispánica* 5. ICONA. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Gatheraux, S.A. 1978. The ecological significance of behavioral dominance. Páginas 17-54. En Bateson, P.P.G. y P.H. Klofer editores. *Perspectives in ethology*. Volume 3 Plenum, London, England.
- Gende, S.M., Wilson, M.F. y M. Jacobsen. 1997. Reproductive success of bald eagles (*Haliaeetus leucocephalus*) and its association with habitat or landscape features and weather in southeast Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 75:1595-1604.
- Gochfeld, M. y J. Burger. 1982. Feeding enhancement by social attraction in the Sandwich tern. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 10:15-17.
- Goodburn, S.F. 1991. Territory quality or bird quality? Factors determining breeding success in the Magpie *Pica pica*. *The Ibis* 133:85-90.
- Goss-Custard, J.D., Durell, S.E.A. Le V. dit y B. Ens. 1982. Individual differences in aggressiveness and food stealing among wintering oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Animal Behaviour* 30:917-928.
- Gould, W.R. y M.R. Fuller. 1995. Survival and population size estimation in raptor studies: a comparison of two methods. *Journal of Raptor Research* 29: 256-264.
- Granados Corona, M., Martín Vicente, A. y F. García Novo. 1987. Evolución conjunta del paisaje y su gestión. El caso del Parque Nacional de Doñana. *Estudios Territoriales* 24:183-197.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140-1162.
- Greenwood, P.J. 1983. Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal.



- Páginas: 116-131. En Greenwood, P.J e I.R. Swingland editores. The ecology of animal movement. Oxford University Press., New York, USA.
- Greenwood, P.J. 1987. Inbreeding, philopatry and optimal outbreeding in birds. Páginas 207-222. En Cooke, R y P.A. Buckley editores. Avian Genetics, a population and ecological approach. Academic Press, London, England.
- Greenwood, P.J. y P.H. Harvey. 1976. The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula L.*). Journal of Animal Ecology 45:887-898.
- Greenwood, P.J. y P.H. Harvey 1976a. Differential mortality and dispersal of male black birds. Ringing and Migration 1:75-77.
- Greenwood, P.J. y P.H. Harvey. 1977. Feeding strategies and dispersal of territorial passerines: a comparative study of the blackbird *Turdus merula* and the greenfinch *Carduelis chloris*. The Ibis 119:528-531.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H. y C.M. Perrins. 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. Journal of Animal Ecology 48:123-142.
- Greenwood, P.J. y P.H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Annual Review of Ecology and Systematics 13:1-21.
- Griffiths, R., Daan, S. y C. Dijkstra. 1996. Sex identification in birds using two CHD genes. The Proceedings of Real Society of London. Serie B 263:1251-1256.
- Haig, S.M. y L.W. Oring. 1989. Distribution and dispersal in the piping plover. The Auk 105:630-639.
- Hannah, L., Carr, J.L. y A. Lankerani. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. Biodiversity and Conservation 4:128-155.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. Páginas:89-103. En Gilpin, M.E. y I. Hanski editores. Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Linnaean society of London and Academic Press, London, England.
- Harper, D.G.C. 1994. Some comments on the repeatability of measurements. Ringing and

Migration 15:84-90.

