

Tesis doctoral

Universidad de Granada

Interacciones ecológicas entre depredadores y presas

Águilas perdiceras, conejos y perdices

Marcos Moleón Paiz







Interacciones ecológicas entre
depredadores y presas:
águilas perdiceras, conejos y perdices

*Predator-prey interactions:
Bonelli's eagles, rabbits and partridges*



Cita recomendada:

Moleón, M., 2007. *Interacciones ecológicas entre depredadores y presas: águilas perdiceras, conejos y perdices*. Tesis doctoral. Universidad de Granada. Granada.

Fotografía de portada y contraportada: "Indio", la primera águila perdicera adulta radiomarcada en Andalucía; autor: Enrique Ávila (Programa de Actuaciones para la Conservación del Águila Perdicera en Andalucía, EGMASA-Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía).



*Interacciones ecológicas entre
depredadores y presas*

águilas perdiceras, conejos y perdices

Marcos Moleón Paiz

Tesis doctoral

Granada, diciembre 2007



Facultad de
Ciencias



Departamento de
Biología Animal



Universidad de
Granada

*Interacciones ecológicas entre
depredadores y presas:
águilas perdiceras, conejos y perdices*

Memoria de Tesis Doctoral presentada por el licenciado en Biología **Marcos Moleón Paiz**
para optar al grado de "Doctor por la Universidad de Granada"

Director:
José Antonio Sánchez
Zapata

Codirector:
José María Gil Sánchez

Tutor:
José Manuel Tierno de
Figuroa

*A mi madre,
a mis hermanos,
a mis amigos*



Mi fascinación y admiración hacia todos y cada uno de los múltiples organismos, interrelaciones e historias evolutivas que integran la asombrosamente compleja pero, al mismo tiempo, genial y eminentemente simple trama de la vida ha sido, y es, grande. Exceptuando los más jóvenes años de mi vida, siempre he querido ser científico, biólogo. Desde entonces, considero que he gozado de esa pizca de suerte a menudo indispensable para poder alcanzar sueños. Acontecimientos como los inocentes e impresionables vistazos a los primeros libros y revistas sobre naturaleza que mis hermanos llevaron a casa, las salidas al campo con ellos –y mi madre–, prismáticos, cazamariposas y cuadernos al hombro a muy temprana edad, el haber penetrado, al conocer en el momento preciso a José María (el “Indio”), la a veces imperceptible barrera virtual que separa el mundo de la ciencia del de la cotidiana sociedad, o el posterior encuentro con otros personajes como Toni o Emilio, me han facilitado mucho las cosas.

La carrera de Biología significó otra etapa clave en mi andadura. Descubrir que una ciencia inexacta como ésta tenía un común punto de origen a partir del cual podía explicarse casi cualquier cosa, la evolución darwiniana, supuso una revolución en mi percepción del entorno natural. Las ideas plasmadas por Charles Darwin en su universal libro “El origen de las especies” y la postrera ampliación de las mismas que Richard Dawkins hizo siglo y medio después en su no menos relevante obra “El gen egoísta” desencadenaron, desde mi primer contacto con ellas, un torbellino de entusiasmos por aprender más y más sobre Biología. A este clima contribuyeron de forma decisiva las estimulantes clases de algunos de los profesores (Ester Viseras, Rafael Díaz de la Guardia y Manuel Tierno de Figueroa) y las continuas y excitantes conversaciones con algunos de mis compañeros de estudios, en especial con David y Jose.

Una vez terminada la carrera, comenzó la aventura de la tesis (yo siempre la he concebido así), un reto lleno de ilusiones y para el que, afortunadamente, he contado con la siempre fiel compañía de Toni y José María. Tal y como suele ser habitual, poco tiene que ver el resultado final de esta tesis con los primeros esbozos dibujados de forma un tanto rudimentaria hace ya seis años. No hay duda de que el cambio ha sido a mejor, en gran parte debido a la acertada supervisión de mis directores. Todo este largo proceso, colmado de entusiasmos y esfuerzo, ha superado con creces mis expectativas originales. Optar, por ejemplo, a publicar en revistas de la influencia de *Science*, era, para mí, algo sencillamente implanteable hasta hace muy poco. Nunca hubiera imaginado –a decir verdad, alguna vez lo intuí– que mi carrera investigadora me enseñara tanto y me proporcionara tantas satisfacciones como lo ha hecho.

Por supuesto, mereció enormemente la pena.

«Somos máquinas de supervivencia, autómatas programados a ciegas con el fin de perpetuar la existencia de los egoístas genes que albergamos en nuestras células.»

Richard Dawkins, *El Gen Egoísta*

«Ahí, abrazados frente al mar, supe que la amaba como a nadie en el mundo. Mi garganta se trancó en un nudo, presentí que iniciábamos una etapa peligrosa en nuestras vidas; sí, al punto necesité involucrarme en cualquier percance por el que ella estuviese obligada a pasar. Nunca dejaré sola a llam, me dije, nunca. Ni en la peor de las aventuras.»

Zoé Valdés, *Bailar con la Vida*



Agradecimientos

Cuando uno tiene tanto que agradecer, es difícil ser justo en tan poco espacio. No obstante, todas las personas aquí nombradas saben, o desde ahora les hago saber, que mi gratitud y aprecio hacia ellos son plenamente sinceros.

Voy a comenzar este breve pero intenso repaso por mis dos directores. Su buen hacer como tales facilitó sin duda alguna que esta tesis haya visto la luz en un plazo razonable (dadas mis circunstancias laborales); también es innegable que difícilmente hubiera resultado tan divertida y estimulante para mí. Pero, aún por encima de esto, tengo la suerte de poder decir que los dos son, además de directores, amigos.

Por orden cronológico, agradeceré en primer lugar al “Indio” (José María Gil Sánchez). A él debo gran parte de lo que sé de animales (y plantas...); sin proponérselo, ha sido mi mejor y más completo profesor de Biología. Su claridad de ideas, pragmatismo y rigor, unidos a su fidelidad y amor por el campo, hicieron apasionantes mis comienzos como aprendiz de biólogo (época en la que también tuve la suerte de compartir jornadas camperas con Gerardo Valenzuela y Francisco Molino). Con él (ellos) tuve el gran placer de conocer a las fascinantes águilas perdiceras, cuya observación y presencia me han provocado (y lo siguen haciendo) innumerables momentos de satisfacción y entusiasmo. Del Indio quise (al menos lo intenté) heredar esa muchas veces complicada capacidad, innata en él, de distinguir lo fundamental de lo accesorio.

Luego llegó Toni (José Antonio Sánchez Zapata), quien asumió el peso de la dirección con decisión, imprimiendo desde el primer momento una vitalidad al proyecto que contribuyó en gran medida a afianzar mi motivación por él. Su amplitud de miras me ha enseñado mucho sobre ciencia, en especial a buscar esa “vuelta de tuerca” extra que hace a la investigación, si cabe, aún más apasionante. En los seis años que ha durado la ejecución de esta tesis, especialmente en el último, ha habido muchos momentos difíciles (algunos casi críticos...) en los que Toni no falló en prestar abiertamente todo su apreciado apoyo. Afortunadamente, los buenos momentos superaron con creces a los malos. Especialmente entrañables fueron todas las “reuniones de trabajo” que hemos mantenido en este tiempo, ya fuese en Murcia, Granada, Valdavid, Río Frío, Sevilla o Cádiz, donde las concisas conversaciones “serias” y, sobre todo, las abundantes risas funcionaron como un constante estímulo para proseguir con ánimo el trabajo.

José Manuel Tierno de Figueroa, mi tutor, se mostró atento en todas las fases de la tesis, ofreciéndose servicial a cualquier demanda mía. Es admirable su generosidad y simpatía, que mantuvo inflexiblemente a pesar de su apretada agenda. Agradezco mucho que siempre haya tenido una sonrisa en la cara. Además, tuve la oportunidad de descubrir nuevos y provocadores modos de impartir enseñanza cuando coincidí con él en un par de clases durante la carrera.

Buena parte de los datos aquí presentados fueron recogidos por mis amigos el “Ninja” (Jesús Bautista, excelente “rapacero” y una de las personas más enérgicas que conozco), el “Avi” (Javier Martín Jaramillo, un pedazo de pan con espíritu salvaje), Manolo Otero (incansable “buscacriptonidos”), José Francisco Sánchez Clemot (el “guardián” por excelencia del monte granadino), José Miguel Barea y Elena Ballesteros (mis más antiguos compañeros de trabajo). Ha sido un auténtico lujo haber compartido con ellos tantos y tantos buenos momentos en el campo (iy también fuera de él!).

Quique (Enrique Ávila, amigo fiel y –ex– compañero de ligoteos), Nano (Mariano Guerrero, siempre hay una risa garantizada a su lado) y Nanet (José Manuel Padial, compartimos muchas de nuestras inquietudes científicas) no sólo me han brindado grandes experiencias naturalísticas, sino largas juergas y gratificantes momentos de ocio: tapeo, copichuelas, bailoteo, de guiris, playeo, “Jade”... La leyenda de los “cimbeles”...

Otros camperos a destacar son Pablo Ariza, Joaquín Pérez, Sergio Couto, Cristina Sánchez, Julio Blas, “Maricler”, Francisco Contreras Parody y Martín.

Muy fructificantes fueron los encuentros en Barcelona con Joan Real (gracias también a Albert Tintó), que dieron paso a numerosas e interesantes discusiones acerca de la ecología trófica del águila perdicera. Su experiencia con esta especie ofreció una visión enriquecedora a diversos problemas planteados durante la tesis.

Emilio Virgós ha significado para mí un referente no solo en determinados capítulos de la tesis, sino en cada una de las abundantes y gratificantes experiencias científicas que hemos tenido oportunidad de compartir y discutir a lo largo de los muchos años que ya han pasado desde que nos conocimos. Gracias por tu amistad.

Fueron muchas las personas que me prestaron ayuda en los análisis estadísticos o con las agradables conversaciones sobre cuestiones biológicas que con ellos mantuve. Por haber, de ese modo, contribuido en mi proceso de aprendizaje, estoy agradecido a José Antonio García Charton, Antonio Román Muñoz, Martina Carrete, Carlos Calvete y Luis Palma. Especialmente estimulante ha sido la reciente coincidencia con Pablo Almaraz, una mente privilegiada con la que todo parece más fácil y con la que todos los retos científicos, incluidos los inalcanzables, se pueden alcanzar.

Los contados encuentros que mantuve con Miguel Ferrer me brindaron la oportunidad de abrir horizontes e hicieron replantear mi futuro profesional.

Otras personas contribuyeron a la tesis mediante la cesión de bibliografía o de sus propios datos: Patrick Baile, José Enrique Martínez, Luis Rico, Miguel Ángel Hernández, Olga Ceballos, José Antonio Donázar, Jesús Duarte, Laura Gangoso, E. Pérez, J.L. Cantó, J.M. Pérez, J. Román y J.M. Baqués.

De los proyectos que he desarrollado en el ámbito profesional (“Aves Rapaces de la Provincia de Granada: Distribución, Estatus y Conservación”, “Mamíferos Carnívoros de la Provincia de Granada: Distribución, Estatus y Conservación” y “Programa de Actuaciones para la Conservación del Águila Perdicera en Andalucía”; EGMASA-Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía), he podido obtener algunos datos que han sido utilizados en la tesis. Gracias por tanto a mis jefes (Inmaculada Tenorio, Agustín Madero, Magdalena Vara y David Rojas), ex-jefes (Manuel Chiroso e Ignacio Maldonado) y abundantes y excelentes compañeros.

Concluyendo la parte más “científica” de estos agradecimientos, Santiago Mañosa, Mark Wilson, Rauri Bowie, Beatriz Arroyo y varios revisores anónimos aportaron numerosas críticas constructivas sobre versiones previas de los manuscritos que han

dado lugar a los capítulos que constituyen esta tesis. John Muddeman revisó concienzudamente el inglés de algunos de ellos.

No sería capaz de enumerar todo lo que José Ramón Fernández (“Ozher”) y David Carmona (“Cad”) me han aportado a mí y, por añadidura, a mi tesis, desde que tuve el gran privilegio de encontrarme con ellos. No conozco a nadie con tanta capacidad para apreciar y disfrutar de la vida como Jose. Lo lleva en los genes –y en los memes–, rebosa vitalidad hasta en la última de sus células. Junto a él, siempre hay una sonrisa, un plan sugerente, unas palabras acertadas... La de David es una de las mentes más inteligentes que conozco, y lo mejor es que va unida a un corazón grande. Las palabras no son necesarias entre nosotros para saber lo que a uno o a otro le pasa por la cabeza. Las intensas conversaciones sobre evolución mantenidas con ellos durante y después de la carrera han representado (y espero lo sigan haciendo durante largo tiempo) muchas de las experiencias intelectuales que más satisfacción me han provocado. He vivido tantos instantes inolvidables con ellos, y los dos han significado tal soporte en mis peores momentos, que todavía me quedo corto. La felicidad es algo relativamente fácil cuando uno está a su lado.

John Jaime Adán (una de esas personas esencialmente altruistas, ¡qué hubiera sido de la carrera –y la poscarrera– sin él!), Enrique Romero, Sandra Poyatos, Lola, Jessica Mackey y José Antonio Quiles, aparte de compartir su incalculable amistad conmigo, participaron (también Jose y David) en algunas fases del trabajo de campo, aportando –y transmitiendo– su enorme ilusión.

El resto de mis amigos biólogos, por su entusiasta interés por la vida, no han sido menos importantes en el resultado de esta tesis. Estoy especialmente agradecido a Sira Vegas (¡qué haría yo sin ella! Gracias por tu incondicional apoyo y tu maravillosa sonrisa), Sonia Palmero (¡eres grande!), Alejandro Fernández (el emprendedor número uno), Mercedes Valenzuela (la dulce y aventurera “Per”), Ester Castanys, Manolo Velarde, Carlos García (el incombustible “Liki”), Alejandro Ibáñez, Mónica Revelles, Olga Muñoz, Julia Alcalá, Javier Ferre, María Carmen Gragera, Belén Blázquez, Carola (no es bióloga, pero casi), Aida Ayuso, Eva Ramos, Gloria de la Torre, Micaela García, María Ángeles Jiménez, María José Gutiérrez, Ana Camats, Rafa Manteca, Cristina Jiménez (tampoco es bióloga, pero su sensibilidad por la vida es igualmente grande) y Jennifer (estudió muy lejos de aquí); ¡qué suerte haber estudiado Biología!

Algunos de los ya nombrados, junto a otros colegas (Pipo, Noelia, Manu, Juanra, Julio, Roberto, José Antonio...), son compañeros de la Sociedad Granatense de Historia Natural, origen en los últimos años de numerosos e ilusionantes (aunque no exentos de dificultades) proyectos a favor de la biodiversidad y la conservación de nuestro entorno natural más cercano.

Por supuesto, no quiero dejar pasar esta oportunidad para expresar mi reconocimiento a mis amigos de Peligros, mi pueblo, especialmente a aquellos que se han mantenido a lo largo del tiempo: mi “primo” (Antonio Jesús Paiz, otro corazón abierto de par en par), Eva Gámez (recíproca gran amistad también), Ramón Casado (mi primer buen amigo), Gerardo Linares, José María Ruiz (el gran “Lucky”), “Luna”, Inma (no es de Peligros, pero casi), “Nico”, los “Azahones”...

Otro grupo entrañable han sido los “murcianos”: Carlos Javier, Raquel, Néstor, Laura, Ilu, Jimmy... Ellos hicieron que los encuentros “para trabajar” con Toni fuesen aún más amenos.

Con Laura Calet conocí hasta dónde es capaz de llegar alguien cuando quiere tanto a otra persona. Siempre será un pilar para tus alegrías y tus penas.

Mi madre –Lourdes– y mis hermanos –Yuyes, Eva, Ester e Isidro– han sido, especialmente en mi niñez y adolescencia, un valioso y valeroso modelo a seguir. Si a alguien he de reconocer la personilla en la que me convertí, es a ellos. También estoy seguro de que, de una u otra forma, mi padre dejó su impronta. Mis cuñados Sebastián, Pepe y Manolo significaron una grata contribución a la familia. Las últimas en llegar, mis sobrinas Eva, Sara y Ángela, fueron y lo siguen siendo fuente inagotable de alegría. Y, por si fuera poco, algunas de estas personas también me prestaron su ayuda en el trabajo de campo de la tesis... En cambio, ellos han sido los que han soportado – o sufrido– en mayor medida mi mal humor en los cuantiosos momentos de agobio acontecidos durante la realización de la tesis y, anteriormente, durante la carrera...

Por último, no puedo finalizar sin revelar mi profunda gratitud hacia aquellos profesores que han sido piezas clave en distintas etapas de mi vida. A Miguel Ángel láñez, por haber sido capaz de introducir en mi cabeza ideas revolucionarias y romper con esquemas y prejuicios. A Ester Viseras y Rafael Díaz de la Guardia, por haber motivado en mí, a través de sus enseñanzas sobre cualquiera de las variadas vertientes evolucionistas, una ferviente y creciente pasión por la Biología. A Amelia Ocaña, por hacer tan amenas sus clases y, por encima de todo, por su enorme calidad humana.

Y, como no, a África, a Cuba, al desierto, a todos aquellos rincones de vida que tanto me han enseñado.

Gracias a todos con todo mi corazón.