- Harris, M.P., Buckland, S.T., Russell, S.M. y S.Wanless. 1994. Post fledging survival to breeding age of shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to year, date of fledging and brood size. *Journal of Avian Biology* 25: 268-274.
- Harris, M.P., Wanless, S. y T.R.Barton. 1996. Site use and fidelity in the Common Guillemot *Uria aalge*. *The Ibis* 138:399-404.
- Harrison, R.G. 1980. Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecological Systematic* 11:95-118.
- Harvey, P.H., Greenwood, P.J., Campbell, B. y M.J. Stenning. 1984. Breeding dispersal of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Journal of Animal Ecology*, 53:727-736.
- Hass, C.A. 1995. Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. *Conservation Biology* 9:845-854.
- Hedgren, S. 1981. Effects of fledging weight and time of fledging on survival of guillemot *Uria aalge* chicks. *Ornis Scandinavica* 12:51-54.
- Hinde, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *The Ibis* 107:466-492.
- Hines, J. E. 1986. Survival and reproduction of dispersing blue grouse *The Condor* 88:43-49.
- Hiraldo, F., Delibes, M. y J.C. Calderón. 1979. El Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus* L.). Monografías ICONA 22. Madrid. España.
- Hiraldo, F., Veiga, J.P. y M. Máñez. 1990. Growth of nestling black kites *Milvus migrans*: effects of hatching order, weather and season. *Journal of Zoology* 222:197-214.
- Hiraldo, F., Heredia, B. y J.C. Alonso. 1993. Communal roosting of wintering red kites *Milvus milvus* (Aves, Accipitridae): social feeding strategies for the exploitation of food resources. *Ethology* 93:117-124.
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donázar, J.A. y P. Gaona. 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology* 33: 1085-1093.
- Horn, H.S. 1984. Some theories about dispersal. Páginas: 54-59. En Swingland, I.R. y P.J.

Greenwood editores. The Ecology of Animal Movement. Oxford University Press, Oxford, England.

Houston, C.S. y C.M. Francis. 1995. Survival of great horned owls in relation to the snowshoe hare cycle. *The Auk* 112:44-59.

Howard, W.E. 1960. Innate and environmental dispersal of vertebrates. *American Midland Naturalist* 63:152-161.

Iverson, J.B. 1991. Life history and demographic of the yellow mud turtle *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica* 47:373-395.

James, F.C. y C.E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:129-166.

Jakobsson, S. 1988. Territorial fidelity of willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) males and success in competition over territories. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 22:79-84.

Jenny, D. 1992. Bruterfdg and Bestandsregulation einer alpinen population des steinadlers *Aquila chrysaetus*. *Der Ornithologischer Beobachter* 89:1-43.

Johnson, M.L y M.S. Gaines. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical test using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:449-480.

Jones, A.M. y M. Mañez. 1990. Cannibalism by black kite (*Milvus migrans*). *Journal of Raptor Research* 24:28-29.

Julliard, R., Perret, P. y J. Blondel. 1996. Reproductive strategies of philopatric and immigrant blue tits. *Acta Oecologica* 17:487-501.

Kanyamibwa, S., Schierer, A., Pradel, R. y J-D. Lebreton. 1993. Changes in adult annual survival rates in a western European population of the white stork *Ciconia ciconia*. *The Ibis* 12:27-35.

Keller, L.F., Arcese, P., Smith J.N.M., Hochachka, W.M. y S.C. Stearns. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* 372:356-

357.

- Kelly, M.J., Laurenson, M.K., Fitzgibbon, C.D., Collins, D.A., Durant, S.M., Frame, G.W., Bertram, C.R. y T.M. Caro. 1998. Demography of the Serengeti cheetah (*Acinonyx jubatus*) population: the first 25 years. *Journal of Zoology (London)* **244**:473-488.
- Koëinig, W.D., Pitelka, F.A., Carmen, W.J., Mumme, R.L. y M.T. Stanback. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quarterly Review of Biology* **67**:111-150.
- Koëinig, W.D., Vuren, D.V y P.N. Hooge. 1996. Detectability phyloptry and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* **11**:514-517.
- Koga, K. y S. Shiraishi. 1994. Copulation behaviour of the Black Kite *Milvus migrans* in Nagasaki Peninsula. *Bird Study* **41**:29-36.
- Koivula, K., Orel, M. y S. Rytkönen. 1996. Winter survival and breeding success of dominant and subordinate Willow Tits *Parus montanus*. *The Ibis* **138**:624-629.
- Korona, R. 1995. Evolution of dispersal: a humble but important example. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:53-54.
- Korpimäki, E.M. 1987. Selection for nest-hole shif and tactis of breeding dispersal in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. *Journal of Animal Ecology* **56**:185-196.
- Korpimäki, E.M. 1993. Does nest-hole quality, poor breeding success or food depletion drive the breeding dispersal of Tengmalm's owls? *Journal of Animal Ecology* **62**:606-613.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London, England.
- Laikre, L., Ryman, N. y G. Lundh. 1997. Estimated inbreeding in a small, wild muskox *Ovibos moschatus* population and its possible effects on population reproduction. *Biological Conservation* **79**: 197-204.
- Laude, R. y G.F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. Páginas: 87-123. En M.E. Soulé editor. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, London, England.
- Lawrence, W.S. 1987. Dispersal: an alternative mating tactic conditional on sex ratio and body

- size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**:367-373.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. y D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**:67-117.
- Lessels, C.M. y P.T. Boag. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk* **104**:116-121.
- Lessells, K. y Ch. Mateman. 1996. Molecular sexing of birds. *Nature (London)* **383**:761-762.
- Lidecker, WZ. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. Páginas: 103-128. En Petrusевич, L., Golley, E.B. y L. Ryskowski editores. *Small mammals: productivity and dynamics of populations*. Cambridge University Press, London, England.
- Lindsey, G.D., Fancy, S.G., Reynolds, M.H., Pratt, T.K., Wilson, K.A., Banko, P.C. y J.D. Jacobi. 1995. Population structure and survival of palila. *The Condor* **97**:528-535.
- Marti, T.E., Clobert, J. y D.R. Anderson. 1995. Return rates in studies of life history evolution: are biases large? *Journal of Applied Statistics* **22**:863-875.
- Martínez, I., Nuevo, J.A. y J.M.Pérez. 1995. Censo, distribución y protección de las rapaces forestales en el territorio histórico de Álava (primera fase). Informe inédito. Gobierno Vasco. Departamento de Agricultura y Pesca. Vitoria.
- Marzluff, J.M. y P. B. Russell. 1989. Causes and consequences of female-biased dispersal in a flock-living bird, the pinyon jay. *Ecology* **70**:316-328.
- Matthysen, E. y D. Currie. 1996. Habitat fragmentation reduces disperser success in juvenile nuthatches *Sitta europea*: evidence from patterns of territory establishment. *Ecography* **19**:67-72.
- Maynard Smith, J.M. 1964. Group selection and kin selection. *Nature (London)* **20**:1145-1147.
- McCarthy, M.A. 1997. Competition and dispersal from multiple nests. *Ecology* **78**:873-883.
- McCarthy, R. y C.H. Southwick. 1979. Parental environment: effects on survival, growth and

- aggressive behaviours of two rodent species. *Development Psychology* 12:269-277.
- McCullagh, P. y J.A. Nelder. 1983. *Generalized Linear Modelling*. Chapman and Hall, London, England.
- McCullough, D.R., Fischer, J.K. y J.D. Ballou. 1996. From Bottleneck to Metapopulation: Recovery of Tule Elk in California. Páginas: 375-403. En D.R. McCullough editor. *Metapopulations and Wildlife Conservation*. Island Press, Washington D.C. Covelo, California, USA.
- McFadzen, M.E. y J.M. Marzluff. 1996. Mortality of prairie falcons during the fledging-dependence period. *The Condor* 98:791-800.
- Meffe, G.K. y C.R. Carroll. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Merino, J., García Novo, F. y A. Pou Royo. 1976. Annual fluctuation of water potential in the xerophitic shrub of the Doñana Biological Reserve (Spain). *Oecologia Plantarum* 11:1-11
- Merino, J., Ramírez Díaz, L., Sancho, F. y A. Torres Martínez. 1981. Estudio ecológico de la vegetación del ecotono (vera) de la Reserva Biológica de Doñana. II. Tipificación ecológica de las comunidades vegetales. *Anales de Edafología y Agrobiología* 39:1879-1894.
- Merino, O. y J. Merino. 1988. Impacto potencial de la explotación del acuífero Almonte-Marismas en los ecosistemas del área de Doñana. Páginas 123-126. *Proc. Int. Symp. Hydrology of Wetlands*, Agencia del Medio Ambiente, Sevilla.
- Møller, A.P. 1987. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 35:819-832.
- Montalvo, S. y J. Potti. 1992. Breeding dispersal in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 23:491-498.
- Moore, J. y R. Ali. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour* 32:94-112.