Contenido abreviado

Índice de Figuras (xxv)

Índice de Tablas (xxvii)

Índice de Anexos (xxix)

Capítulo i. Introducción general (xxxi)

Capítulo 1. Cambios espacio-temporales a gran escala en la dieta del águila perdicera: influencia de la NHV del conejo (1)

Capítulo 2. Ecología trófica de las águilas perdiceras territoriales en España durante el periodo no reproductor (37)

Capítulo 3. Dieta de las águilas perdiceras jóvenes en áreas de asentamiento temporal del sur de España (53)

Capítulo 4. Impacto de depredación del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz (71)

Capítulo 5. Respuestas funcional y numérica del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz (109)

Capítulo 6. Hiperdepredación a gran escala sobre la perdiz mediada por una EIE del conejo (137)

Conclusiones/*Conclusions* (157)



Índice general

Índice de Figuras (xxv)

Índice de Tablas (xxvii)

Índice de Anexos (xxix)

Capítulo i. Introducción general (xxxi)

- i.i. Antecedentes y justificación (xxxv)
 - i.i.i. Interacciones ecológicas entre depredadores y presas (xxxv)
 - i.i.i.i. Teoría de la depredación (xxxvii)
 - i.i.i.i.i. Respuesta funcional (xxxix)
 - i.i.i.i.ii. Respuesta numérica (xl)
 - i.i.i.i.iii. Respuesta total (xli)
 - i.i.ii. Sistema natural estudiado (xliii)
 - i.i.ii.i. El águila perdicera (xliv)
 - i.i.ii.ii. El conejo y sus enfermedades infecciosas (xlv)
 - i.i.ii.iii. La perdiz roja (xlvi)
- i.ii. Objetivos y estructura de la tesis (xlvii)
- i.iii. Bibliografía (xlix)

Capítulo 1. Cambios espacio-temporales a gran escala en la dieta del águila perdicera: influencia de la NHV del conejo (1)

- 1.1. Introducción (7)
- 1.2. Material y métodos (9)
 - 1.2.1. Recopilación y estandarización de los datos de dieta (9)
 - 1.2.2. Patrones temporales y geográficos en la dieta e influencia de la NHV (10)
 - 1.2.3. Preferencias de presas e influencia de la NHV (12)
- 1.3. Resultados (12)
 - 1.3.1. Dieta general (12)
 - 1.3.2. Patrones temporales en la dieta e influencia de la NHV (12)
 - 1.3.3. Patrones geográficos en la dieta e influencia de la NHV (13)
 - 1.3.4. Preferencias de presas e influencia de la NHV (20)
- 1.4. Discusión (24)
 - 1.4.1. Efectos de la NHV en los patrones tróficos temporales y la preferencia de presas (24)
 - 1.4.2. Efectos de la NHV en los patrones tróficos geográficos (25)
 - 1.4.3. Efectos últimos potenciales de la NHV sobre los depredadores y los sistemas naturales (26)
- 1.5. Bibliografía (28)

Capítulo 2. Ecología trófica de las águilas perdiceras territoriales en España durante el periodo no reproductor (37)

- 2.1. Introducción (43)
- 2.2. Material y métodos (44)
 - 2.2.1. Área de estudio (44)
 - 2.2.2. Recolección y análisis de la información (44)
- 2.3. Resultados (45)
- 2.4. Discusión (47)
- 2.5. Bibliografía (49)

Capítulo 3. Dieta de las águilas perdiceras jóvenes en áreas de asentamiento temporal del sur de España (53)

- 3.1. Introducción (59)
- 3.2. Material y métodos (60)
- 3.3. Resultados (61)
- 3.4. Discusión (63)
- 3.5. Bibliografía (66)

Capítulo 4. Impacto de depredación del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz (71)

- 4.1. Introducción (77)
- 4.2. Material y métodos (79)
 - 4.2.1. Área de estudio y población de águila perdicera (79)
 - 4.2.2. Dieta y requerimientos alimenticios del águila perdicera (81)
 - 4.2.3. Territorio del águila perdicera (83)
 - 4.2.4. Densidades de presas (83)
 - 4.2.5. Impacto de depredación (85)
- 4.3. Resultados (86)
 - 4.3.1. Población de águila perdicera (86)
 - 4.3.2. Dieta del águila perdicera (87)
 - 4.3.3. Territorio del águila perdicera (88)
 - 4.3.4. Impacto de depredación (89)
- 4.4. Discusión (95)
 - 4.4.1. Sesgos asociados a la estima del impacto (95)
 - 4.4.2. Impacto a escala poblacional (96)
 - 4.4.3. Impacto a escala territorial (98)
 - 4.4.4. Síntesis y conclusiones (100)
- 4.5. Bibliografía (101)

Capítulo 5. Respuestas funcional y numérica del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz (109)

- 5.1. Introducción (115)
- 5.2. Material y métodos (117)
 - 5.2.1. Área de estudio (117)
 - 5.2.2. Dieta, éxito reproductor y territorio del depredador (118)
 - 5.2.3. Densidades de presas (119)
 - 5.2.4. Respuesta funcional (119)
 - 5.2.5. Respuesta numérica (120)

- 5.3. Resultados (120)
 - 5.3.1. Dieta y éxito reproductor del depredador (120)
 - 5.3.2. Densidades de presas (121)
 - 5.3.3. Respuesta funcional (124)
 - 5.3.4. Respuesta numérica (125)
- 5.4. Discusión (126)
 - 5.4.1. Respuesta funcional y preferencias tróficas del águila perdicera (126)
 - 5.4.2. Respuesta numérica (128)
 - 5.4.3. Síntesis y conclusiones (129)
- 5.5. Bibliografía (131)

Capítulo 6. Hiperdepredación a gran escala sobre la perdiz mediada por una EIE del conejo (137)

- 6.1. Introducción general (143)
- 6.2. Historia natural del sistema y origen de la información (144)
- 6.3. La 'hipótesis de la hiperdepredación mediada por EIE' (146)
- 6.4. Modelado de las dinámicas poblacionales y correlación cruzada entre especies (147)
- 6.5. Síntesis de resultados (150)
- 6.6. Discusión sintética (151)
- 6.7. Bibliografía (151)

Conclusiones/*Conclusions* (157)

- Conclusiones (158)
- Conclusions* (160)





Índice de Figuras

Capítulo i

- Figura i.** Tipos de respuesta funcional que puede mostrar un depredador ante diferentes densidades de sus presas. (xi)
- Figura ii.** Respuesta total en relación al número de presas consumidas, con densodependencia a baja densidad de presas. (xii)
- Figura iii.** Respuesta total en relación a la proporción de presas consumidas, con densodependencia a baja densidad de presas. (xlii)
- Figura iv.** Densidades de equilibrio que pueden alcanzar las poblaciones de presas en relación a la depredación. (xlii)

Capítulo 1

- Figura 1.** Localización geográfica de los estudios utilizados en esta revisión. (9)
- Figura 2.** Dieta media del águila perdicera en 14 territorios con datos para antes y después de la epidemia de NHV. (13)
- Figura 3.** Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios antes de la epidemia de NHV. (14)
- Figura 4.** Dendrograma mostrando el clustering jerárquico aglomerativo efectuado a partir de las disimilitudes Bray-Curtis entre las dietas de los diferentes territorios de águila perdicera analizados antes de la epidemia de NHV. (15)
- Figura 5.** Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios antes de la epidemia de NHV, una vez los clusters jerárquicos aglomerativos para las mismas disimilitudes fueron sobrepresionados en el diagrama de ordenación de dos dimensiones. (16)
- Figura 6.** Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios después de la epidemia de NHV. (21)
- Figura 7.** Relación entre la frecuencia relativa de conejo en dieta y la diversidad trófica (H') del águila perdicera antes y después de la NHV. (22)
- Figura 8.** Modelo conceptual explicando las interacciones entre los diferentes grupos presa en la dieta del águila perdicera antes y después de la NHV. (23)

Capítulo 2

- Figura 1.** Dieta de una pareja de águila perdicera de Granada en cuatro inviernos diferentes. (45)
- Figura 2.** Dieta del águila perdicera en cuatro territorios del sur y tres del noreste de España. (47)

Capítulo 3

- Figura 1.** Dieta del águila perdicera en otoño-invierno en Andalucía, sur de España. (62)
- Figura 2.** Relación entre la abundancia de conejo y perdiz (individuos/ha) y su proporción (%) en la dieta del águila perdicera en el área de dispersión juvenil de Cádiz y los territorios de reproducción vecinos estudiados. (62)

Capítulo 4

- Figura 1. Área de estudio general. (80)
- Figura 2. Frecuencia de observaciones de conejo y perdiz en función de la distancia transversal a la línea de progresión de los transectos. (85)
- Figura 3. Dieta del águila perdicera en el área general de estudio durante los periodos reproductor y no reproductor. (87)
- Figura 4. Radiolocalizaciones de los tres individuos territoriales de águila perdicera radiomarcados. (88)

Capítulo 5

- Figura 1. Área de estudio. (117)
- Figura 2. Relación entre la diversidad trófica del águila perdicera (H') y la densidad en el radio territorial mayor (4,4km) de conejos, perdices y ambas especies en conjunto en primavera. (123)
- Figura 3. Respuesta funcional (tipo II) del águila perdicera hacia el conejo en primavera, en función de la tasa de captura y la tasa de depredación. (124)
- Figura 4. Respuesta funcional (tipo II) del águila perdicera hacia la perdiz en primavera, en función de la tasa de depredación. (125)

Capítulo 6

- Figura 1. Comparación de la contribución del conejo y la perdiz en la dieta de los tres principales depredadores ibéricos compartidos entre antes y después de la irrupción de la NHV. (145)
- Figura 2. Series temporales de los registros de caza (\log_e transformados y corregidos por el esfuerzo de caza) para el conejo y la perdiz roja en España continental. La figura pequeña en el interior de cada diagrama muestra los cambios en la intensidad de depredación provocados por la NHV. (146)
- Figura 3. Diagrama de Royama (Royama, 1992), mostrando la dinámica del modelo de Gompertz con densodependencia retardada. (149)
- Figura 4. Coeficientes de correlación cruzada entre las series de estados ocultos (cuadrados abiertos) y las series de residuos (cuadrados sólidos) con 0, 1 y 2 retardos temporales. (150)



Índice de Tablas

Capítulo 1

- Tabla 1. Resultados del análisis SIMPER y el ANOSIM de una vía. (20)
- Tabla 2. Correlaciones de Pearson (r) entre la frecuencia relativa de cada grupo presa y la diversidad trófica (H'). (21)
- Tabla 3. Relación entre la frecuencia relativa en dieta de los diferentes grupos presa antes y después de la NHV. (21)

Capítulo 2

- Tabla 1. Alimentación del águila perdicera en el sur (provincia de Granada) y el noreste (región de Cataluña) de España en época no reproductora. (46)
- Tabla 2. Dieta comparada del águila perdicera en los periodos reproductor y no reproductor en cuatro territorios de Granada (sur de España) y tres de Cataluña (noreste de España). (46)

Capítulo 4

- Tabla 1. Anchura mínima de la banda lateral paralela a la línea de progresión de los transectos con visibilidad óptima. (84)
- Tabla 2. Número de pollos volados en cada uno de los territorios y periodos reproductores estudiados. (87)
- Tabla 3. Número de radiolocalizaciones obtenidas de los tres ejemplares territoriales radiomarcados dentro de los dos radios territoriales teóricos. (88)
- Tabla 4. Frecuencia (relativa, N , y de biomasa consumida, B) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera y tasa de captura de ésta sobre dichas presas en el AEI. (89)
- Tabla 5. Frecuencia (relativa, N , y de biomasa consumida, B) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que ésta pudo ser suficientemente estudiada. (90)
- Tabla 6. Frecuencia (relativa, N , y de biomasa consumida, B) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera durante el periodo no reproductor (100 días) en los territorios en que ésta pudo ser suficientemente estudiada. (90)
- Tabla 7. Resultados de la evaluación de la sensibilidad de cada uno de los parámetros de la ecuación de Linden y Wikman (1983). (91)
- Tabla 8. Resultados de los censos y tasas de depredación sobre el conejo en el AEI. (92)
- Tabla 9. Resultados de los censos y tasas de depredación sobre la perdiz en el AEI. (92)
- Tabla 10. Resultados de los censos de presas y tasas de depredación sobre el conejo y la perdiz durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que la dieta pudo ser suficientemente estudiada. (93)
- Tabla 11. Resultados de los censos de presas y tasas de depredación sobre el conejo y la perdiz durante el periodo no reproductor (100 días) en los territorios donde la dieta pudo ser suficientemente estudiada. (94)
- Tabla 12. Tasas de depredación de rapaces sobre poblaciones adultas de aves cinegéticas en estado silvestre. (97)

Capítulo 5

- Tabla 1.** Productividad (número de pollos) y frecuencia relativa (N) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que ésta pudo ser suficientemente estudiada. (121)
- Tabla 2.** Resultados de los censos de presas, frecuencia (biomasa relativa, B) del conejo y la perdiz en la dieta del águila perdicera, y tasas de captura y de depredación sobre el conejo y la perdiz durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que la dieta pudo ser suficientemente estudiada. (122)
- Tabla 3.** Correlaciones de Pearson (r) entre las densidades de conejo y perdiz y la proporción (frecuencia relativa, N) en la dieta del águila perdicera de cada uno de los restantes grupos presa. (123)
- Tabla 4.** Resultados de los modelos de respuesta funcional del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz. (125)

Capítulo 6

- Tabla 1.** Estimaciones de Máxima Verosimilitud (± 1 de error estándar) para los parámetros del modelo de Gompertz en espacio de estados simple (AR1) y con 1 retardo temporal (AR2). (149)



Índice de Anexos

Capítulo 1

- Anexo 1. Información sobre los estudios utilizados en la revisión, dieta y diversidad trófica (H') del águila perdicera en el oeste de Europa. (33)
- Anexo 2. Especies presa del águila perdicera en el oeste de Europa. (34)
- Anexo 3. Referencias bibliográficas adicionales consultadas para la elaboración de los anexos. (35)

Capítulo 4

- Anexo 1. Presas pesadas para el cálculo de la biomasa ingerida por las águilas. (105)

Capítulo 6

- Anexo 1. Depredadores ibéricos que incluyen >5% de conejo (“consumidores de conejo”) y perdiz (“consumidores de perdiz”) en su dieta en al menos una localidad o época. (153)
- Anexo 2. Referencias bibliográficas consultadas para la elaboración del Anexo 1. (154)
- Anexo 3. Modelo conceptual ilustrando la hipótesis de la hiperdepredación mediada por EIE. (155)



Introducción general



La depredación es una de las interacciones ecológicas más frecuentes en el mundo natural. Sin embargo, hasta qué punto son capaces o no los depredadores de moldear el funcionamiento de los ecosistemas a través de las relaciones que mantienen con sus presas es una idea inmersa desde hace décadas en una intensa y continua controversia. Los trabajos teóricos y empíricos existentes hasta la fecha son, aunque numerosos, aún insuficientes para comprender las consecuencias ecológicas de la depredación. Esta carencia se acentúa en ambientes de clima templado o tropical, donde los sistemas naturales son más complejos que en latitudes septentrionales. Un interés añadido a este tipo de estudios es la necesidad de encontrar soluciones de conservación para las presas y, especialmente, los depredadores, ya que tradicionalmente los cazadores han percibido a éstos como competidores por un recurso compartido, circunstancia que ha originado un fuerte conflicto entre ambos. La "Teoría de la depredación" debería ofrecerse como marco de partida para el entendimiento de las interacciones depredador-presa.

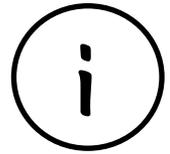
La presente tesis, organizada en seis capítulos autónomos aunque enlazados mediante un hilo argumental común, pretende incrementar el conocimiento de las interacciones ecológicas entre depredadores y presas en un medio típicamente mediterráneo. El sistema de estudio general está integrado por tres especies: un depredador, el águila perdicera (*Hieraetus fasciatus*), y dos de sus principales presas, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) y la perdiz roja (*Alectoris rufa*), ambas consideradas especies cinegéticas. Los capítulos están a menudo dirigidos a la extracción de conclusiones aplicables a la conservación de las especies implicadas.

Abstract

General introduction.

Predation is one of the commonest ecological interactions in the natural world. However, its influence on the functioning of ecosystems through the predator-prey relationships largely remains unclear. The theoretical and empirical studies published to date are insufficient to provide comprehensive knowledge of the ecological consequences of predation. This lack of information is greater in milder environments such as the Mediterranean, where natural systems are notably more complex than those in the boreal regions. Predator-prey related studies are also of major interest for the conservation of prey species and particularly, the predators. This is mainly due to the long-term conflict which exists between game harvesting and predators. "Predation theory" should be the starting point in any study of predator-prey interactions.

*This PhD thesis, through its six main chapters, will aspire to increase the current knowledge of the predator-prey relationships in a typical Mediterranean environment. The multispecies system studied comprises a predator –the Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus*– and two of its main prey species –the European rabbit *Oryctolagus cuniculus* and the red-legged partridge *Alectoris rufa*–, both of which are catalogued as small game species. All of chapters have either an ecological or conservation approach.*



Introducción general

i.i. Antecedentes y justificación

i.i.i. Interacciones ecológicas entre depredadores y presas

Difícilmente puede entenderse el funcionamiento actual y pasado de los ecosistemas sin la participación de la depredación. Los depredadores interactúan constantemente con infinidad de organismos y son capaces por ello, ya sea directa o indirectamente, de alterar las condiciones vigentes en el medio, especialmente en el contexto de las relaciones que mantienen con sus presas. Por definición, los depredadores cambian su entorno cada vez que capturan una presa, fenómeno que puede conducir –al menos potencialmente– a la modificación de aspectos tan relevantes para las especies presa como son sus comportamientos y dinámicas poblacionales (ver, revisiones en Sih *et al.*, 1985; Skogland, 1991; Newton, 1998; Macdonald *et al.*, 1999; Turchin, 2003; Valkama *et al.*, 2005). Además de esta presión directa, el simple riesgo a ser depredadas también puede inducir una respuesta en las presas (Lima & Dill, 1990; Sih, 1994; Kats & Dill, 1998; Lima, 1998). Al mismo tiempo, determinados caracteres intrínsecos o extrínsecamente asociados a las presas pueden causar distintos tipos de respuestas en los depredadores (Erlinge *et al.*, 1984), de modo que, en conjunto, existe una intensa interacción entre depredadores y presas cuyas consecuencias, no obstante, permanecen relativamente desconocidas en la actualidad.

El estudio de las interacciones entre depredadores y presas es, por tanto, fundamental para el entendimiento del mundo vivo en su conjunto. En una primera etapa, este estudio debe basarse en el conocimiento de cuestiones tan elementales como de qué se alimentan los depredadores, esto es, cuáles son sus presas y cuáles de ellas son consumidas con mayor asiduidad. Sin embargo, incluso este nivel de conocimiento esencial es, en contra de lo que pudiera parecer, insuficiente para muchas especies aún hoy día, a pesar de que el volumen de trabajos científicos sobre depredación publicados en las últimas décadas ha sido considerable (ver, por ej., revisiones en Newton, 1998; Macdonald *et al.*, 1999; Turchin, 2003).

A este respecto, es de destacar la existencia de un fuerte desequilibrio geográfico en el conocimiento científico de las relaciones entre depredadores y presas. Por un lado, los complejos procesos que ligan a unos y otros comienzan a ser relativamente bien conocidos en latitudes boreales, donde los sistemas naturales son extremadamente simples y las especies (vertebrados) de depredadores y presas son notablemente escasas (por ej., Keith *et al.*, 1977; Marcström *et al.*, 1988; Hanski *et al.*, 1991; Lindtrom *et al.*, 1994; Krebs *et al.*, 1995; Stenseth *et al.*, 1996; O'Donoghue *et al.*, 1997, 1998; Boveng *et al.*, 1998; Korpimäki & Norrdahl, 1998; Angerbjörn *et al.*, 1999; Nielsen, 1999; Korpimäki *et al.*, 2002; Gilg *et al.*, 2006). En el otro extremo, incluso los

aspectos más básicos son completamente desconocidos para muchas de las especies de vertebrados que viven en los trópicos, donde la complejidad natural en general y de depredadores y presas en particular es extraordinaria (Gaston, 2000; Cox & Moore, 2005). En una posición intermedia se encontrarían las zonas de clima templado, también intermedias en complejidad ecológica, donde la dieta de los depredadores está razonablemente estudiada pero la comprensión de aspectos ecológicos más complicados es muy limitada. A esta tosca separación geográfica hay que yuxtaponer la contrariedad de que en los países menos desarrollados, paradójicamente los que mantienen en promedio una mayor biodiversidad, existe un menor conocimiento del medio natural (Cox & Moore, 2005).

Las aproximaciones realizadas en los simples ecosistemas septentrionales tienen, por tanto, el principal inconveniente de que las conclusiones alcanzadas son difícilmente extrapolables a otros sistemas, en los que, como norma, entran en juego muchas más especies de depredadores y de presas, que, obviamente, interactúan de manera más difusa. Además, independientemente del área de estudio, muchos de los trabajos más complejos y, posiblemente, interesantes sobre depredación desarrollados hasta el momento se han centrado habitualmente en el estudio de conjuntos simples de un depredador y una presa (ver revisiones en Sith *et al.*, 1985; Skogland, 1991; Newton, 1998; Macdonald *et al.*, 1999; Valkama *et al.*, 2005), por lo que la influencia de variables externas (como otras especies de depredadores y presas) puede quedar enmascarada.

En consecuencia, en un escenario como éste es deseable incrementar el conocimiento de las interacciones ecológicas entre depredadores y presas, principalmente en medios de clima templado y tropical. Además, sería particularmente interesante trabajar con sistemas de estudio formados por más de dos especies interactuantes.