- Moore, W.S. y R.A. Dolbeer. 1989. The use of banding recovery data to estimate dispersal rates and gene flow in avian species: case studies in red-winged blackbird and common grackle. *The Condor* **91**:242-253.
- Murray, B.G.Jr. 1967. Dispersal in vertebrates. *Ecology* **48**:975-978.
- Nager, R.G., Johnson, A.R., Boy, V., Rendon-Martos, M., Calderón, J. y F.Cézilly. 1996. Temporal and spatial variation in dispersal in the greater flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*). *Oecologia* **107**:204-211.
- Negro, J.J., Hiraldo, F. y J.A. Donázar. 1997. Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology* **66**:640-648.
- Nelder, J.A. y R.W.M. Wedderburn. 1972. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society A* **135**:370-384.
- Newton, I. 1979. Population Ecology of raptors. T and AD Poyser, London. England.
- Newton, I. 1986. The Sparrowhawk. T and A.D. Poyser, Calton, England.
- Newton, I. 1989. Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London, England.
- Newton, I. 1994. Experiments on the limitation of bird breeding densities: a review. *The Ibis* **136**:397-411.
- Newton, I. y M. Marquiss. 1982. Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawk *Accipiter nisus*. *Journal of Animal Ecology* **51**:327-341.
- Newton, I. y M. Marquiss. 1983. Dispersal of sparrowhawks between birthplace and breeding place. *Journal of Animal Ecology* **52**:463-477.
- Newton, I. e I. Wyllie. 1992. Fidelity to nesting territory among european sparrowhawks in three areas of Britain. *Journal of Raptor Research* **26**:108-114.
- Newton, I., Wyllie, I. y P. Rothery. 1993. Annual survival of sparrowhawk *Accipiter nisus* breeding in three areas of Britain. *The Ibis* **135**:49-60.
- Newton, I., Rothery, P. e I. Wyllie. 1997. Age-related survival in female Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *The Ibis* **139**:25-30.
- Nichols, J.D., Hensler, G.L. y P.W. Sykes. 1980. Demography of the Everglade kite:

- implications for population management. *Ecological Modelling* **9**:215-232.
- Nichols, J.D., Spendelov, J.A. y J.E. Hines. 1990. Capture-recapture estimation of prebreeding survival rate for birds exhibiting delayed maturation. *Journal of Field Ornithology* **61**:347-354.
- Nichols, J.D., Bart, J., Limpert, R.J., Sladen, W.J.L. y J.E. Hines. 1992. Annual survival rates of adult and immature eastern population tundra swans. *Journal of Wildlife Management* **56**:485-494.
- Nilsson, J.Å. 1989. Causes and consequences of dispersal in marsh tit *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology* **58**: 619-636.
- Nilsson, J.Å. y H.G. Smith. 1989. Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in the marsh tit *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology* **57**:917-928
- Nisbet, I.C.T. y W.H. Drury. 1972. Post-fledging survival in herring gulls in relation to brood-size and date of hatching. *Bird Banding* **43**:161-172.
- Olsson, M., Gullberg, A. y H. Tegelström. 1997. Determinants of breeding dispersal in the sand lizard, *Lacerta agilis*, (Reptilia, Squamata). *Biological Journal of the Linnean Society* **60**:243-256.
- Oring, L.W., D.B. Lank y S.J. Maxson. 1983. Population studies of the polyandrous spotted sandpiper. *The Auk* **100**: 272-285.
- Ormerod, S.J. y S.J. Tyler. 1993. The adaptive significance of brood size and time of breeding in the dipper *Cinclus cinclus* (Aves: Passeriformes) as seen from post-fledging survival. *Journal of Zoology (London)* **231**:371-381.
- Paradis, E. 1998. Interactions between spatial and temporal scales in the evolution of dispersal rate. *Evolutionary Ecology* **12**:235-244.
- Parsons, J., Chabrzyk, G. y N. Duncan. 1976. Effects of hatching date on post-fledging survival in herring gulls. *Journal of Animal Ecology* **45**:667-675.
- Pärt, T. 1990. Natal dispersal in the collared flycatcher: possible causes and reproductive



- consequences. *Ornis Scandinavica* **21**:83-88.
- Pärt, T. 1991. Philopatry pays: a comparison between collared flycatchers systems. *The American Naturalist* **138**:790-796.
- Pärt, T. 1994. Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour* **48**:401-409.
- Pärt, T. 1995. The importance of local familiarity and search cost for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Animal Behaviour* **49**: 1029-1038.
- Pärt, T. y L. Guftafsson. 1989. Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): possible causes and reproductive consequences. *Journal of Animal Ecology* **58**:205-320.
- Payne, R.B. y L.L. Payne. 1993. Breeding dispersal in Indigo Bunting: circumstances and consequences for breeding success and population structure. *The Condor* **95**:1-24.
- Peach, W.J., Thompson, P.S. y J.C. Coulson. 1994. Annual and long-term variation in the survival rates of British lapwings *Vanellus vanellus*. *Journal of Animal Ecology* **63**:60-70.
- Perrins, C.M. 1966. Survival of young manx shearwaters *Puffinus puffinus* in relation to their presumed date of hatching. *The Ibis* **108**:132-135.
- Pielou, E.C. 1984. *The interpretation of ecological data*. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Potti, J. y Montalvo, S. 1991. Return rate, age at first breeding and natal dispersal of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain. *Ardea* **79**:419-428.
- Pradel, R. y J-D. Lebreton. 1993. User's manual for program SURGE version 4.2. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. CNRS, Montpellier, France.
- Pusey, A.E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends Ecology and Evolution* **2**:295-299.
- Pusey, A.E. y C. Packer. 1987. The evolution of sex-biased dispersal in lions. *Behaviour* **101**:275-310.

- Pusey, A.E. y M. Wolf. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 201-206.
- Ralls, K. y J. Ballou. 1982. Effect on juvenile mortality in some small mammal species. *Laboratory Animal* 16:159-166.
- Ramírez Díaz, L., García Novo, F., Merino Ortega, J. y F. González Bernáldez. 1977. Sistemas de dunas y arenas estabilizadas de la Reserva Biológica de Doñana. Páginas 159-193. En Doñana: Prospección e inventario de ecosistemas. ICONA, Monografía nº 18, Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Reed, J.M. 1993. A parametric method for comparing dispersal distances. *The Condor* 95:716-718.
- Reed, J.M. y A.P. Dobson. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 8:253-256.
- Rockwell, R.F. y G. Barrowclough. 1987. Gene flow and the genetic structure of populations. Páginas: 223-257. En Cooke, F. y P.A. Buckley editores. *Avian Genetics*. Academic Press, London, England.
- Rogers, P.M. y K. Myers. 1980. Animal distribution, landscape classification and wildlife management, Coto Doñana, Spain. *Journal of Applied Ecology* 17:545-565.
- Rood, J.P. 1990. Growth size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* 39:566-562.
- Røvik, K-A., Pedersen, H.C. y J.B. Steen. 1998. Dispersal in willow ptarmigan *Lagopus lagopus* - who is dispersing and why?. *Wildlife Biology* 4:91-96.
- Rowley, I. 1983. Re-mating in birds. Páginas: 331-360. En P. Batenson editor. *Mate Choice*. Cambridge University Press, London, England.
- Sancho Royo, F., Paropy, E., Torres Martínez, A. y F. García Novo. 1981. Unidades Ambientales del litoral atlántico andaluz. CEOTMA, MOPU, Madrid.
- Sarrazin, F., Bagnolini, C., Pinna, J.L., Danchin, E. y J. Clobert. 1994. High survival estimates