En este punto conviene mencionar que la deficiencia a nivel global en el conocimiento empírico de las interacciones depredador-presa no es casual, sino que encuentra su origen en diversos inconvenientes metodológicos y de finalidad. En primer lugar, la obtención de datos en este tipo de estudios es una labor que precisa un esfuerzo considerable, ya que a menudo se necesita controlar un alto número de variables que, a su vez, suelen demandar arduas campañas de muestreo (Newton, 1998; Valkama *et al.*, 2005). Este contratiempo se intensifica conforme el ecosistema se vuelve más complejo. A esto se suma la dificultad que normalmente encuentra esta clase de trabajos para ser publicada en las revistas científicas de mayor reconocimiento. En combinación, encontramos un entorno donde el balance entre esfuerzo de muestreo y "productividad científica" no es muy favorable, circunstancia que inclina a muchos científicos hacia otros campos curricularmente más fructuosos de la Biología.

No obstante, existen otro tipo de motivaciones que pueden acrecentar el interés por este tipo de investigaciones. Así, la extracción de conclusiones aplicables a la conservación de las especies puede convertirse en un propósito de primer orden a la hora de diseñar estudios sobre interacciones depredador-presa. Como ya se ha comentado, a la depredación se le ha atribuido con frecuencia la capacidad de reducir y/o influir en la dinámica poblacional de sus presas (ver referencias anteriormente citadas). Paralelamente, los depredadores vertebrados se han visto tradicionalmente enfrentados a determinados colectivos humanos al entrar en competencia con ellos por ciertos recursos compartidos (Moleón, 2007), siendo el paradigma aquí el colectivo cinegético, que percibe a los depredadores (en particular a las aves rapaces y los mamíferos carnívoros) como enemigos de sus intereses al achacarles –a menudo

infundadamente— la disminución de las poblaciones de las especies cazables (Villafuerte *et al.*, 1998; Kenward, 1999; Thirgood *et al.*, 2000b; Arroyo *et al.*, 2001; Whitfield *et al.*, 2003; Thirgood & Redpath, 2004; Virgós & Travaini, 2005; Valkama *et al.*, 2005; Moleón, 2007). En consecuencia, el estudio detallado del efecto de los depredadores sobre sus presas es un aspecto crucial en Biología de la Conservación. Y esta investigación debería tomar como marco el conjunto de conocimientos e hipótesis encuadrados dentro de la “Teoría de la depredación”.

i.i.i.i. Teoría de la depredación

Las teorías modernas sobre depredación tuvieron su origen hace ya dos siglos en los pioneros trabajos de Malthus (1798) y Verhulst (1838) sobre el crecimiento de las poblaciones naturales. Sus ideas fueron posteriormente ampliadas y perfeccionadas por las cruciales contribuciones de Lotka (1925) y Volterra (1931), que a su vez sentaron los principios para el desarrollo de modelos de interacción basados en la capacidad finita de los depredadores de capturar a sus presas (Solomon, 1949; Holling, 1959). Estos modelos, tal y como veremos más adelante, son el fundamento de los actuales estudios sobre interacciones depredador-presa.

En la práctica, quizá el aspecto más elemental de la depredación reside en conocer la dieta del depredador. Sin embargo, la dieta en sí misma explica poco acerca de la ecología de éste o sus preferencias alimenticias. Esto es así porque la elección del depredador es un proceso íntimamente relacionado con el contexto ecológico en el que se desenvuelve. Así, la dieta de un depredador (o un “forager”, en sentido amplio) es resultado de un proceso doble: por un lado, el uso de los parches de hábitat (“patch use”; MacArthur & Pianka, 1966; Charnov, 1976) y, por otro, la elección del tipo de alimento en sí (“diet choice”; Pulliam, 1974). Estos dos puntos, que engloban cuestiones tan diversas como la selección del hábitat por parte de las presas o la abundancia y dificultad de captura de éstas, conforman la *teoría del forrajeo óptimo* (Stephens & Krebs, 1986), que en esencia viene a decir que la elección de un depredador sobre qué comer o qué no comer se define por el balance más favorable entre la energía invertida en la búsqueda, captura y consumo de la presa y la energía aportada por la misma. Como resultado evidente, la amplitud del espectro trófico de un depredador será menor cuanto mayor sea la disponibilidad de su presa preferida (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977; Stephens & Krebs, 1986; Futuyma & Moreno, 1988).

Sin embargo, los efectos que estas decisiones del depredador causen en las poblaciones de sus presas pueden tener direcciones diametralmente opuestas y han generado desde hace varias décadas una pregunta clásica en Ecología: ¿regulan y limitan los depredadores a sus presas? o, ¿son capaces los depredadores de condicionar la distribución, abundancia y estructura poblacional de sus presas? Desde que Errington (1934; 1946; 1956; 1963) publicara sus trabajos a mediados del siglo pasado, esta cuestión ha desencadenado un intenso e incesante debate entre los que defienden que los depredadores sólo eliminan una porción “sobrante” de la población de la presa (postura *erringtoniana*; por ej., Jenkins *et al.*, 1963; 1964; Watson, 1964; Gasaway *et al.*, 1983; Thomson *et al.*, 1998) y los que sostienen que el efecto de la depredación puede resultar negativo para su presa (por ej., Stoddard, 1951; Krebs *et al.*, 1995; Marcström *et al.*, 1988; Tapper *et al.*, 1996; Korpimäki & Norrdahl, 1998; Thirgood *et al.*, 2000a, c). La visión *erringtoniana* supone, por un lado, que los depredadores extraen principalmente individuos enfermos, viejos, sin territorio propio o con alguna otra deficiencia respecto al resto, lo que les convierte en saneadores naturales; por otro, que la población de la presa tiene suficiente capacidad de

respuesta como para compensar rápidamente la pérdida de esos individuos. La visión contraria implica que la depredación, al menos bajo ciertas circunstancias, se produce sobre componentes fundamentales de la población, con lo que puede causar descensos poblacionales o impedir que, normalmente a niveles bajos de densidad, ésta se recupere.

Antes de proseguir, conviene asentar una serie de conceptos básicos relacionados con la teoría de la depredación, algunos de ellos ya insinuados. Para empezar, es importante aclarar la diferencia entre *regulación* y *limitación*, o *factores reguladores* y *factores limitantes*. Un factor regulador es aquel capaz de hacer que la densidad de una población vuelva al nivel de equilibrio (o capacidad de carga) tras una perturbación, en un proceso que normalmente es denso-dependiente, es decir, que su influencia varía de intensidad y dirección en función del nivel poblacional existente en un momento dado. Por su parte, un factor limitante es aquel que provoca que la densidad poblacional se mantenga por debajo de la capacidad de carga (Sinclair & Pech, 1996; Krebs, 2002). En ocasiones, la densidad de equilibrio adquiere un valor más bajo por la depredación, pero ésta sigue guardando la capacidad de regular la población de la presa (depredación limitante y reguladora simultáneamente). Por tanto, la depredación puede ser limitante de dos formas: dependiente (reguladora) e independiente (no reguladora) de la densidad.

La depredación también puede ser *compensatoria* o *aditiva*, términos que encajan bien con las visiones anteriormente citadas erringtoniana y opuesta, respectivamente. Es compensatoria cuando la mortalidad que produce no conlleva a un aumento neto en la mortalidad del conjunto de la población, sino que se ve compensada por la paralela disminución de las muertes producidas por otras causas. En cambio, es aditiva cuando la mortalidad que produce se ve reflejada en un aumento de las mismas dimensiones en la mortalidad neta (Krebs, 2002). En realidad, nunca el efecto de la depredación es totalmente compensatorio o aditivo, sino que, si bien puede acercarse en mayor o menor medida a uno de los dos extremos, es una mezcla de ambos componentes (Aebischer, 1991).

Por su parte, los depredadores pueden ser calificados de *especialistas* o *generalistas*, dependiendo, respectivamente, de si depredan principalmente sobre una especie o una clase de presa, o si lo hacen sobre un amplio abanico de tipos de presas (por ej., Erlinge *et al.*, 1984). Esta distinción, aunque útil, es demasiado arbitraria, y a menudo resulta difícil encuadrar a un depredador en alguno de estos dos grupos. Incluso una misma especie puede comportarse de una u otra forma en función de las características ambientales de cada sitio o del periodo del año (Korpimäki & Krebs, 1996). Además, un depredador puede estar especializado en una presa en concreto pero desarrollar una vida "normal" alimentándose de otras en caso de que dicha presa falte. Entonces se habla de *especialización facultativa* (Glasser, 1982).

Es necesario incidir en que la depredación es un fenómeno en el que intervienen numerosas variables, lo que, en ocasiones, hace que sea realmente difícil aislar las causas y relacionarlas con sus efectos. La depredación depende de factores intrínsecos a los depredadores y sus presas, como el carácter especialista o generalista del predador y la densidad y el comportamiento de unos y otros (por ej., Widén *et al.*, 1987; Ostfeld *et al.*, 1993; Krebs *et al.*, 1995; Stenseth *et al.*, 1996; Thirgood & Redpath, 1997; Thirgood *et al.*, 2000c; Mougeot *et al.*, 2003), aunque muchos otros factores extrínsecos (por ejemplo, la disponibilidad de alimento alternativo para los depredadores, la estructura del hábitat, el alimento de las presas o los parásitos) pueden jugar también papeles decisivos en el efecto final de la relación entre el

depredador y la presa (por ej., Krebs *et al.*, 1995; Hudson *et al.*, 1998; Newton, 1998; Thirgood *et al.*, 2000c; Kenward *et al.*, 2001; Redpath *et al.*, 2001).

Muchas teorías e hipótesis sobre el complejo fenómeno de la depredación, derivadas de la ya citada del forrajeo (Stephens & Krebs, 1986), intentan explicar los diversos patrones empíricos encontrados, aunque aquí sólo vamos a mencionar algunas de las que tienen aplicación en nuestras latitudes. Entre ellas, una de las más conocidas es la *hipótesis de las presas alternativas* (Angelstam *et al.*, 1984; 1985), que postula que un depredador cambia sus preferencias alimenticias hacia una presa secundaria cuando la principal se vuelve demasiado escasa, esto es, cuando su rentabilidad energética decae por debajo del umbral de rentabilidad de la otra presa.

Un interesante proceso relacionado en parte con la anterior hipótesis es la *hiperdepredación*, término inicialmente acuñado por Smith y Quin (1996) y consolidado más tarde por Courchamp *et al.* (2000). Si bien este proceso se aplicó en un principio a sistemas insulares, otros autores han ampliado posteriormente su significado, de modo que, en sentido amplio, hiperdepredación puede entenderse como un incremento en la tasa de depredación sobre una presa secundaria debido (a) a un aumento en la población del depredador causada por un aumento previo en la población de su principal presa o (b) a un descenso en la población de la presa principal (por ej., Roemer *et al.*, 2001; Kristan & Boarman, 2003; Whelan *et al.*, 2003; aunque ver definición alternativa en Sheppard *et al.*, 2005). Este último supuesto es el que estaría en consonancia con la hipótesis de las presas alternativas. Aunque a primera vista la hiperdepredación puede confundirse con el fenómeno de la *competencia aparente*, a diferencia de ella la hiperdepredación es un proceso unidireccional. Mientras que la competencia aparente conduce al decrecimiento poblacional de dos especies que no compiten por el mismo recurso pero comparten el mismo enemigo natural (Holt, 1977; 1984), la hiperdepredación sólo incide negativamente sobre una de las dos especies presa (Courchamp *et al.*, 2000). Este fenómeno tiene particular importancia en cuanto a la conservación de la biodiversidad, pues suele provocar importantes reducciones en la población de la especie presa hiperdepredada e, incluso, conducir a su extinción en ecosistemas genuinamente aislados como las islas oceánicas (Courchamp *et al.*, 2000; Roemer *et al.*, 2001; Kristan & Boarman, 2003; Whelan *et al.*, 2003).

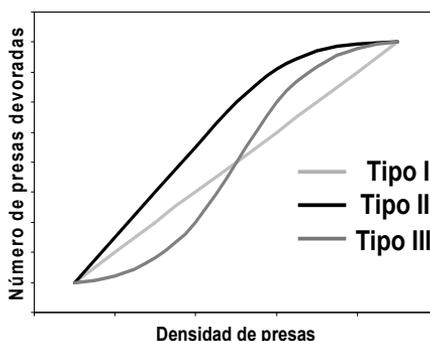
Llegados a este punto, emerge una cuestión clave: ¿qué cualidades tienen algunos depredadores que hacen que puedan controlar –limitar y/o regular– a sus presas? Un aspecto esencial al evaluar los efectos de la depredación es determinar las respuestas que los cambios en las densidades de las poblaciones de presas inducen sobre los depredadores. Los depredadores pueden responder de dos formas básicas: *funcional* y *numéricamente*, o bien pueden no mostrar respuesta alguna. La existencia o no de respuesta, así como su intensidad y tipo, son los responsables de conferir a la depredación un carácter directamente denso-dependiente (regulador), o bien inversamente denso-dependiente o denso-independiente (no regulador). Cada una de estas respuestas se describe a continuación.

i.i.i.i.i. Respuesta funcional

La respuesta funcional ofrece una visión sintética de la teoría del forrajeo óptimo, ya que indica cómo un depredador responde a cambios en la disponibilidad de sus presas a través del amplio abanico de comportamientos que conlleva el forrajeo (Abrams, 1982). Esta respuesta, descrita originalmente por Solomon (1949) y afianzada posteriormente por Holling (1959, 1965), refleja el modo en que la frecuencia de consumo se ve

modificada al cambiar la abundancia de la presa. Puede presentar tres variantes, las tipo I, II y III (Fig. i). En el tipo I, el número de presas capturadas aumenta linealmente conforme incrementa la densidad de la presa, en forma denso-dependiente. Este tipo sólo puede darse a niveles moderados de densidad, pues el apetito del depredador no es ilimitado. La tipo II (o convexa) es, en cierto modo, una prolongación de la anterior, más realista en términos biológicos. En ella, después de la fase de aumento lineal, aparece un efecto de saciación en el depredador, de manera que, por más que aumente la abundancia de presas, el incremento de la tasa de captura se va ralentizando, hasta encontrar un límite –asíntota– que no es capaz de superar. Ocurre una depredación inversamente dependiente de la densidad, donde la tasa de captura, respecto a la proporción de la población de presas, va disminuyendo progresivamente. Este tipo es típico de los depredadores especialistas. El último tipo, el III (o sigmoideal), es similar al anterior, pero, a densidades bajas de presa, el depredador la consume de manera directamente dependiente de la densidad, es decir, en estos niveles de abundancia, la proporción de presas capturadas por un depredador respecto a la población total crece conforme aumenta la densidad de la presa. Éste es propio de depredadores generalistas, los cuales, a bajas densidades de una presa determinada dedican especial atención a otras presas que, aunque *a priori* menos apetecibles, son ahora relativamente más abundantes o más fácilmente capturables.

Figura i.
Tipos de respuesta funcional que puede mostrar un depredador ante diferentes densidades de sus presas.



La respuesta funcional de un mismo depredador puede variar de unas presas a otras y entre distintas zonas, aun tratándose de una misma presa. En otros casos, no existe o no ha sido posible detectar ninguna respuesta por parte del depredador, incluso examinando la relación con su principal presa (ver una revisión en Moleón, 2007).

i.i.i.i.ii. Respuesta numérica

La respuesta numérica viene definida por un aumento en el número de depredadores (individuos totales, individuos territoriales o número de pollos) conforme crece la densidad de la presa. Esta respuesta está provocada por los cambios en natalidad, mortalidad y movimientos migratorios (inmigración y emigración) del depredador (por ej., Nielsen, 1999). Una respuesta numérica rápida (típica de depredadores generalistas) tiene generalmente un efecto estabilizador en la dinámica poblacional de la presa, mientras que una respuesta lenta (retardada, típica de especialistas) conduce a la desestabilización, generando, por ejemplo, algunos de los conocidos ciclos que

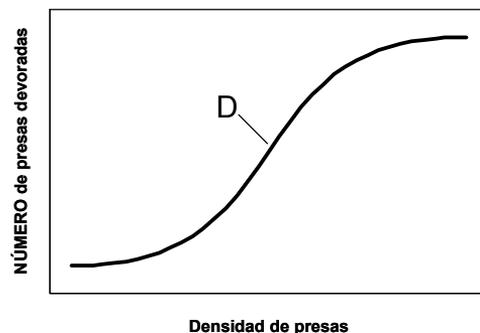
sufren muchas especies presa boreales (May, 1973; Hanski *et al.*, 1991; Turchin & Hanski, 1997; Hanski *et al.*, 2001; Turchin, 2003).

Al igual que ocurría con la respuesta funcional, hay estudios en los que se ha detectado respuesta numérica del depredador respecto a cambios en las densidades de sus presas y otros en los que no (ver una revisión en Moleón, 2007). Estos últimos casos se refieren habitualmente a especies con escasa capacidad reproductiva y de movimiento (especies territoriales).

i.i.i.i.iii. Respuesta total

Si combinamos las dos clases de respuesta anteriores obtenemos un tercer tipo, la denominada respuesta total, que expresa el consumo global del conjunto de la población de depredadores en función de la abundancia de sus presas. Esta respuesta es la realmente útil como indicadora del papel regulador de los depredadores (Sinclair *et al.*, 1990; Pech *et al.*, 1992; Messier, 1995). En otras palabras, la respuesta total puede ayudarnos a averiguar dónde se sitúa la frontera entre regulación y no regulación. Su representación resulta esclarecedora, pues, dependiendo de si la proporción de presas consumidas es directa o inversamente dependiente de la densidad de la presa, establece cuál es la densidad de presas requerida para que las poblaciones de éstas se puedan ver potencialmente reguladas o no por la acción de los depredadores. En el caso de que sólo exista densodependencia inversa, no hay posibilidad de regulación. En cambio, es posible que a bajas densidades de presa se dé una depredación densodependiente, en cuyo caso sí podría haber regulación (Fig. ii). El punto de inflexión de la curva (punto "D") es clave al respecto: a valores inferiores de densidad de presa, la población estaría potencialmente sometida a procesos reguladores por parte del depredador, mientras que, por el contrario, densidades superiores de la presa supondrían la desaparición de la depredación como factor regulador. Dicho de otro modo, la respuesta del depredador a bajas densidades de presa sería directamente dependiente de la densidad de ésta (regulación), mientras que, a mayor abundancia de presa, la respuesta sería inversamente densodependiente (no regulación). Por encima del punto D, la depredación eliminaría sólo aquellos individuos-presa que de todos modos morirían, independientemente de que se diera o no el fenómeno depredatorio, lo que coincide con la postura erringtoniana (vemos cómo esta idea y el concepto de depredación compensatoria están íntimamente ligados). Sencillamente, los depredadores ejercerían su actividad sobre aquellos individuos "sobrantes", esto es, tal y como lo expresa Krebs (1986), los depredadores se alimentarían del exceso de presa predestinado a morir por otras causas. El comportamiento territorial condicionaría una densidad fija de las presas, de forma que los ejemplares sin posibilidad de ocupar un territorio estarían condenados a perecer, ya sea por depredación, enfermedad o falta de alimento y cobijo.