- of griffon vultures (*Gyps fulvus fulvus*) in a reintroduced population. *The Auk* 111: 853-862.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Schifferi, A. 1967. Vom Zug schweizerischer und deutscher schwarzer milane *Milvus migrans* nach ringfunden. *Der Ornithologische Beobachter* 64:34-51.
- Sedinger, J.S., Flint, P.L. y M.S. Lindberg. 1995. Enviromental influence on life history traits: growth, survival, and fecundity in black brant (*Branta bernicla*). *Ecology* 76:2404-2414.
- Shields, W.M. 1982. Philopatry, inbreeding and the evolution of sex. State Universty of New York Press, Albany, New York, USA.
- Shields, W.M. 1983. Optimal inbreeding and the evolution of philopatry. Páginas: 132-159. En Swingland, I.R. y P.J. Greenwood editores. *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, New York, USA.
- Shields, W.M. 1987. Dispersal and mating systems: investigating their causal connection. Páginas: 3-24. En Chepko-Sade, B.D. y Z.T. Halpin editores. *Mammalian dispersal patterns*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Siegel-Causey, D. Y S.P. Kharitonov. 1990. The evolution of coloniality. Páginas 285-330. En D.M. Power editor. *Current Ornithology* 7. Plenum Press, New York, USA.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill International Editions, New York, USA.
- Simmons, R. 1988. Offspring quality and the evolution of cainism. *The Ibis* 130:339-357.
- Smale, L., Frank, L. y K.E. Holekamp. 1993. Ontogeny of dominance in free-living spotted hyaenas: Juvenile rank relations with adult females and immigrant males. *Animal Behaviour* 46:467-477.
- Smith, A.T. y M.M. Peacock. 1990. Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conservation Biology* 4:320-323.

- Sonerud, G.A. 1985. Nest hole shift in Tengmalm's owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *Journal of Animal Ecology* **54**:179-192.
- Spear, L. y N. Nur. 1994. Brood size, hatching order and hatching date: effects on four life-history stages from hatching to recruitment in western gulls. *Journal of Animal Ecology* **63**: 283-298.
- Spear, L., Pyle, P. y N.Nur. 1998. Natal dispersal in the western gull: proximal factors and fitness consequences. *Journal of Animal Ecology* **67**:165-179.
- Stacey, P. y J.D. Lingon. 1991. The benefits of philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *The American Naturalist* **137**:832-846.
- Stamps, J.A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *The American Naturalist* **131**: 329-347.
- Stamps, J.A. 1991. The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **28**: 29-36.
- Steenhof, K., Kochert, M.N. y T.L. McDonald. 1997. Interactive effect of prey and weather on golden eagle reproduction. *Journal of Animal Ecology* **66**:350-362.
- Stenseth, N.C. y W.Z. Lidicker. 1992. *Animal dispersal. Small mammals as a model*. Chapman and Hall, London, England.
- Stith, B.M., Fitzpatrick, J.W., Woolfenden, G.E. y B. Pranty. 1996. Classification and Conservation of Metapopulations: A case Study of the Florida Scrub Jay. Páginas: 187-215. En D.R. McCullough editor. *Metapopulations and Wildlife Conservation*. Island Press, Washington, D.C. Covelo, California, USA.
- Strickland, D. 1991. Juvenile dispersal in gray jays - dominant brood member expels siblings from natal territory. *Canadian Journal of Zoology* **69**:2935-2945.
- Sunyer, C. 1988. El cleptoparasitismo en el milano negro. Tesina de licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.