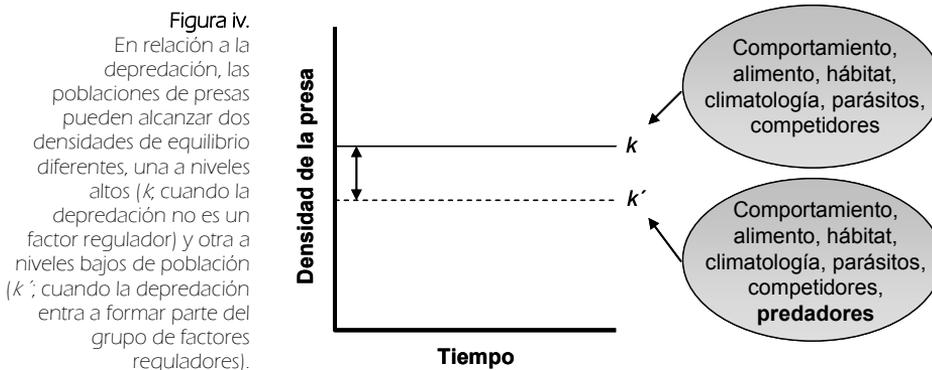
Figura ii.
Respuesta total en relación al número de presas consumidas, con densodependencia a baja densidad de presas (por debajo de D). El valor D indica el punto de inflexión de la curva sigmoidea. A densidades de presas inferiores a D, los depredadores pueden regularlas; a densidades superiores, los depredadores son incapaces de regular las poblaciones de sus presas.



Cuando, en lugar del número, representamos la proporción de presas devoradas respecto al total de la población de presas (Fig. iii) se observa de forma más clara (Trexler *et al.*, 1988) que la depredación ejerce menor influencia conforme aumenta la densidad de la presa, a partir de D . Esto es siempre así, haya o no denso-dependencia directa durante los valores mínimos de densidad de presa.



Como resultado, las poblaciones de presas pueden alcanzar dos puntos de equilibrio diferentes, uno a baja densidad (cuando la depredación es reguladora, es decir, directamente denso-dependiente) y otro a alta densidad (cuando la depredación es no reguladora, esto es, inversamente denso-dependiente o denso-independiente). En este último, la presa estaría regulada por otros factores (Fig. iv; Sinclair, 1989; Newton, 1998).



A consecuencia de ambos tipos de respuesta (funcional y numérica), las aproximaciones teóricas indican que los depredadores generalistas tienden a estabilizar las fluctuaciones en la dinámica de poblaciones de sus presas, mientras que los especialistas tienden a producir desestabilizaciones en la dinámica poblacional, siendo capaces entonces de, por ejemplo, crear y dirigir los ciclos mencionados en el apartado de respuesta numérica (por ej., Hanski *et al.*, 1991; Turchin & Hanski, 1997). Las bases teóricas para la creación de estos ciclos y para explicar la tendencia –íntimamente dependiente de la respuesta total– estabilizadora de los depredadores generalistas y desestabilizadora de los especialistas pueden revisarse en Turchin (2003), donde se exploran de manera profusa los diferentes modelos depredador-presa existentes hasta la fecha.

Finalmente, una densidad de presas inferior a D , no implica necesariamente que los depredadores regulen o estabilicen su abundancia. Lo único que indica es que, en esas condiciones, la depredación tiene el potencial de regular. Otros factores pueden ejercer una acción reguladora mucho mayor que la depredación y enmascarar el efecto de ésta (también podrían magnificarlo; Newton, 1998). Por ejemplo, una alta capacidad reproductora en la presa puede determinar que alcance altas densidades partiendo de escasos efectivos, escapando así al efecto regulador de la depredación.

i.i.ii. Sistema natural estudiado

En esta tesis doctoral se analizan diversos aspectos biológicos y ecológicos vinculados a un sistema depredador-presa múltiple en un medio de clima templado. Para ello, se seleccionó un sistema de estudio típico de la región mediterránea europea, integrado en esencia por las tres siguientes especies: un depredador, el águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*), y dos de sus principales presas, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) y la perdiz roja (*Alectoris rufa*), consideradas ambas especies cinegéticas. Los diferentes capítulos se discuten fundamentalmente en el marco ecológico y se aplican, en la medida de lo posible, al contexto de la Biología de la Conservación.

i.i.ii.i. El águila perdicera

El águila perdicera es un ave rapaz territorial no migradora de mediano-gran tamaño (del Hoyo *et al.*, 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001) incluida en el grupo de las especies "estrategas de la k " (Krebs, 1986), ya que se caracteriza por una larga vida (hasta 21 años en cautividad), una edad de madurez sexual tardía (unos 2-4 años en hembras y 3-5 años en machos) y una baja tasa de fecundidad (usualmente 1-2 pollos por pareja y año; Cramp & Simmons, 1980; Real, 2004). Muestra una distribución geográfica irregular a lo largo del sureste asiático, el subcontinente Indio, el Medio Este y la costa mediterránea (del Hoyo *et al.*, 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001). La población mediterránea consta de unas 2000 parejas, la mitad de las cuales aparecen en la parte europea (Real, 2004; del Moral, 2006). El grueso de la población continental se encuentra en el extremo occidental (Portugal, España y sur de Francia), si bien el país que alberga un mayor número de parejas es España, con aproximadamente el 75% de los efectivos totales de Europa (733-768 parejas reproductoras; del Moral, 2006). Al igual que en España (Madroño *et al.*, 2004), la población europea está clasificada "En Peligro" (Tucker & Heath, 1994), debido fundamentalmente al declive sufrido en las décadas de 1970, 1980 y principios de 1990 (Tucker & Heath, 1994; Real *et al.*, 1996). La persecución directa, principalmente por parte de cazadores y colombicultores, y la mortalidad provocada por líneas de conducción eléctrica parecen haber sido las causas más probables de esta tendencia negativa (Arroyo *et al.*, 1995; Real *et al.*, 2001; Carrete *et al.*, 2002; Real, 2004).

Dentro de la biología del águila perdicera, la alimentación es uno de los aspectos mejor conocidos, siendo sus principales presas los lagomorfos (especialmente el conejo), galliformes (particularmente las perdices) y otras aves de similar tamaño, como las palomas (del Hoyo *et al.*, 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001). De hecho, este águila es una de las rapaces diurnas cuya dieta ha sido más profusamente estudiada, existiendo un gran número de trabajos, principalmente efectuados en Europa, que abordan este apartado de su historia natural (por ej., Cheylan, 1977; Jordano, 1981; Palma *et al.*, 1984; Fernández & Insausti, 1986; Real, 1987; Salvo, 1988; Simeon &

Wilhelm, 1988; Rico *et al.*, 1990; Real, 1991; Gil-Sánchez *et al.*, 1994; Leiva *et al.*, 1994; Martínez *et al.*, 1994; Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2000; 2004; Iezekiél *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2006). Sin embargo, las anteriores aproximaciones han sido efectuadas en su mayoría a escala local, en una serie temporal corta (aunque ver Real, 1987; Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2006) y se limitan meramente a describir el espectro trófico (aunque ver Gil-Sánchez, 1998, 2000; Ontiveros & Pleguezuelos, 2000; Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Ontiveros *et al.*, 2005; Palma *et al.*, 2006). Además, los estudios de dieta en esta especie se han llevado a cabo fundamentalmente en época reproductora (ver referencias arriba mencionadas). Sólo unos pocos trabajos afrontan el periodo no reproductor (Francia: Cheylan, 1977; Simeon & Wilhelm, 1988; Chipre: Iezekiél *et al.*, 2004), pero estos estudios fueron efectuados usando metodologías heterogéneas (Cheylan, 1977; Simeon & Wilhelm, 1988), o bien se centran en poblaciones no continentales (Iezekiél *et al.*, 2004).

Con anterioridad a su reclutamiento a la población reproductora, las águilas perdiceras jóvenes atraviesan una etapa denominada dispersión natal (Newton, Greenwood & Harvey 1982, Clobert *et al.* 2001). El conocimiento de la biología de esta especie durante esta etapa, que normalmente dura varios años (hasta alcanzar la madurez sexual), es bastante escaso, de modo que, por ejemplo, la información sobre los hábitos alimenticios de las jóvenes águilas es completamente inexistente.

Por tanto, la información acerca de la ecología trófica de esta especie es, aunque a primera vista abundante, bastante limitada. En particular, no se posee una visión amplia (tanto espacial como temporalmente) y unificadora de la dieta en época reproductora, y el conocimiento de la dieta en fases tan importantes de la vida de esta rapaz como la época no reproductora o la etapa dispersiva es práctica o totalmente ausente. También se desconoce en gran medida la influencia que ejerce la abundancia de las especies presa en la dieta –y, por consiguiente, en otras muchas facetas de la historia de vida– del águila perdicera o, de manera recíproca, los efectos que el águila puede acarrear sobre las poblaciones de aquellas, aspectos relevantes no sólo ecológicamente, sino también en cuanto a la conservación tanto del depredador como de sus presas.

i.i.ii.ii. El conejo y sus enfermedades infecciosas

El conejo es un mamífero de pequeño-mediano tamaño (poco más de 1000g de media en *O. c. algirus*, en el centro y sur de la Península Ibérica, y cerca de 1500g en *O. c. cuniculus*, en el resto de su área de distribución; Rogers, 1979; Soriguer, 1980) originario de la Península Ibérica, aunque en la actualidad ha ampliado enormemente su distribución en un proceso facilitado esencialmente por el hombre (Thompson & King, 1989; Angulo & Cooke, 2002; Villafuerte, 2002). El periodo de actividad del conejo es principalmente crepuscular, aunque varía según el lugar, la época del año y la edad del individuo (Villafuerte *et al.*, 1993; Blanco, 1998). El hábitat preferido lo constituyen los ecotonos entre el matorral y bosque mediterráneos y los pastizales, ya sean naturales o cultivados, y siempre que se encuentren en áreas de suaves pendientes y sobre suelo blando fácilmente excavable (Fa *et al.*, 1999; Calvete *et al.*, 2004). Los conejos viven en grupos estables que comparten una o varias madrigueras y que defienden un territorio común. Al inicio de la época reproductora, el tamaño de estos grupos oscila entre 2 y 20 ejemplares. La reproducción se da fundamentalmente entre octubre y junio, con máximos entre febrero y abril. Cada hembra puede parir 3-5 camadas cada año, que constan de una media de 3-4 gazapos cada una (Blanco, 1998). Por tanto, se comporta como una típica especie “estratega de la r”, cuyo balance demográfico se basa en el éxito reproductor (Krebs, 1986).

En el sur de España, la sex ratio está desviada a favor de las hembras, lo que parece ser explicado por la mayor vulnerabilidad de los machos ante los depredadores al pasar más tiempo que las hembras fuera de los refugios (Soriguer, 1981). En este punto cabe destacar el importantísimo papel que juega el conejo en el funcionamiento de los ecosistemas mediterráneos de la Península Ibérica. Numerosas especies de aves rapaces y mamíferos carnívoros basan su alimentación en esta presa (Delibes & Hiraldo, 1981; Moleón, 2007), hasta tal punto que parece haber sido una de las principales causas de la especiación de los dos depredadores más genuinamente peninsulares, el águila imperial y el lince ibérico (Ferrer & Negro, 2004).

La densidad de población sufre importantes oscilaciones estacionales, de modo que los máximos se dan a finales de la primavera, en los meses de mayo y junio, después del pico reproductor. Los mínimos se producen a finales de verano, y es en la segunda mitad del otoño cuando las poblaciones comienzan a recuperarse (Soriguer, 1981; Villafuerte *et al.*, 1997; Gil-Sánchez *et al.*, 1999; Calzada, 2000; Mínguez *et al.*, 2001; Palomares, 2001). No obstante, en las últimas décadas la dinámica poblacional del conejo se ha visto enormemente influenciada por la irrupción de dos enfermedades introducidas y/o favorecidas por el hombre. En primer lugar, a comienzos de la década de 1950 la mixomatosis provocó grandes mortandades que redujeron en pocos años la población silvestre en un 80-90% (Blanco, 1998; Fenner & Fantini, 1999). Desde entonces, la mixomatosis actúa cada año incrementando la tasa de mortalidad postreproductora, aunque cada vez con una menor virulencia. Por otro lado, entre 1988 y 1991 surgieron en Europa epidemias de neumonía hemorrágica vírica del conejo (NHV; Fa *et al.*, 1999; Fenner & Fantini, 1999; Calvete, 2006; Virgós *et al.*, en prensa), que también provocaron acusados descensos poblacionales (50-80%; Ceballos, 1991; Fenner & Fantini, 1999; Angulo & Cooke, 2002; Virgós *et al.*, en prensa) y que se muestran con mayor virulencia entre finales de invierno y la primavera. En conjunto, ambas enfermedades han reducido los niveles poblacionales de conejo en la Península Ibérica aproximadamente a un 10% respecto a la densidad precedente (Ceballos, 1991; Blanco, 1998; Fenner & Fantini, 1999; Angulo & Cooke, 2002), circunstancia que ha inducido la reciente inclusión de esta especie en la Lista Roja de los Mamíferos de España (categoría VU A2abde; Sociedad Española de Conservación y Estudio de los Mamíferos, en prep.). En general, la NHV ha provocado la extinción de las poblaciones de baja densidad de conejos, mientras que en las de alta densidad sus efectos han sido apenas perceptibles; el patrón de incidencia en poblaciones de densidades intermedias es muy variable (Calvete, 2006). Al contrario que la mixomatosis, la NHV provoca la muerte casi instantánea de los individuos infectados.

Por haber incrementado rápidamente tanto su prevalencia como su rango geográfico de afección, ambas enfermedades pueden ser incluidas dentro del grupo de las “enfermedades infecciosas emergentes” (EIEs; Morse, 1995), causantes de una gran preocupación entorno a la conservación de muchas especies de fauna (Daszak *et al.*, 1999; 2000; Williams *et al.*, 2002; Hawkins *et al.*, 2006) y flora silvestres (Anderson *et al.*, 2004) en todo el mundo. En lugares como la Península Ibérica, estas enfermedades pueden acarrear nefastas consecuencias no sólo para la especie que las sufre de manera directa, el conejo, sino también de forma colateral para sus depredadores a través de dos vías. Por un lado, tal y como se ha comentado anteriormente, muchos de ellos encuentran a esta especie particularmente apetecible. Por otro, las EIEs del conejo pueden, al inducir una disminución sustancial del recurso compartido, generar indirectamente una intensificación de la persecución a la que los depredadores se ven sometidos por parte del colectivo cinegético (Villafuerte *et al.*, 1998). Pero también estas enfermedades podrían acarrear efectos sobre otras especies presa diferentes al conejo

por medio del fenómeno de la hiperdepredación (por ej., Courchamp *et al.*, 2000), efectos que permanecen particularmente desconocidos (Tella & Mañosa, 1993).

i.i.ii.iii. La perdiz roja

La perdiz roja es un ave galliforme con un peso de 480-547g en machos y 391-514g en hembras cuya distribución se restringe a Europa occidental (del Hoyo *et al.*, 1994). Las mayores densidades se alcanzan en medios abiertos y agrícolas con una estructura en mosaico (Lucio & Purroy, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994). El ciclo vital de esta especie, que, al igual que el conejo, se comporta como una "estratega de la r" (Krebs, 1986), puede dividirse en tres etapas definidas por la territorialidad y el gregarismo: (a) parejas reproductoras, (b) grupos familiares y (c) grupos plurifamiliares o invernales (Arias de Reyna, 1975). En el sur de España, la formación de parejas reproductoras comienza a finales de enero y principios de febrero. Es una especie normalmente monógama, aunque ocasionalmente bigama (del Hoyo *et al.*, 1994). La única puesta que se realiza al año, consistente en una media de 12 huevos en un nido sobre el suelo o a poca altura del mismo (Rands, 1988; Ricci *et al.*, 1990; Duarte & Vargas, en prensa), comienza en marzo. En abril nacen los primeros pollos, que son nidífugos y muy precoces. Éstos, junto a los padres, conforman los grupos familiares, momento en el cual se amplía el terreno hasta entonces exclusivamente regentado por los padres. A finales de septiembre, los dominios vitales de estos grupos familiares se relajan y se solapan con los de otros grupos, formando así los grupos invernales, que se mantienen hasta que se comienzan a definir en su seno las parejas reproductoras de la siguiente temporada de cría (Arias de Reyna, 1975).

El patrón de máximos y mínimos poblacionales de la perdiz se sitúa, en general para el sur de España, entre finales de verano y otoño y en los meses de febrero-abril, respectivamente (Braza *et al.*, 1985; Duarte & Vargas, 2001; Mínguez *et al.*, 2001), aunque el pico de máximos se adelanta conforme se asciende en latitud (Cheylan, 1977). La perdiz también entra a formar parte de la dieta de multitud de depredadores ibéricos, aunque en menor medida que el conejo (Calderón, 1977; Moleón, 2007). En las últimas décadas parece haber acontecido una tendencia regresiva en la población ibérica de perdiz roja (Martí & del Moral, 2003), circunstancia que podría tener su origen en diversos factores entre los que destacarían la sobreexplotación cinegética, los propios depredadores, la pérdida y degradación del hábitat y el uso descontrolado de sustancias fitosanitarias (Martí & del Moral, 2003), tal y como se ha descrito para esta perdiz y la pardilla en otras zonas del continente europeo (Potts, 1980; Tapper *et al.*, 1982; Green, 1984; Rands, 1985, 1986; Bernard-Laurent, 1989). Esta situación ha contribuido a fomentar el cada vez más frecuente uso en la gestión cinegética de repoblaciones con aves de granja, lo que ha conllevado problemas adicionales sobre la población silvestre de perdiz (por ej., contaminación genética; Martí & del Moral, 2003).

i.ii. Objetivos y estructura de la tesis

Los objetivos generales de esta tesis doctoral son, de un lado, organizar e incrementar el conocimiento sobre la ecología trófica del águila perdicera en Europa occidental y, de otro, profundizar en las interacciones ecológicas que caracterizan la relación existente entre este depredador y dos de sus principales presas, el conejo y la perdiz roja. Atendiendo al primer objetivo general, en un principio se realizó una revisión de la dieta del águila en época reproductora a una escala espacio-temporal amplia, para después

evaluar la influencia de la súbita irrupción de una enfermedad infecciosa sobre su principal presa (Capítulo 1). A continuación se estudió la dieta de los adultos en época no reproductora en España (Capítulo 2) y la de los jóvenes en un área de dispersión tipo del sur del país (Capítulo 3). Estos tres capítulos conformarían un primer bloque funcional de la tesis que actuó como punto de partida a la hora establecer diversas hipótesis en la siguiente sección. En el Capítulo 4 se realiza una primera aproximación al impacto de depredación (potencial limitante) del águila perdicera sobre las poblaciones de conejo y perdiz, mientras que en el 5 se analiza la forma en que el águila responde a cambios en la densidad de sus presas (potencial regulador). En el Capítulo 6 se describe cómo un factor limitante –la NHV– propio de una especie presa –el conejo– es capaz de moldear la dinámica de otra presa –la perdiz– a través de la acción de los depredadores –entre otros, el águila perdicera–. Como resultado, a la finalización de la tesis estaremos en disposición, entre otras cosas, de arrojar algo de luz al siempre controvertido debate de si los depredadores constituyen o no fuerzas importantes en el modelado de las dinámicas poblaciones de sus presas.

Todos los capítulos fueron diseñados, por tanto, según un hilo conductor común, de modo que se comienza por describir los aspectos más elementales de las relaciones depredador-presa y se finaliza con la exploración de procesos ecológicos más complejos.

Facilitar la propagación y evolución del conocimiento científico (el fin último de cualquier investigación científica) es el argumento fundamental que justifica la organización propuesta en la presente tesis. En consecuencia, publicar los principales resultados y conclusiones de cada apartado como artículos independientes en revistas de carácter científico constituyó una prioridad desde el principio. Para ello, cada uno de los capítulos se estructuró en general siguiendo las secciones que definen la fisonomía convencionalmente aceptada para una publicación científica: “introducción”, “material y métodos”, “resultados” y “discusión”, lo que los hace plenamente autónomos en su entendimiento. Los capítulos finalizan con un listado de las referencias bibliográficas citadas en el texto. El objeto de presentar la bibliografía individualmente para cada capítulo –a pesar de que en ocasiones puedan repetirse citas en diferentes capítulos– es el de favorecer la lectura de cada uno por separado. Igualmente, para facilitar la comprensión, cada capítulo comienza con un resumen donde se exponen los principales objetivos, métodos, resultados y conclusiones del mismo, acompañado de una selección clave de las figuras más ilustrativas.

Los epígrafes y objetivos particulares de cada capítulo son enumerados a continuación:

Capítulo 1: Cambios espacio-temporales a gran escala en la dieta del águila perdicera: influencia de la NHV del conejo

Objetivos:

1. Recopilar la información existente (publicada e inédita) en Europa occidental sobre la dieta del águila perdicera en época reproductora en las últimas cuatro décadas.
2. Describir patrones geográficos a gran escala en los hábitos alimenticios del águila perdicera.

3. Analizar los cambios a gran escala en la dieta del águila a lo largo de un amplio periodo de tiempo en relación a la reducción en la disponibilidad de una de sus principales presas, el conejo, causada por una enfermedad infecciosa emergente (EIE), la neumonía hemorrágica vírica (NHV).
4. Discutir los efectos potenciales en depredadores y ecosistemas de las EIEs que afectan a las presas.

Capítulo 2: Ecología trófica de las águilas perdiceras territoriales en España durante el periodo no reproductor

Objetivos:

1. Ofrecer los primeros datos (utilizando una metodología homogénea) para Europa continental sobre la dieta del águila perdicera en época no reproductora.
2. Testar varias hipótesis sobre las preferencias alimenticias del águila perdicera a través del análisis de las variaciones estacionales en la dieta y discutir las implicaciones que de ellas puedan derivarse para la conservación de la especie.

Capítulo 3: Dieta de las águilas perdiceras jóvenes en áreas de asentamiento temporal del sur de España

Objetivos:

1. Aportar los primeros datos sobre la dieta de las águilas perdiceras jóvenes en áreas de dispersión.
2. Analizar las variaciones en la dieta asociadas a la edad y discutir los resultados en relación a las preferencias tróficas y la conservación de las águilas perdiceras.

Capítulo 4: Impacto de depredación del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz

Objetivos:

1. Determinar el impacto de depredación (“tasa de captura” y “tasa de depredación”) del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz roja en dos épocas (las reproductora y no reproductora del águila) y a dos escalas (población reproductora total del águila y territorios individuales).
2. Discutir los resultados en el contexto de la teoría de la depredación (limitación de poblaciones) y el conflicto existente entre el colectivo cinagético y los depredadores.

Capítulo 5: Respuestas funcional y numérica del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz

Objetivos:

1. Explorar las respuestas funcional y numérica de un depredador territorial (águila perdicera) en periodo reproductor hacia sus dos presas principales (conejo y perdiz) en un área genuinamente mediterránea del sur de España (provincia de Granada).
2. Discutir los resultados en el contexto de la teoría de la depredación (regulación de poblaciones) y la conservación de los depredadores y sus presas.

Capítulo 6: Hiperdepredación a gran escala sobre la perdiz mediada por una enfermedad infecciosa emergente del conejo

Objetivos:

1. Investigar los efectos de una EIE (NHV) propia de una especie presa (conejo) sobre las tendencias poblacionales de ésta y otra especie presa diferente (perdiz).
2. Elucidar si la depredación (“hiperdepredación”) puede, a gran escala, actuar como nexo de unión entre las dinámicas poblacionales de dos especies presa no relacionadas entre sí de manera directa.
3. Mostrar cómo las EIEs pueden acarrear consecuencias negativas no sólo a las especies a las que afectan directamente, sino a nivel ecosistémico.

La tesis concluye con un apartado donde se sintetizan las principales conclusiones alcanzadas durante este estudio, que relacionan y respaldan definitivamente la organización propuesta.

i.iii. Bibliografía

- Abrams, P.A. 1982. Functional responses of optimal foragers. *Am. Nat.*, 120: 382-390.
- Aebischer, N. 1991. Sustainable yields: gamebirds as a harvestable resource. *Gibier Faune Sauvage*, 8: 335-351.
- Anderson, P.K., Cunningham, A.A., Patel, N.G., Morales, F.J., Epstein, P.R., Daszak, P. 2004. Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 535-544.
- Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1984. Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia*, 62: 199-208.
- Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals of Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarct. Ecol.*, 8: 285-298.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Erlinge, S. 1999. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *J. Animal Ecol.*, 68: 34-49.

- Angulo E., Cooke B. 2002. First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit. *Mol. Ecol.*, 11: 2703-2709.
- Arias de Reyna, L. 1975. Ciclo anual de la territorialidad en la perdiz roja (*Alectoris rufa*) de Doñana (Aves: Phasianidae). *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 7: 57-67.
- Arroyo B., Ferreiro E., Garza V. 1995. *El águila perdicera (Hieraetus fasciatus) en España. Censo, reproducción y conservación*. ICONA. Madrid.
- Arroyo, B., Redpath, S., Viñuela, J. 2001. Reconciling bird hunting and biodiversity. *Abstracts in the Raptor Research Foundation Annual Meeting*, Winnipeg, Manitoba, Canada.
- Bernard-Laurent, A. 1989. Importance de la prédation sur une population de perdrix rochassières (*Alectoris graeca saxatilis* x *Alectoris rufa rufa*) des Alpes meridionales. *Gibier Faune Sauvage*, 6: 361-382.
- Blanco, J.C. 1998. *Mamíferos de España. Vol. II. Cetáceos, Artiodáctilos, Roedores y Lagomorfos de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. Editorial Planeta S.A. Barcelona.
- Boveng, P.L., Hiruki, L.M., Schwartz, M.K., Bengtson, J.L. 1998. Population growth of Antarctic fur seals: limitation by a top predator, the leopard seal? *Ecology*, 79: 2863-2877.
- Braza, F., Álvarez, F., Pintos, R. 1985. Gregarismo en la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en Doñana. *Ardeola*, 32: 39-47.
- Calderón, J. 1977. El papel de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibéricos. *Doñana, Acta Vert.*, 4: 61-126.
- Calvete, C. 2006. Modeling the effect of population dynamics on the impact of rabbit haemorrhagic disease. *Conserv. Biol.*, 20: 1232-1241.
- Calvete, C., Estrada, R., Angulo, E., Cabezas-Ruiz, S. 2004. Habitat factors related to wild rabbit conservation in an agricultural landscape. *Landscape Ecol.*, 19: 533-544.
- Calzada, J. 2000. *Impacto de depredación y selección de presa del linco ibérico y el zorro sobre el conejo*. Tesis doctoral. Universidad de León. León.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Calvo, J.F. 2002. Factors influencing the decline of a Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus* population in southeastern Spain: demography, habitat or competition? *Biodivers. Conserv.*, 11: 975-985.
- Ceballos, O. 1991. *Repercusión de la Parvovirus sobre las poblaciones del Conejo de campo Oryctolagus cuniculus en Navarra*. Informe técnico. Servicio de Medio Ambiente, Gobierno de Navarra.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging and the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 9: 129-136.
- Cheyjan, G. 1977. La place trophique de l'Aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* dans les biocenosis méditerranéas. *Alauda*, 45: 1-15.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhont, A.A., Nichols, J. (eds) 2001. *Dispersal - Causes, Consequences and Mechanisms of Dispersal at the Individual, Population and Community Level*. Oxford University Press. Oxford
- Courchamp, F., Langlais, M., Sugihara, G. 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *J. Animal Ecol.*, 69:154-164.
- Cox, C.B., Moore, P.D. 2005. *Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing. Orford.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe and the Middle East and North Africa*. Oxford University Press. Oxford.
- Daszak, P., Hyatt, A.D., Berger, L., Speare, R., Green, D.E., Cunningham, A.A. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerg. infect. Dis.*, 5: 735-748.
- Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife - threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443-449.
- del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J. (eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions. Barcelona.
- del Moral, J.C. (ed.) 2006. *El águila perdicera en España. Población en 2005 y método de censo*. SEO/Birdlife. Madrid.
- Delibes, M. 1980. El linco ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. *Doñana, Acta Vert.*, 7: 1-128.

- Delibes, M., Hiraldo, F. 1981. *The rabbit as prey in the Mediterranean Ecosystem*. Pp. 600-613. En: Myers, K., McInnes, C.D. (eds.): *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph, Ontario.
- Duarte, J., Vargas, J.M. 2001. Survey methods for red-legged partridge (*Alectoris rufa*) in olive groves in Southern Spain. *Game and Wildlife Science*, 18: 141-156.
- Duarte, J., Vargas, J.M. (en prensa). Nesting of the red-legged partridge (*Alectoris rufa*) upon olive tree trunks in southern Spain. *Alauda*.
- Erlinge, S., Göransson, G., Högstedt, G., Jansson, G., Liberg, O., Loman, J., Nilsson, I.N., von Schantz, T., Sylvén, M. 1984. Can vertebrate predators regulate their prey? *Am. Nat.*, 123: 125-133.
- Errington, P.L. 1934. Vulnerability of Bobwhite populations to predation. *Ecology*, 15: 110-127.
- Errington, P.L. 1946. Predation and vertebrate populations. *Q. Rev. Biol.*, 21: 221-245.
- Errington, P.L. 1956. Factors limiting higher vertebrate populations. *Science*, 124: 304-307.
- Errington, P.L. 1963. The phenomenon of predation. *Am. Scientist*, 51: 180-192.
- Fa, J.E., Sharples, C.M., Bell, D.J. 1999. Habitat correlates of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) distribution after the spread of RVHD in Cádiz province, Spain. *J. Zool.*, 249: 83-96.
- Fenner, F., Fantini, B. 1999. *Biological Control of Vertebrate Pests. The History of Mixomatosis – an Experiment in Evolution*. CABI Publishing, Wallingford.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. 2001. *Rapaces del Mundo*. Barcelona. Omega.
- Fernández, C., Insausti, J.A. 1986. Comparación entre la biología del águila real (*Aquila chrysaetos* L.) y el águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus* Vieill.) en Navarra. Proc. V Congres. Int. *Rapinas Mediterráneas*, 1: 1-27.
- Ferrer, M., Negro, J.J. 2004. The near extinction of two large European predators: super specialists pay a price. *Conserv. Biol.*, 18: 344-349.
- Futuyma, D.G., Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialisation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 19: 207-233.
- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Davies, J.L., Shepherd, P.E.K., Burris, O.E., 1983. Interrelationships of wolves, prey and man in interior Alaska. *Wildlife Monogr.*, 84: 1-50.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., Hanski, I. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, 113: 193-216.
- Gil-Sánchez J.M. 1998. Selección de presa por el Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante el periodo de nidificación en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 45: 151-160.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G. 1994. Parámetros reproductivos y alimentación del Águila Real (*Aquila chrysaetos*) y del Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Aegyptus*, 12: 47-51.
- Gil-Sánchez, J.M., Valenzuela, G., Sánchez, J.F. 1999. Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriol.*, 44: 421-428.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G., Moleón, M. 2000. Demografía y alimentación del Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Ardeola*, 47: 69-75.
- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Glasser, J.W. 1982. A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists. *Am. Nat.*, 119: 250-262.
- Green, R.E. 1984. The feeding ecology and survival of partridge chicks (*Alectoris rufa* and *Perdix perdix*) on arable farmland in east Anglia. *J. Applied Ecol.*, 21: 817-830.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 1-21.

- Hanski, I., Hansson, L., Henttonen, H. 1991. Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle. *J. Animal Ecol.*, 60: 353-367.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L., Turchin, P. 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, 82: 1505-1520.
- Hawkins, C.E., Baars, C., Hesterman, H., Hocking, G.J., Jones, M.E., Lazenby, B., Mann, D., Mooney, N., Pemberton, D., Pyecroft, S., Restani, M., Wiersma, J. 2006. Emerging disease and population decline of an island endemic, the Tasmanian devil *Sarcophilus harrisii*. *Biol. Conserv.*, 131: 307-324.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.*, 91: 292-320.
- Holling, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Entomol. Soc. Can. Mem.*, 45: 1-60.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.*, 12: 197-229.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species. *Am. Nat.*, 124: 377-406.
- Hudson, P.J., Dobson, A.P., Mewborn, D. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, 282: 2256-2258.
- Iezekiel, S., Bakaloudis, D.E., Vlachos, C.G. 2004. The diet of the Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus*, in Cyprus. Pp. 581-587. En: Chancellor, R.D., Meyburg, B.U. (eds.): *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME.
- Jenkins, D., Watson, A., Miller, G.R. 1963. Population studies on red grouse, *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.) in north-east Scotland. *J. Animal Ecol.*, 32: 317-376.
- Jenkins, D., Watson, A., Miller, G.R. 1964. Predation and red grouse populations. *J. Applied Ecol.*, 1: 183-195.
- Jordano, P. 1981. Relaciones interespecíficas y coexistencia entre el águila real (*Aquila chrysaetos*) y el águila perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en Sierra Morena. *Ardeola*, 28: 67-87.
- Kats, L.B., Dill, L.M. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5: 361-394.
- Keith, L.B., Todd, A.W., Brand, C.J., Adamcik, R.S., Russh, D.H. 1977. An analysis of predation during a cyclic fluctuation of snowshoe hares. *XIII International Congress of Game Biologists*. 151-175.
- Kenward, R.E. 1999. Raptor predation problems and solutions. *J. Raptor Res.*, 33: 73-75.
- Kenward, R.E., Hall, D.G., Walls, S.S., Hodder, K.H. 2001. Factors affecting predation by buzzards *Buteo buteo* on released pheasants *Phasianus colchicus*. *J. Applied Ecol.*, 38: 813-822.
- Korpimäki, E., Krebs, C.J. 1996. Predation and population cycles of small mammals – a reassessment of the predation hypothesis. *BioScience*, 46: 754-764.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K. 1998. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology*, 79: 1448-2455.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K., Klemola, T., Pettersen, T., Stenseth, N.C. 2002. Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 269: 991-997.
- Krebs, C.J. 1986. *Ecología. Análisis experimental de la distribución y abundancia*. Pirámide. Madrid.
- Krebs, C.J. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Res.*, 29: 1-10.
- Krebs, C.J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., Dale, M.R.T., Martin, K., Turkington, R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269: 1112-1115.
- Kristan, W.B., Boarman, W.I. 2003. Spatial patterns of risk of common raven predation on desert tortoises. *Ecology*, 84: 2432-2443.
- Leiva, A., Pareja, G., Aragonés, J. 1994. Alimentación del Águila Perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Córdoba. *Aegyptus*, 12: 15-21.

- Lima, S.L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioural, reproductive and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, 27: 215-290.
- Lima, S.L. y Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 68: 619-640.
- Lindtrom, E., Andren, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hornfeldt, B., Laderberg, L., Lemnell, P., Martinsson, B., Skold, K., Swenson, J. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation and prey populations. *Ecology*, 75: 1042-1049.
- Lotka, A.J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins. Baltimore, Maryland.
- Lucio, A., Purroy, F.J. 1992. Red-legged partridge (*Alectoris rufa*) habitat selection in northern Spain. *Gibier Faune Sauvage*, 9: 417-429.
- MacArthur, R., Pianka, E. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100: 603-609.
- Maccdonald, D.W., Mace, G.M., Barretto, G.R. 1999. The effects of predators on fragmented prey populations: a case study for the conservation of endangered prey. *J. Zool.*, 247: 487-506.
- Madroño, A., González, C., Atienza, J.C. (eds.) 2004. *Libro Rojo de las Aves de España*. DGCB-SEO/Birdlife. Madrid.
- Malthus, T.R. 1798. *An essay on the principle of population*. Jonsen. London.
- Marcström, V., Kenward, R.E., Engren, E. 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *J. Animal Ecol.*, 57: 859-872.
- Martí, R., del Moral, J.C. (eds.) 2003. *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. DGCN-SEO.
- Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Carmona, D., Sánchez, J.A. 1994. Régime alimentaire de l'aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* durant la période de l'élevage des jeunes (Murcia, Espagne). *Alauda*, 62: 53-58.
- May, R. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- Messier, F. 1995. *On the functional and numerical responses of wolves to changing prey density*. Pp. 187-197. En: Carbyn, L.N., Fritts, S.H., Seip, D.R. (eds.): *Ecology and conservation of wolves in a changing world. Prox 2nd North American Symposium on Wolves*. Canadian Circumpolar Institute. University of Alberta. Edmonton.
- Minguez, E., Angulo, E., Siebering, V. 2001. Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's eagle (*Hieraetus fasciatus*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.*, 35: 228-234.
- Moleón, M. 2007. *El estudio del impacto de los predadores sobre las presas cinegéticas: un intento de compatibilizar caza y conservación*. Pp. 743-794. En: Barea-Azcón, J.M., Moleón, M., Travesí, R., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J.M., Tierno de Figueroa, J.M. (eds.): *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora en Ambientes Mediterráneos*. Sociedad Granatense de Historia Natural. Granada.
- Morse, S.S. 1995. Factors in the emergence of infectious diseases. *Emerg. Infect. Dis.*, 1: 7-15.
- Mougeot, F., Redpath, S.M., Leckie, F., Hudson, P.J. 2003. The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature*, 421: 737-739.
- Newton, I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. T & AD Poyser. Berkhamsted. 399pp.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. T & AD Poyser. Avon. 597pp.
- Nielsen, Ó.K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *J. Animal Ecol.*, 68: 1034-1050.
- O'Donoghue, M., Boutin, S., Krebs, C.J., Hofer, E.J. 1997. Numerical responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos*, 80: 150-162.
- O'Donoghue, M., Boutin, S., Krebs, C.J., Zuleta, G., Murray, D.L., Hofer, E.J. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*, 79: 1193-1208.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M. 2000. Influence of prey densities in the distribution and breeding success of Bonelli's eagle (*Hieraetus fasciatus*): management implications. *Biol. Conserv.*, 93: 19-25.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M., Caro, J. 2005. Prey density, prey detectability and food habits: the case of Bonelli's eagle and the conservation measures. *Biol. Conserv.*, 123: 19-25.