- Sutherland, W.J. 1996. From individual behaviour to population Ecology. Oxford University Press, Oxford, England.
- Sydeman, W.J. 1993. Survivorship of common murrelets on southeast Farallon Island, California. *Ornis Scandinavica* 24:135-141.
- Szép, T. 1995. Relationship between west African rainfall and the survival of central European sand martins. *The Ibis* 137:162-168.
- Taylor, P.D. 1988. An Inclusive fitness model for dispersal of offspring. *Journal of Theoretical Biology* 130:363-378.
- Tella, J.L. 1996. Condicionantes ecológicos, costes y beneficios asociados a la colonialidad en el cernícalo primilla. Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Tellería, J.L. y T. Santos. 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: the role of habitat selection. *Biological Conservation* 71:61-67.
- Tellería, J.L. y T. Santos. 1997. Seasonal and interannual occupation of a forest archipelago by insectivorous passerines. *Oikos* 78:239-248.
- Thibault, J-C. 1993. Natal philopatry in the Cory's shearwater (*Calonectris d. diomedea*) on Lavezzi Island, Corsica. *Colonial Waterbirds* 16:77-82.
- Thiollay, J.M. 1977. Distribution sisonniere des rapaces diurnes en Afrique Occidentale. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 47:253-294.
- Tolonen, P. y E. Korpimäki. 1995. Parental effort of kestrels (*Falco tinnunculus*) in nest defense: effects of laying time, brood size, and varying survival prospects of offspring. *Behavioural Ecology* 6:435-441.
- Torres Martínez, A., Ramírez Díaz, L., Díaz Pineda, F. y F. González Bernaldez. 1977. Estructura y variación de la vegetación de la marisma de la Reserva Biológica de Doñana. Páginas 225-243. Doñana: Prospección e inventario de ecosistemas. ICONA, Monografía nº 18. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Travaini, A. 1994. Demografía de la población de zorros *Vulpes vulpes* del Parque Nacional

- de Doñana. Memoria presentada para optar al título de doctor. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Travaini, A., Laffite, R. y M. Delibes. 1996. Leg-hold trapping red foxes (*Vulpes vulpes*) in Doñana National Park: efficiency, selectivity, and injuries. *Journal of Wildlife Research* 1:52-53.
- Tye, A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *The Ibis* 134:273-285.
- Tyler, S.J., Ormerod, S.J. y J.M.S. Lewis. 1990. The post-natal and breeding dispersal of Welsh dippers *Cinclus cinclus*. *Bird Study* 37:18-23.
- Valverde, J.A. 1958. An ecological sketch of the Coto de Doñana. *British Birds* 5:1-23.
- Valverde, J.A. 1960. Vertebrados de la marisma del Guadalquivir. *Archivos del Instituto de Acimatación* 9:1-168.
- Valverde, J.A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Estación Biológica de Doñana, Sevilla.
- Van Noordwijk, A.J. y W. Scharloo. 1981. Inbreeding in an island population of the great tit. *Evolution* 35:674-688.
- Van Valen, L. 1971. Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution* 25:591-598.
- Veiga, J. P. y F. Hiraldo. 1990. Food habits and the survival and growth of nestlings in two sympatric kites (*Milvus milvus* & *Milvus migrans*). *Holarctic Ecology* 13:62-71.
- Verhulst, S. Perrins, C.M. y R. Riddington. 1997. Natal dispersal of Great Tits in a patchy environment. *Ecology* 78:864-872.
- Village, A. 1990. *The Kestrel*. T and AD Poyser, London, England.
- Viñuela, J. 1992. Chicks of black kites attacked by ants while hatching. *The Journal of Raptor Research* 26:43-44.
- Viñuela, J. 1993. Variación en la fecha de puesta de una población de milano negro (*Milvus migrans*). Efecto de la experiencia de los reproductores. *Ardeola* 40:55-63.
- Viñuela, J. 1996. Establishment of mass hierarchies in broods of the black kite. *The Condor*

98:93-99.