- Ostfeld, R.S., Canham, C.D., Pugh, S.R. 1993. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature*, 366: 259-261.
- Palma, L., Cancela da Fonseca, L., Oliveira, L. 1984. L'alimentation de l'aigle de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*) dans la cote portugaise. *Rapinyaires Mediterranis*, 2: 87-96.
- Palma, L., Beja, P., Pais, M., Cancela da Fonseca, L. 2006. Why do raptors take domestic prey? The case of Bonelli's eagle and pigeons. *J. Applied Ecol.*, 43: 1075-1086.
- Palomares, F. 2001. Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife Soc. B*, 29: 578-585.
- Pech, R.P., Sinclair, A.R.E., Newsome, A.E., Catling, P.C. 1992. Limits to predation regulation of rabbits in Australia: Evidence from predator-removal experiments. *Oecologia*, 89: 102-112.
- Potts, G.R. 1980. The effects of modern agricultura, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*). *Adv. Ecol. Res.*, 11:1-82.
- Pyke, G.H., Pulliam, R., Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *O. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- Pulliam, H.R. 1974. On the theory of optimal diets. *Am. Nat.*, 108: 59-75.
- Rands, M.R.W. 1985. Pesticide use on cereals and the survival of grey partridge chicks: a field experiment. *J. Applied Ecol.*, 22: 49-54.
- Rands, M.R.W. 1986. The survival of gamebird (Galliformes) chicks in relation to pesticide use on cereals. *Ibis*, 128: 57-64.
- Rands, M.R.W. 1988. The effect of nest site selection on nest predation in grey partridge *Perdix perdix* and red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ornis Scand.*, 19: 35-40.
- Real, J. 1987. Evolución cronológica del regimen alimenticio de una población de *Hieraetus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. *Rapaci Mediterranei III*, Vol. XII: 185-205.
- Real, J. 1991. *L'aliga perdiguera Hieraetus fasciatus a Catalunya: status, ecologia trófica, biología reproductora i demografia*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Real, J. 2004. *Águila-Azor Perdícera, Hieraetus fasciatus*. Pp. 154-157. En: Madroño, A., González, C., Aienza, J.C. (eds.): *Libro Rojo de las Aves de España*. DGB-SEO/Birdlife.
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1996. *Estatus, demografía y conservación del águila perdicera (Hieraetus fasciatus) en el Mediterráneo*. Pp. 83-90. En: Muntaner, J., Mayol, J. (eds.): *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas*. SEO/Birdlife.
- Real, J., Grande J.M., Mañosa, S., Sánchez-Zapata, J.A. 2001. Causes of death in different areas for Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus* in Spain. *Bird Study*, 48: 221-228.
- Redpath, S.M., Thirgood, S.J., Leckie, F.M. 2001. Does supplementary feeding reduce predation of red grouse by hen harriers? *J. Applied Ecol.*, 38: 1157-1168.
- Ricci, J.C., Mathon, J.F., García, A., Berger, F., Esteve, J.P. 1990. Effect of habitat structure and nest site selection on nest predation in red-legged partridge (*Alectoris rufa* L.) in French Mediterranean farm lands. *Gibier Faune Sauvage*, 7: 231-253.
- Rico, L., Vidal, A., Villaplana, J. 1990. Datos sobre la distribución, reproducción y alimentación del águila perdicera *Hieraetus fasciatus* Vieillot, en la provincia de Alicante. *Medi Natural*, 2: 103-111.
- Roemer, G.W., Coonan, T.J., Garcelon, D.K., Bascompte, J., Laughrin, L. 2001. Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Animal Conserv.* 4, 307-318.
- Rogers, P.M. 1979. Ecology of the European wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L), in the Camargue, southern France. Tesis doctoral. Universidad de Guelph.
- Salvo, G. 1988. Dati preliminari sull'alimentazione dell'aquila de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*) in Sicilia. *Naturalista Sicil.*, 12: 119-120.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 2: 369-404.
- Sheppard, S.K., Bell, J., Sunderland, K.D., Fenlon, J., Skervin, D., Symondson, W.O.C. 2005. Detection of secondary predation by PCR analyses of the gut contents of invertebrate generalist predators. *Mol. Ecol.*, 14: 4461-4468.

- Sih, A. 1994. Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour. *J. Fish Biol.*, 45: 111-130.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J., Strohmeier, K. 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 269-311.
- Simeon, D., Wilhelm, J.L. 1988. Essai sur l'alimentation annuelle de l'aigle de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* en Provence. *Alauda*, 56: 226-237.
- Sinclair, A.R.E. 1989. *Population regulation in animals*. Pp. 197-242. En: Cherrett, J.M. (ed.): *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Sinclair, A.R.E., Pech, R.P. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos*, 75: 164-173.
- Sinclair, A.R.E., Olsen, P.D., Redhead, T.D. 1990. Can predators regulate small mammal populations? Evidence from house mouse outbreaks in Australia. *Oikos*, 59: 382-392.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos*, 61: 401-411.
- Smith, A.P., Quin, D.G. 1996. Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilunire rodents. *Biol. Conserv.*, 77: 243-267.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal population. *J. Animal Ecol.*, 18: 1-35.
- Soriguer, R.C. 1980. El conejo, *Oryctolagus cuniculus* (L), en Andalucía Occidental: parámetros corporales y curva de crecimiento. *Doñana, Acta Vert.*, 7: 83-90.
- Soriguer, R.C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) en Andalucía Occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 8: 1-343.
- Stenseth, N.C., Bjornstad, O.N., Falck, W. 1996. Is spacing behaviour coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. *P. Roy. Soc. Lond. B Biol.*, 263: 1423-1435.
- Stephens, D., Krebs, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press. New Jersey.
- Stoddard, H.L. 1951. *The Bobwhite Quail: Its Habits, Preservation and Increase*. Charles Scribner's Sons. New York.
- Tapper, S.C., Green, R.E., Rands, M.R.W. 1982. Effects of mammalian predators on partridge populations. *Mammal Review*, 12: 159-167.
- Tapper, S.C., Potts, G.R., Brockless, M.H. 1996. The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *J. Applied Ecol.*, 33: 965-978.
- Tella, J.L., Mañosa, S. 1993. Eagle Owl predation on Egyptian Vulture and Northern Goshawk: Possible effect of a decrease in European rabbit availability. *J. Raptor Res.*, 27: 111-112.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M. 1997. Red grouse and their predators. *Nature*, 390: 547.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M. 2004. *Hen harriers and red grouse: the ecology of a conflict*. En: Woodoffe, R., Thirgood, S. y Rabinowitz, A. (eds.). *People and wildlife: conflict or co-existence?* Cambridge University Press.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Haydon, D.T., Rothery, P., Newton, I., Hudson, P. 2000a. Habitat loss and raptor predation: disentangling long- and short-term causes of red grouse declines. *P. Roy. Soc. Lond. B Biol.*, 267: 651-656.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Newton, I., Hudson, P. 2000b. Raptors and red grouse: conservation conflicts and management solutions. *Conserv. Biol.*, 14: 95-104.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Rothery, P., Aebischer, J. 2000c. Raptor predation and population limitation in red grouse. *J. Animal Ecol.*, 69: 504-516.
- Thompson, H.V., King, C.M. 1989. *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*. Oxford: Oxford University Press.
- Thomson, D.L., Green, R.E., Gregory, R.D., Baillie, S.R. 1998. The widespread declines of songbirds in rural Britain do not correlate with the spread of their avian predators. *P. Roy. Soc. Lond. B Biol.*, 265: 2057-2062.
- Trexler, J.C., McCulloch, C.E., Travis, J. 1988. How can the functional response best be determined? *Oecologia*, 76: 206-214.
- Tucker, G.M., Heath, M.F. (coord.) 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife International. Cambridge.

- Turchin, P. 2003. *Complex population dynamics. Monographs in Population Biology*. Princeton University Press. Princeton.
- Turchin, P., Hanski, I. 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *Am. Nat.*, 149: 842-874.
- Valkama, J., Korpimäki, E., Arroyo, B., Beja, P., Bretagnolle, V., Bro, E., Kenward, R., Mañosa, S., Redpath, S.M., Thirgood, S., Viñuela, J. 2005. Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biol. Rev.*, 80: 171-203.
- Verhulst, P.F. 1838. Notice sur la loi que la population suite dans son accroissement. *Correspondence Mathematique et Physique*, 10: 113-121.
- Villafuerte, R. 2002. *Oryctolagus cuniculus Linnaeus, 1758*. Pp: 464-467. En: Palomo, J., Gisbert, J. (eds.): *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*. DGCN-SECEM-SECEMU. Madrid.
- Villafuerte, R., Lazo, A., Moreno, S. 1997. Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: conservation and management implications in Doñana National Park (SW Spain). *Rev. Ecol. Terre Vie.*, 52: 345-356.
- Villafuerte, R., Kufner, M.B., Delibes, M., Moreno, S. 1993. Environmental factors influencing the seasonal daily activity of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in a Mediterranean area. *Mammalia*, 57: 341-347.
- Villafuerte, R., Viñuela, J., Blanco, J.C. 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. *Biol. Conserv.*, 84: 181-188.
- Virgós, E., Travaini, A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodivers. Conserv.*, 14: 3475-3486.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Lozano, J. en prensa. Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodivers. Conserv.* (doi: 10.1007/s10531-006-9054-5)
- Volterra, V. 1931. *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*. [Traducido de la edición de 1928 por Chapman, R.N. *Animal Ecology*. Arno. New York, New York.]
- Watson, A. 1964. Aggression and population regulation in red grouse. *Nature*, 202: 506-507.
- Whelan, C.J., Brown, J.S., Maina, G. 2003. Search biases, frequency-dependent predation and species co-existence. *Evol. Ecol. Res.*, 5: 329-343.
- Whitfield, D.P., McLeod, D.R.A., Watson, J., Fielding, A.H., Haworth, P.F. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biol. Conserv.*, 114: 157-163.
- Widén, P., Angelstam, P., Lindström, E. 1987. The effect of prey vulnerability: goshawk predation and population fluctuations of small game. *Oikos*, 49: 233-235.
- Williams, E.S., Yuill, T., Artois, M., Fischer, J., Haigh, S.A. 2002. Emerging infectious diseases in wildlife. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 21: 139-157.

1



Cambios espacio-temporales a gran escala en la dieta del águila perdicera: influencia de la NTHV del conejo

Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Real, J., García-Charton, J.A., Gil-Sánchez, J.M., Palma, L., Bautista, J., Bayle, P.

Deseamos expresar nuestra más sincera gratitud a J.F. Sánchez-Clemot, M. Otero, F. Molino, G. Valenzuela, J. Martín-Jaramillo, J.M. Barea-Azcón, E. Ballesteros-Duperón, I. Moleón, S. Justicia, L. Calet, S. Poyatos, E. Ávila, D. García-López de Hierro, J. Mackey y J.J. Adán por su ayuda durante el trabajo de campo. J.E. Martínez, J. Rico, M.A. Hernández, E. Pérez, J.L. Cantó, J.M. Pérez, J. Román, J.M. Baqués, O. Ceballos y J.A. Donázar facilitaron amablemente datos sobre la dieta del águila perdicera en sus zonas de estudio. E. Virgós hizo comentarios muy constructivos sobre un primer boceto del manuscrito.



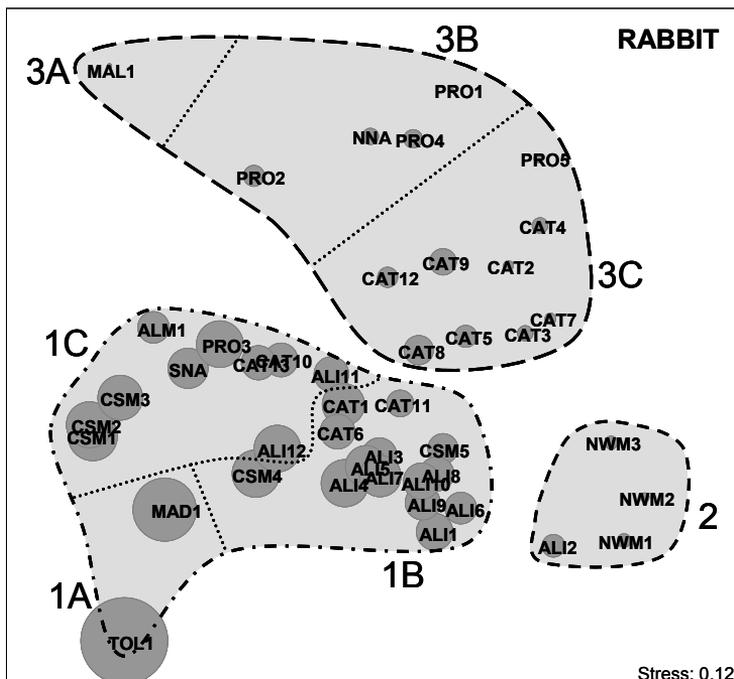


Figura 5b.

Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios antes de la epidemia de NHV, una vez los clusters jerárquicos aglomerativos para las mismas disimilitudes fueron sobreimpresionados en el diagrama de ordenación de dos dimensiones (ver significado de las abreviaturas de los territorios en el Anexo 1). El tamaño de las burbujas representa la proporción media de conejo en la dieta.

Figure 5b.

MDS ordination comparing Bonelli's eagle diet in territories before RHD outbreak, once hierarchical agglomerative clusters from the same dissimilarities were superimposed on the 2-dimensional ordination diagram (see abbreviation of territories in Anexo 1). Bubble size represents the average proportion of rabbit on the diagram.

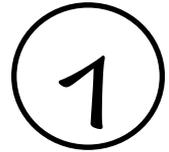


Los factores condicionantes de los patrones espaciotemporales en la distribución y abundancia de las presas pueden ser cruciales en las interacciones depredador-presa. Aquí se explora la influencia de una enfermedad infecciosa emergente (EIE) de una especie presa en los patrones espaciales y los cambios temporales en la dieta de un depredador a gran escala. En particular, se revisó la dieta del águila perdicera en la mitad occidental de Europa (Portugal, España y Francia) durante un periodo de 39 años (1968-2006), con objeto de determinar las consecuencias de la reducción en la densidad de su principal presa, el conejo, causada desde 1988 por epidemias de neumonía hemorrágica vírica (NHV; una EIE). En promedio, la alimentación en Europa occidental durante las últimas cuatro décadas consistió en conejo (28,5%), palomas (24,0%), perdiz roja (15,3%), 'otras aves' (11,6%), 'otros mamíferos' (7,1%), córvidos (7,0%) y herpetos (6,4%). La NHV indujo importantes consecuencias en la ecología del águila perdicera. El consumo de conejo, que además pareció ser la especie preferida en el ámbito geográfico estudiado, disminuyó un tercio después de la irrupción de la NHV. Al contrario, la diversidad trófica (H') aumentó después de la NHV. La combinación de clasificación jerárquica aglomerante y análisis de ordenación por escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) mostró la existencia de claros patrones geográficos en la dieta del águila perdicera antes de la NHV, pero no después. Los patrones espaciales en la dieta del águila perdicera en Europa occidental parecen estar principalmente supeditados al patrón de distribución espaciotemporal del conejo y, en menor medida, a las características ambientales locales condicionantes de la presencia y abundancia de especies presa alternativas. Los resultados muestran cómo una EIE es capaz de alterar a gran escala las relaciones depredador-presa a través de la drástica disminución de la población de la principal especie presa. En consecuencia, deberían diseñarse directrices estrictas que conduzcan a estrategias efectivas en prevenir la diseminación de la "polución por patógenos", ya que ésta amenaza a la biodiversidad no sólo a nivel de población o especie, sino a escala de comunidad o ecosistema.

Abstract

Large scale spatio-temporal shifts in the diet of the Bonelli's eagle: influence of the rabbit haemorrhagic disease.

Factors shaping spatio-temporal patterns in the distribution and abundance of prey may be crucial in predator-prey interactions. Here we explored the influence of an emerging infectious disease (EID) affecting a prey species on the spatial patterns and temporal shifts in the diet of a predator at the large scale. We reviewed the diet of the Bonelli's eagle in western Europe in order to determine the influence of the reductions in the density of its main prey, the rabbit, caused by EID outbreaks since 1988 of rabbit haemorrhagic disease (RHD). We compiled information on breeding Bonelli's eagle diet from Portugal, Spain and France for a 39-year study period (1968-2006). Overall diet in W Europe over the last four decades consisted of rabbit (28.5%), pigeons (24.0%), red-legged partridge (15.3%), 'other birds' (11.6%), 'other mammals' (7.1%), corvids (7.0%) and herptiles (6.4%). However, RHD induced strong consequences in the Bonelli's eagle feeding ecology. The consumption of rabbit, which appeared to be the preferred prey for Bonelli's eagles in W Europe, decreases by a third after RHD outbreaks. Inversely, trophic diversity (H') increases after RHD outbreaks. The combination of hierarchical agglomerative clustering and non-metric multidimensional scaling (nMDS) analyses showed the existence of geographical patterns in the Bonelli's eagle diet before, but not after RHD. The geographic patterns of Bonelli's eagle diet in W Europe seem to be mainly driven by the spatio-temporal distribution pattern of rabbits and, to a lesser extent, by the local environmental features conditioning the presence and density of alternative prey species. We show that an EID can disrupt the predator-prey relationships at large scales through the severe decline in the population of the main prey species. Hence, strict guidelines and effective strategies must be drawn up to prevent the dissemination of the "pathogen pollution", since it threatens biodiversity not only at the population or species level but at the community or ecosystem scales.



Cambios espacio-temporales a gran escala en la dieta del águila perdicera: influencia de la NTHV del conejo

1.1. Introducción

El estudio de la dieta puede aportar información clave para el entender muchas de las estrategias vitales de un depredador (Newton, 1979; Partridge & Green, 1985; Dayan & Simberloff, 1996; Geffen *et al.*, 1996). Las numerosas interacciones existentes entre los depredadores y sus presas sólo pueden ser comprendidas a partir de una exploración pormenorizada de la ecología trófica. Sin embargo, los estudios sobre dieta son habitualmente abordados a escala local, lo cual imposibilita la inferencia de conclusiones ecológicamente robustas. Establecer patrones generales en la ecología alimenticia de una especie requiere, en general, realizar comparaciones de los hábitos alimenticios a amplias escalas espaciales (Lozano *et al.*, 2006), considerando diferentes regiones geográficas y/o hábitats. Este tipo de aproximación permite detectar patrones y tendencias que pueden ser posteriormente relacionados con otros aspectos ecológicos (Futuyma & Moreno, 1988; Gompper & Gittleman, 1991). Por ejemplo, a partir de estos estudios se pueden derivar diversas implicaciones de conservación, circunstancia especialmente deseable en el caso de especies o grupos globalmente amenazados como los depredadores (Partridge & Green, 1985; Gompper & Gittleman, 1991).

La variable tiempo puede ser también relevante a la hora de describir patrones ecológicos (Levin, 1992; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Las interacciones depredador-presa pueden ser estrechamente dependientes de diferentes patrones temporales, como las dinámicas cíclicas o las epidemias que sufren algunas presas (Ostfeld & Keesing, 2000; Hanski *et al.*, 2001; Koenig & Liebhold, 2005), que pueden dar lugar a cambios en la composición de la dieta del depredador. De hecho, muchos ecosistemas están globalmente caracterizados por una disponibilidad temporalmente cambiante en los niveles de recursos respecto a 'lo normal', condición que puede acarrear importantes consecuencias en la estructura de las comunidades (Ostfeld & Keesing, 2000; Sánchez-Zapata *et al.*, 2007).

Las variaciones temporales en la abundancia de presas pueden estar relacionadas con las enfermedades infecciosas emergentes (EIEs; Morse, 1995), potencialmente

capaces de provocar diversos efectos ecológicos relacionados con la regulación de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Daszak *et al.*, 2000; Daszak *et al.*, 2003; Anderson *et al.*, 2004). Tales cambios pueden también afectar a las interacciones depredador-presa en la medida en que la teoría del forrajeo óptimo predice una baja diversidad trófica en el depredador cuando abunda su presa preferida, y viceversa (Stephens & Krebs, 1986; Futuyama & Moreno, 1988). Como resultado, el depredador incluiría nuevas fuentes de alimento alternativas si la presa principal se vuelve escasa (Angelstam *et al.*, 1985).

Este primer capítulo explora los patrones espaciales y los cambios temporales en la dieta de un depredador, el águila perdicera, en relación a su principal presa, el conejo, a escala continental (Europa occidental). El gran número de estudios sobre la dieta del águila perdicera y las continuas epidemias que ha sufrido el conejo por EIEs en las últimas décadas en Europa confieren a este sistema de estudio unas condiciones excepcionales para el análisis de las interacciones depredador-presa.

El águila perdicera es una rapaz no migradora de mediano-gran tamaño irregularmente distribuida a lo largo del sudeste asiático, el subcontinente indio, el Próximo Oriente y la costa mediterránea (Ferguson-Lees & Christie, 2001). La población europea está clasificada como amenazada debido principalmente al declive sufrido en las décadas de 1970, 1980 y principios de 1990 (Tucker & Heath, 1994; Real *et al.*, 1996). Es bien sabido que, en términos generales, las presas más frecuentes del águila perdicera son los lagomorfos, las perdices, otras aves de similar tamaño como las palomas, y los lagartos (Ferguson-Lees & Christie, 2001). De hecho, el águila perdicera es una de las rapaces diurnas cuya dieta ha sido más profusamente estudiada, particularmente en Europa (por ej., Jordano, 1981; Real, 1987; Salvo, 1988; Simeon & Wilhelm, 1988; Rico *et al.*, 1990; Leiva *et al.*, 1994; Martínez *et al.*, 1994; Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Iezekiel *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2006). No obstante, la mayor parte de los citados trabajos fueron efectuados a nivel local, a lo largo de series temporales cortas (aunque ver Real, 1987; Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2006) y se limitaron a meras descripciones del espectro trófico (aunque ver Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez, 2000; Ontiveros & Pleguezuelos, 2000; Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Ontiveros *et al.*, 2005; Palma *et al.*, 2006). A pesar de ello, ofrecen una excelente oportunidad para revisar la ecología trófica de esta especie desde un amplio punto de vista geográfico (Europa continental).

Según las anteriores referencias, una de las principales presas del águila perdicera en Europa es el conejo, especie nativa de la Península Ibérica pero que actualmente se encuentra ampliamente distribuida en el continente gracias a las introducciones efectuadas por los humanos (Thompson & King, 1989; Angulo & Cooke, 2002; Villafuerte, 2002). La población de conejo sufrió una importante reducción y fragmentación en la mayoría de su rango de distribución europeo a finales de los años ochenta y principios de los noventa debido a fuertes epidemias de neumonía hemorrágica vírica (NHV; Fa *et al.*, 1999; Fenner & Fantini, 1999; Calvete, 2006; Virgós *et al.* en prensa), una EIE facilitada por la intervención humana vía translocación accidental de hospedadores (y parásitos) con propósitos cinegéticos (Villafuerte *et al.* 1995). Esta epidemia resultó en poco tiempo en una pérdida del 50-80% del total de la población mediterránea (Ceballos, 1991; Fenner & Fantini, 1999; Angulo & Cooke, 2002; Virgós *et al.*, en prensa), lo que constituye un oportunista “experimento natural” a gran escala para investigar las consecuencias ecológicas de los derrumbamientos de las poblaciones de presas.

Los principales objetivos fueron (a) describir patrones geográficos en la dieta del águila perdicera a gran escala y (b) analizar cambios tróficos a largo plazo en relación a reducciones en la disponibilidad de conejos mediadas por una EIE.

1.2. Material y métodos

1.2.1. Recopilación y estandarización de los datos de dieta

Se realizó una recopilación para el periodo comprendido entre 1968 y 2006 de la información publicada e inédita sobre la dieta del águila perdicera en Portugal, España y Francia, donde habita el 80% de la población europea de esta especie (Real, 2004; Fig. 1). Los datos pertenecieron a 111 territorios de reproducción diferentes, bien distribuidos a lo largo de 15 áreas geográficas (Fig. 1, ver Anexo 1), y fueron recolectados durante la época reproductora del águila (de febrero a junio; Arroyo *et al.*, 1995; Gil-Sánchez, 2000) para evitar variaciones estacionales en la dieta.



Figura 1. Localización geográfica de los estudios utilizados en esta revisión (ver significado de las abreviaturas en el Anexo 1). Elipses negras: datos de antes de la NHV; elipses blancas: datos de después de la NHV.

Para minimizar los sesgos derivados de distintos métodos de muestreo y hacer los datos comparables entre áreas únicamente consideramos los estudios que emplearon observaciones directas efectuadas de forma intensiva, observaciones intensivas de presas recientemente depositadas en los nidos y el análisis del contenido de

egagrópilas. Estos son los métodos más fiables para estimar la dieta en el águila perdicera (Real, 1996), tal y como se ha registrado también para otra especie similar, el águila calzada (Martínez, 2002). En cuanto al tamaño muestral, todos los territorios que aportaron <20 presas fueron descartados. Por otro lado, las variaciones interanuales en la dieta de esta rapaz son generalmente de pequeña entidad (Gil-Sánchez *et al.*, 2004; aunque ver Real, 1987), parcialmente debido a la ausencia de ciclos de importancia en las dinámicas poblacionales de las presas del águila perdicera. Consecuentemente, y dado que sólo unas pocas localidades proporcionaron un tamaño de muestra suficiente para cada año por separado, todos los años de estudio fueron considerados de forma conjunta para un mismo territorio, con la única salvedad indicada en el siguiente párrafo. Este método, ampliamente utilizado en estudios similares (por ej., Herrera & Hiraldo, 1976; Jaksic & Marti, 1981; Donázar *et al.*, 1989; Watson, 1997), enmascara pequeñas oscilaciones interanuales en la dieta, condición deseable a la hora de inferir patrones geográficos a escala continental.

Debido a la potencial influencia de la NHV en la composición alimenticia del águila perdicera, las muestras de cada territorio fueron separadas y, por tanto, analizadas independientemente para los periodos de antes y de después de la enfermedad. La fecha de la irrupción de la NHV en cada localidad fue obtenida de las estadísticas de caza del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación de España y mediante consulta bibliográfica (Real, 1991; Fernández, 1993; Tella & Mañosa, 1993; Mañosa, 1994; Villafuerte *et al.*, 1994; Villafuerte *et al.*, 1995; Marchandeu *et al.*, 1998; Fenner & Fantini, 1999; Martínez & Zuberogoitia, 2001; Martínez & Calvo, 2001). La información para la región del Algarve (sur de Portugal) fue, por las fechas de muestreo, incluida en el conjunto de datos posteriores a la enfermedad (Palma *et al.*, 2006), a pesar de que este área no parece haber sufrido las consecuencias de la NHV.

Las especies presa fueron agrupadas en siete categorías diferentes: conejo, 'otros mamíferos', perdiz (principalmente *Alectoris rufa*), palomas (*Columba* spp), córvidos, 'otras aves' y herpetos (principalmente *Lacerta lepida*). Estos grupos fueron delimitados siguiendo criterios basados en afinidades taxonómicas y en el peso en la dieta del águila perdicera, de modo que cada uno de estos grupos fue el más frecuentemente consumido en al menos un territorio. Los datos fueron analizados mediante la comparación de la frecuencia relativa de cada grupo respecto al total de presas, tal y como es habitual en estudios de alimentación en aves rapaces (por ej., Sánchez-Zapata & Calvo, 1998; Gil-Sánchez & Pleguezuelos, 2001; Palma *et al.*, 2006). Los valores de porcentajes fueron tratados sin transformación para preservar la importancia relativa de cada grupo.

1.2.2. Patrones temporales y geográficos en la dieta e influencia de la NHV

Con objeto de explorar la influencia de la NHV en el espectro alimenticio del águila perdicera, comparamos 14 territorios (Cataluña, noreste de España: n=9 territorios; Navarra, norte de España: n=1 territorio; Provenza, sur de Francia: n=4 territorios) donde la dieta fue registrada antes y después de la NHV. Específicamente, se testaron las variaciones en la proporción de conejo en la dieta entre los dos periodos por medio de una prueba no paramétrica. Debido a la proximidad geográfica del anterior subconjunto de territorios, esta comparación fue además efectuada teniendo en cuenta el total de territorios. También se empleó un test no paramétrico para comprobar variaciones en la diversidad trófica entre ambos periodos, tanto para los 14 anteriores

territorios como para el total de territorios. La diversidad trófica fue estimada mediante el índice de Shannon-Weaver (\ln) a partir de la frecuencia relativa de cada una de las siete anteriores categorías de presas (Weaver & Shannon, 1949).

Debido a que la composición alimenticia mostró diferencias significativas asociadas a la irrupción de la NHV (ver Resultados), los análisis de tendencias geográficas en la dieta fueron efectuados separadamente para cada periodo. Como consecuencia de esta partición de la información, el tamaño de muestra final utilizado en las comparaciones espaciales fue de 44 territorios antes de la NHV ($n=2939$ presas totales) y 81 después de la NHV ($n=7264$ presas totales).

Las diferencias geográficas en la composición taxonómica de la dieta del águila perdicera fueron exploradas mediante procedimientos multivariantes, utilizando el paquete PRIMER (Clarke & Gorley, 2001). En primer lugar, se construyó una matriz triangular de disimilitud en la composición de la dieta (expresada como el porcentaje de la dieta total representado por cada una de las siete categorías de presa consideradas) entre los distintos territorios por medio del índice de disimilitud de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957; Mabrugaña & Giberto, 2007), distinguiendo, tal y como se acaba de mencionar en el anterior párrafo, los datos anteriores a la NHV de los posteriores.

Con el fin de establecer agrupamientos geográficos de los territorios en función de su información sobre la dieta, se utilizó un análisis de ordenación por escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS en sus siglas inglesas). El nMDS posiciona las unidades muestrales (en este caso, dietas de cada territorio) en un diagrama bidimensional de ordenación en el que la distancia relativa de cada unidad muestral respecto a las demás refleja su disimilitud relativa, con las unidades muestrales más similares entre sí colocadas más cerca unas de otras (Clarke & Warwick, 2001). La calidad del ajuste de la regresión entre el conjunto de distancias entre unidades muestrales obtenidas en el diagrama de ordenación y los valores correspondientes de disimilitud se midió mediante el cálculo del estrés; un valor de estrés inferior a 0,2 indica que la ordenación obtenida puede ser interpretada en términos ecológicos (Clarke & Warwick, 2001).

Como técnica complementaria, se realizó un análisis de clasificación (módulo CLUSTER de PRIMER) mediante el método aglomerante jerárquico aplicado a la misma matriz triangular de disimilitud de Bray-Curtis, utilizando el procedimiento de vínculo completo. A continuación se construyó el dendrograma correspondiente. La combinación de análisis de clasificación y ordenación es un modo eficaz de comprobar la adecuación y consistencia mutua de ambas representaciones multivariantes de la estructura de la muestra (Clarke & Warwick, 2001). Los grupos obtenidos por clasificación se superpusieron a la ordenación del nMDS. La significación estadística de las diferencias entre estos grupos fue probada por medio de un análisis de similitud (procedimiento ANOSIM del paquete PRIMER) de una vía, bajo la hipótesis nula de que no hay diferencias en la dieta de los distintos grupos (Clarke & Green, 1988). En este análisis, el estadístico R mide el grado de discriminación obtenido entre grupos, usándose un procedimiento de permutaciones (basado en 5000 permutaciones del conjunto original de datos) para calcular el nivel de significación. El nivel global de significación estadística se corrigió para tests múltiples mediante la corrección de Bonferroni. Finalmente, las disimilitudes de Bray-Curtis entre los grupos obtenidos se exploraron mediante el procedimiento de porcentajes de similitud (SIMPER) del paquete PRIMER (Warwick et al., 1990; Clarke, 1993), con el cual se identificaron las presas que mostraban consistentemente una mayor contribución a la disimilitud entre pares de grupos; los taxones se listaron en orden decreciente según su contribución media a la

disimilitud media total, estableciéndose un límite en esa lista al alcanzarse el 50% de la disimilitud media acumulada.

1.2.3. Preferencias de presas e influencia de la NHV

A fin de explorar las preferencias alimenticias del águila perdicera en el área de estudio, se investigaron las relaciones existentes entre la frecuencia relativa de cada grupo presa y la diversidad trófica en cada territorio mediante análisis de regresión. Los datos pertenecientes a antes y después de la NHV fueron analizados independientemente. Las posibles asociaciones entre la frecuencia de cada grupo presa con la frecuencia de cada uno de los otros grupos presa en la dieta del águila se exploraron, separadamente para cada periodo, por medio de análisis de correlación.

1.3. Resultados

1.3.1. Dieta general

Reuniendo los dos periodos de estudio (antes y después de la NHV), se obtuvo un total de 10203 presas. Globalmente, la presa más frecuente para el águila perdicera en el oeste de Europa en las últimas cuatro décadas fue el conejo (28,5% del total de presas), seguido de palomas (24,0%), perdiz (15,3%) y 'otras aves' (11,6%); 'otros mamíferos' (7,1%), cóvidos (7,0%) y herpetos (6,4%) fueron menos frecuentemente consumidos (Anexo 1). La diversidad trófica (H') media fue 1,43. Al menos un mínimo de 112 especies presa diferentes (aves en su mayoría) han formado parte de la dieta del águila perdicera en Europa occidental en los últimos cuarenta años (ver Anexo 2).

Entre las presas peculiares, destacan varias especies de mamíferos carnívoros ($n=6$ spp) y aves rapaces ($n=12$ spp; 8 diurnas y 4 nocturnas). Otras presas singulares, por su gran tamaño, fueron *Ardea cinerea*, *Phalacrocorax aristotelis*, *Podiceps cristatus*, *Larus* sp., *Tetrax tetrax*, *Phasianus colchicus* o *Corvus corax* (Anexo 2). Los grandes mamíferos, como *Bos taurus* y *Ovis aries*, fueron presumiblemente consumidos en forma de carroña, aunque los hábitos carroñeros han sido escasamente registrados en esta rapaz (Avella, 1978; Kumar, 1993).

1.3.2. Patrones temporales en la dieta e influencia de la NHV

Hubo un significativo descenso del conejo en la dieta de 1/3 menos después que antes de la NHV, tanto para el subconjunto de 14 territorios ($Z=-17$; $p<0,05$) como para el total de territorios ($U=1126,0$; $p<0,01$). Esta reducción fue principalmente compensada por el aumento de la frecuencia relativa en la alimentación de las palomas y 'otras aves' (Fig. 2; ver también Anexo 1). La diversidad trófica no sufrió variaciones temporales en el subconjunto de 14 territorios ($Z=-0,175$; $p=0,86$); en cambio, al considerar el total de territorios apareció un importante incremento de la diversidad tras la NHV ($U=1058,5$; $p<0,001$).

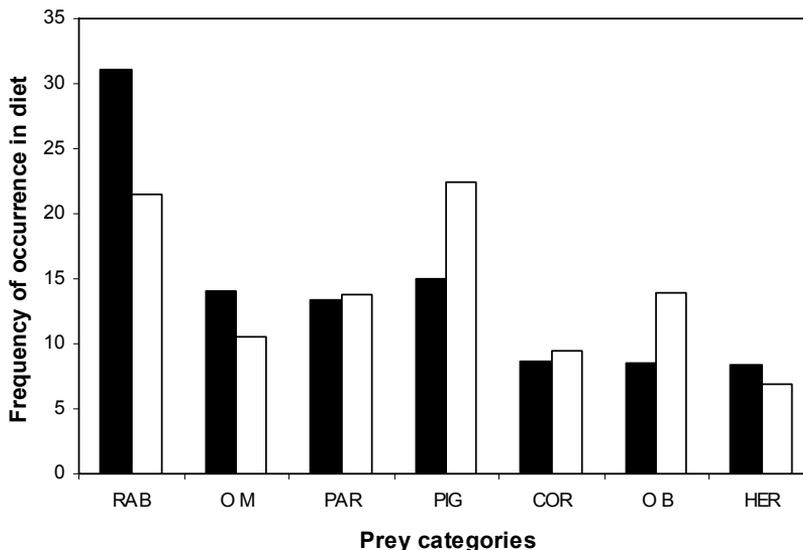


Figura 2. Dieta media del águila perdicera en 14 territorios con datos para antes y después de la epidemia de NHV. Barras negras: antes de la NHV; barras blancas: después de la NHV. RAB: conejo; O M: 'otros mamíferos'; PAR: perdiz; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: 'otras aves'; HER: herpetos.

1.3.3. Patrones geográficos en la dieta e influencia de la NHV

El nMDS implementado con los datos de dieta anteriores a la NHV resultó en una ordenación bidimensional interpretable en términos biológicos, ya que el valor de estrés fue de 0,12 (Fig. 3), lo cual permitió la superposición de la clasificación jerárquica aglomerante (Fig. 4). La superposición de los grupos de clasificación a un 80% de nivel de disimilaridad sobre dicha ordenación nMDS confirmó la adecuación de la representación del nMDS (dado que encajó bien con el diagrama) y reveló diferenciación neta entre tres grupos de territorios (Figs. 4 y 5): el grupo 1, el mayor y más heterogéneo de los tres, estuvo formado por una serie de territorios distribuidos a lo largo de la costa mediterránea (5 territorios del centro-sur de Murcia, 11 de Alicante, 5 de Cataluña, 1 de Almería y 1 del sur de Francia) más varios territorios del interior de la Península Ibérica (1 del sur de Navarra, otro de Madrid y otro de Toledo); el grupo 2 fue el menor de todos y estuvo constituido por 3 territorios del noroeste de Murcia y 1 de Alicante; el grupo 3 contuvo principalmente territorios de Cataluña (n=8) y el sur de Francia (n=4), aunque también incluyó 1 del norte de Navarra y 1 de Málaga (Fig. 5). Al considerar un nivel del 60% de disimilaridad, los grupos 1 y 3 se subdividieron en 3 subgrupos cada uno, mientras que el grupo 2 permaneció indivisible (Figs. 4 y 5).

El procedimiento ANOSIM confirmó la significación estadística (con corrección de Bonferroni) de la agrupación obtenida al 80% de nivel de disimilaridad ($R_{\text{global}}=0,616$; $p<0,001$); sin embargo, la significación al 60% de nivel de disimilaridad fue solo parcial, ya que, aunque dentro de cada grupo, la R_{global} del ANOSIM fue significativa, los tests apareados no pudieron encontrar diferencias entre el subgrupo 3A (formado exclusivamente por 1 territorio malagueño) y los otros dos subgrupos del grupo 3 (Tabla 1). No obstante, únicamente hubo disponibles 10 y 5 permutaciones para testar 3A vs 3B y 3A vs 3C, respectivamente.

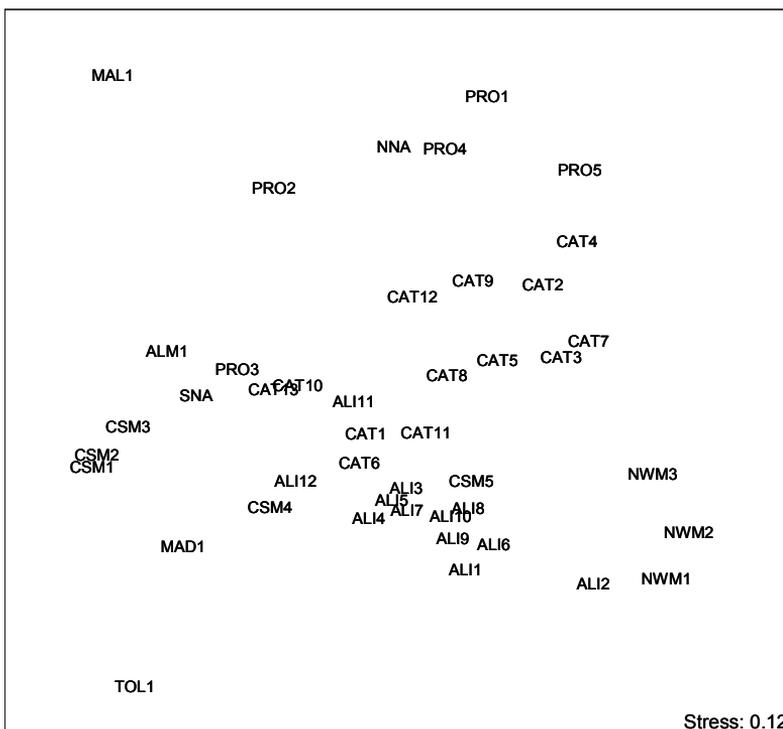


Figura 3. Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios antes de la epidemia de NHV (ver significado de las abreviaturas de los territorios en el Anexo 1).