- Viñuela, J. 1997. Adaption vs. Constraint: intraclutch egg-mass variation in birds. *Journal of Animal Ecology* 66:781-792.
- Viñuela, J. 1997a. Milano negro (*Milvus migrans*). Páginas 92-93. Atlas de las aves de España (1975-1995). SEO/Birdlife. Lynx Editions, Barcelona.
- Viñuela, J. y J. Bustamante. 1992. Effect of growth and hatching asynchrony on the fledging age of black and red kites. *The Auk* 109:748-757.
- Viñuela, J. y J. P. Veiga. 1992. Importance of rabbits in the diet and reproductive success of Black kites in southwestern Spain. *Ornis Scandinavica* 23:132-138.
- Viñuela, J., Villafuerte, R. y C. de le Court. 1994. Nesting dispersion of a Black kites population in relation to location of rabbit warrens. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1680-1683.
- Wauters, L., Casale, P. y A.A. Dhondt. 1994. Space use and dispersal of red squirrels in fragmented habitat. *Oikos* 69:140-146.
- Wauters, L., Hutchinson, Y., Parkin, D.T. y A.A. Dhondt. 1994. The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*.
- Warkentin, I.G., James, P.C. y L.W. Oliphant. 1991. Influence of site fidelity on mate switching in urban-breeding merlins (*Falco columbarius*). *The Auk* 108:294-302.
- Waser, P.M. 1985. Does competition drive dispersal. *Ecology* 66:1170-1175.
- Waser, P.M. 1996. Patterns and consequences of dispersal in gregarious carnivores. Páginas: 267-295. En J.L. Gittleman editor. *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Waser, P.M. y W.T. Jones. 1983. Natal philopatry in solitary mammals. *Quarterly Review of Biology* 50:355-390.
- Watson, A., Moss, R., Rothery, P. y R.Parr. 1984. Demographic causes and predictive models of population fluctuations in Red Grouse. *Journal of Animal Ecology* 53:639-662.

- Weatherhead, P.J. 1983. Two principal strategies in avian communal roost. *The American Naturalist* **121**: 237-243.
- Weatherhead, P.J. y M.R.L. Forbes. 1994. Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behavioral Ecology* **5**:426-433.
- Weimerskirch, H., Clobert, J. y P. Jouventin. 1987. Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *Journal of Animal Ecology* **56**:1043-1055.
- Wheelwright, N.T. y R.A. Mauck. 1998. Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in a island population of savannah sparrows. *Ecology* **1998**:755-767.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H. y A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Páginas: 237-256. En M.E. Soulé editor. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- William, Z., Lidicker, Jr y J.L. Patton. 1987. Patterns of dispersal and genetic structure in populations of Small Rodents. Páginas: 144-162. En Chepko-Sade, B.D. y Z.T. Halpin editores. *The University of Chicago Press, Chicago, USA*.
- Withenberger, J.F. y G.L. Hunt. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian Biology* **7**. Accademic Press, London, England.
- Wiklund, C.G. y B. Larsson. 1994. The distribution of breeding merlins *Falco columbarius* in relation to food and nest sites. *Ornis Svecica* **4**:113-123.
- Wiklund, C.G. 1995. Nest predation and lifespan: components of variance in LRS among merlin females. *Ecology* **76**:1994-1996
- Wiklund, C.G. 1996. Determinants of dispersal in breeding Merlins (*Falco columbarius*). *Ecology* **77**:1920-1927.
- Young, D.L., Allard, M.W., Moreno, J.A., Miyamoto, M.M., Ruíz, C.R. y R.A. Pérez-Rivera. 1998. DNA fingerprint variation and reproductive fitness in the plain pigeon. *Conservation Biology* **12**:225-227.



MANUELA GONZALEZ FORERO  
¿DISPERSION O FILOPATRIA? ANALISIS DE SUS  
CAUSAS Y CONSECUENCIAS EN LA PEBLACION DE  
MILANOS NEGROS DE DONANA

21 SOBRESALUENTE c.d.  
diciembre 98

*[Signature]*

*[Signature]*

*[Signature]*  
21 de octubre de 1998

José A. Munino

*[Signature]*

*[Signature]*



0280820