El análisis SIMPER reveló que las disimilitudes al nivel del 80% fueron resultado de diferencias en la proporción de conejo (más frecuente en el grupo 1), palomas (características del grupo 2) y ‘otros mamíferos’ (predominantes en el grupo 3) en la dieta (Tabla 1, Fig. 5). Al analizar las diferencias entre subgrupos (60% de nivel de disimilaridad), el SIMPER mostró que la disimilaridad en la dieta entre los subgrupos 1A a 1C se debió al hecho de que las águilas perdiceras comieron más frecuentemente conejos en los territorios incluidos en el subgrupo 1A (Madrid y Toledo), palomas en el subgrupo 1B (territorios alicantinos, catalanes y del centro-sur de Murcia), y perdices en el subgrupo 1C (otros territorios del centro-sur de Murcia y varios de Cataluña, Navarra, Almería, Alicante y el sur de Francia; Tabla 1, Fig. 5). Perdices, palomas, ‘otros mamíferos’ y ‘otras aves’ fueron las principales categorías de presas que aportaron las diferencias entre los subgrupos 3A (Málaga), 3B (sur de Francia y norte de Navarra) y 3C (mayoritariamente territorios catalanes; Tabla 1, Fig. 5). La proporción en dieta de córvidos y herpetos contribuyeron escasamente en las disimilitudes entre grupos y subgrupos.

En contraste a este escenario, el nMDS desarrollado con los datos de dieta posteriores a la NHV ofreció una confusa representación gráfica de las diferencias entre territorios, dado que el valor de estrés fue mayor de 0,2 (Fig. 6). Por lo tanto, las diferencias en la composición alimenticia del águila perdicera después de la irrupción de la enfermedad no derivaron en un patrón espacialmente reconocible.

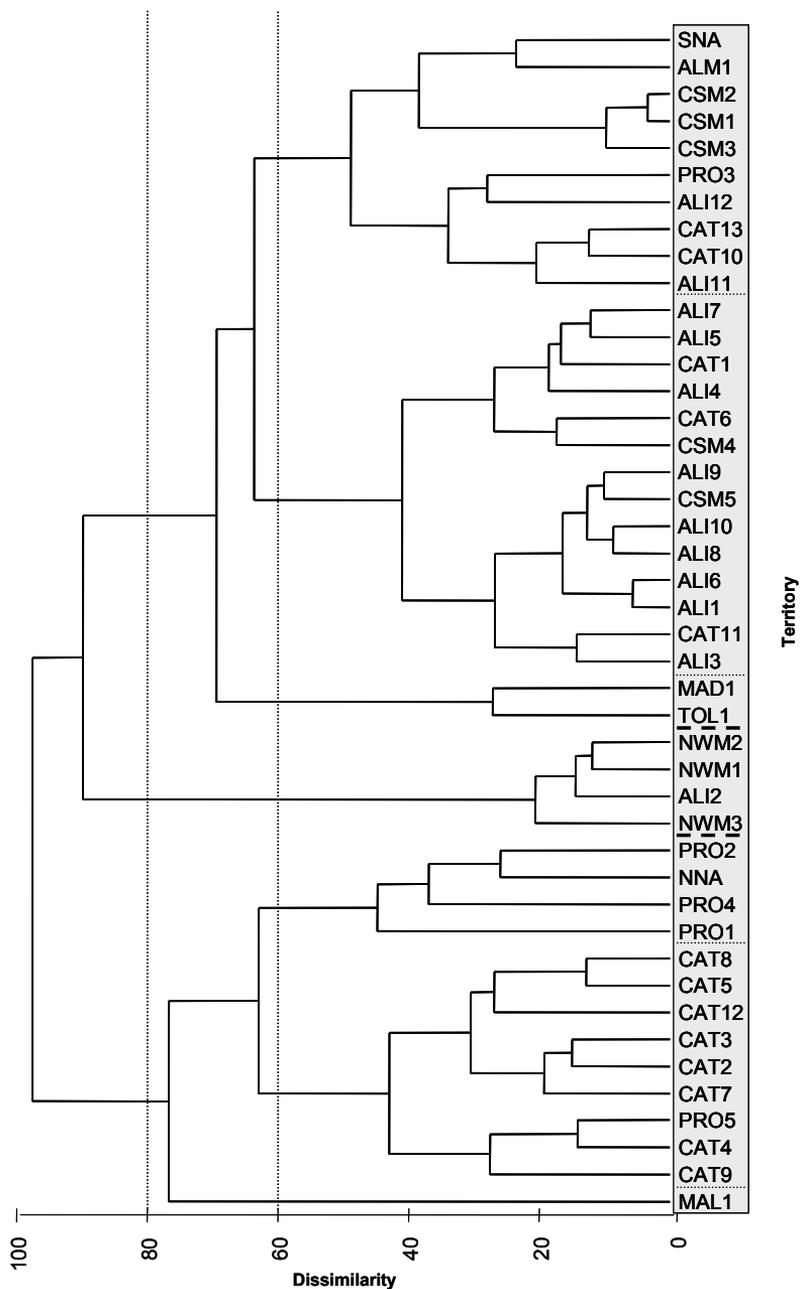
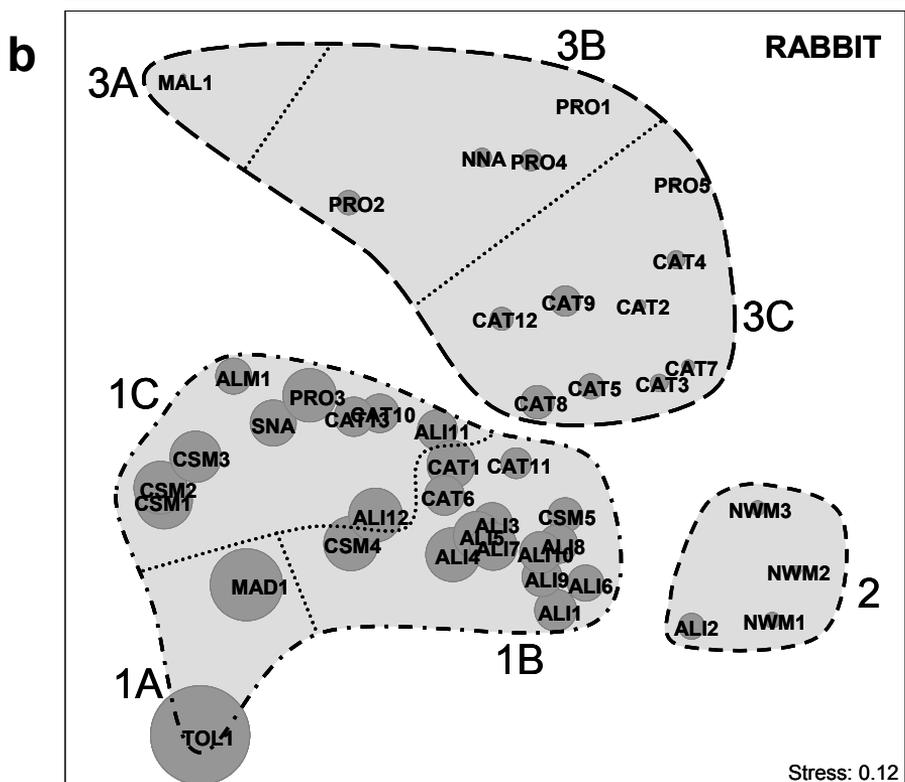
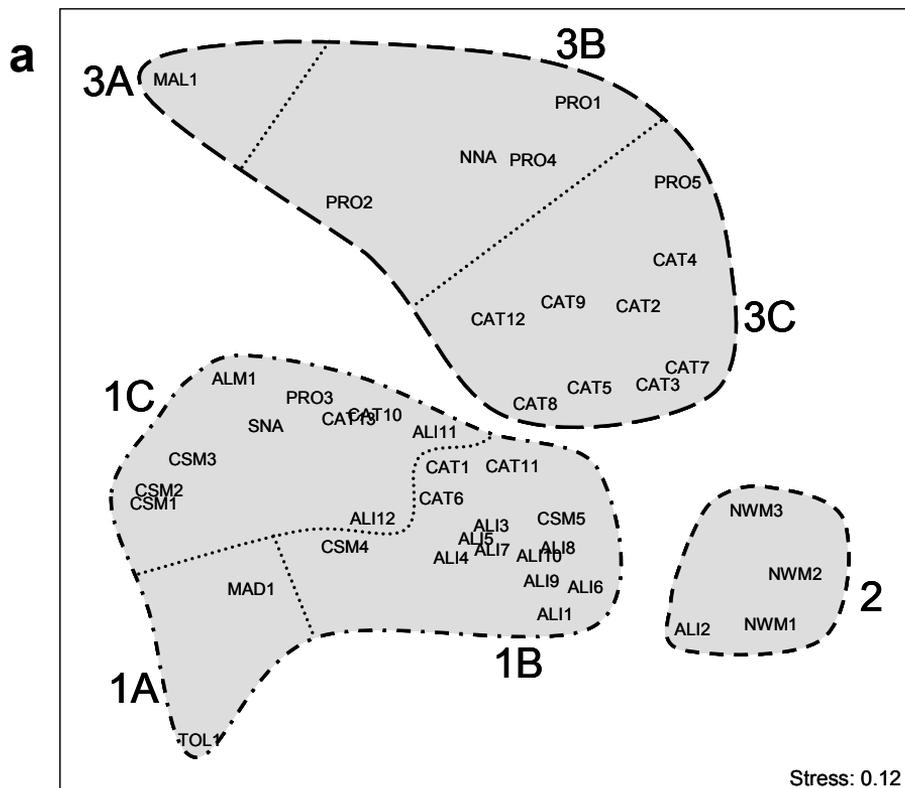
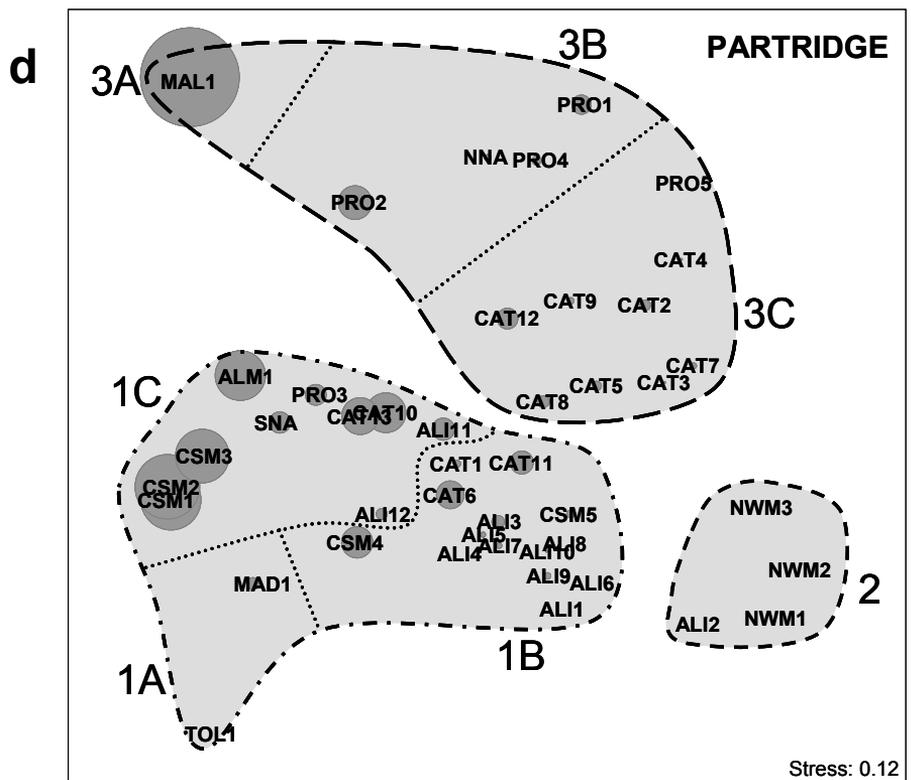
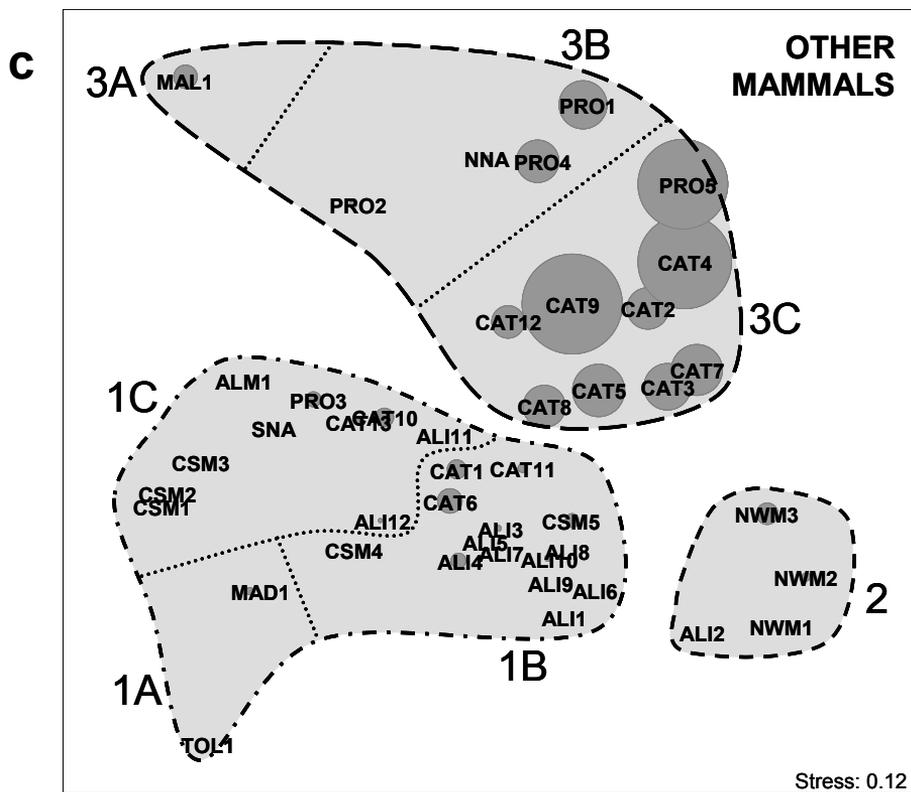
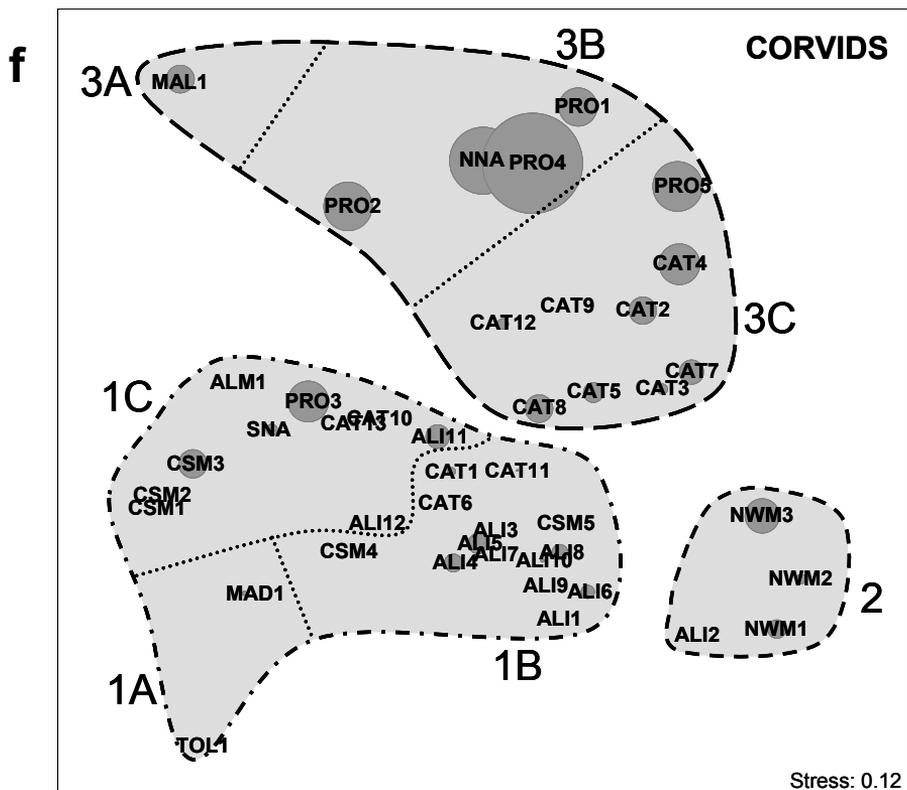
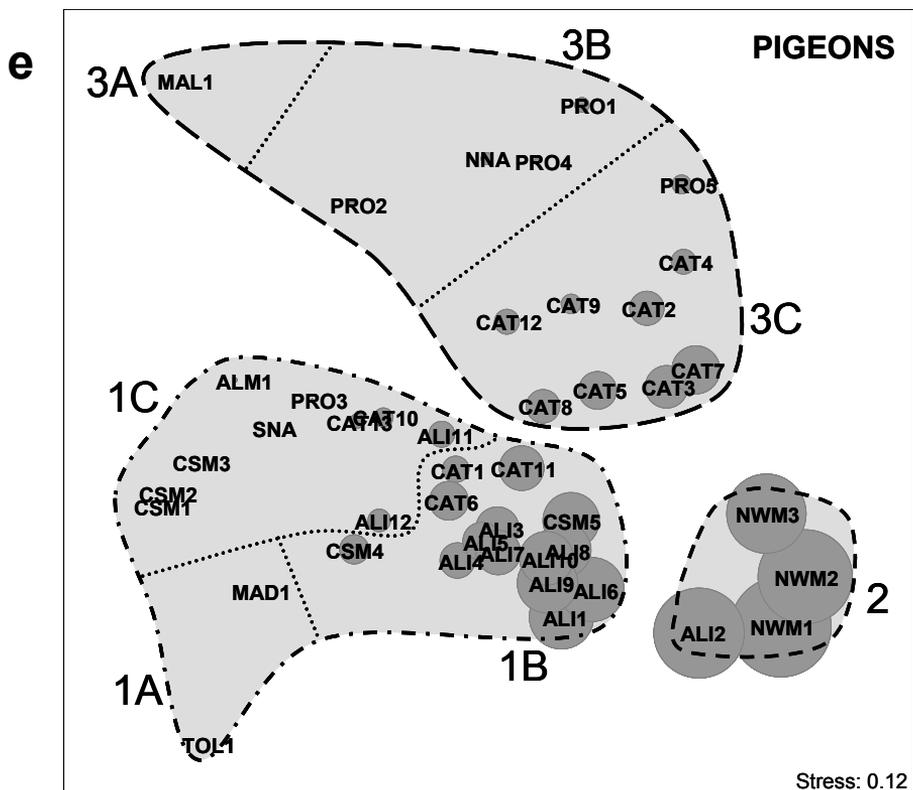


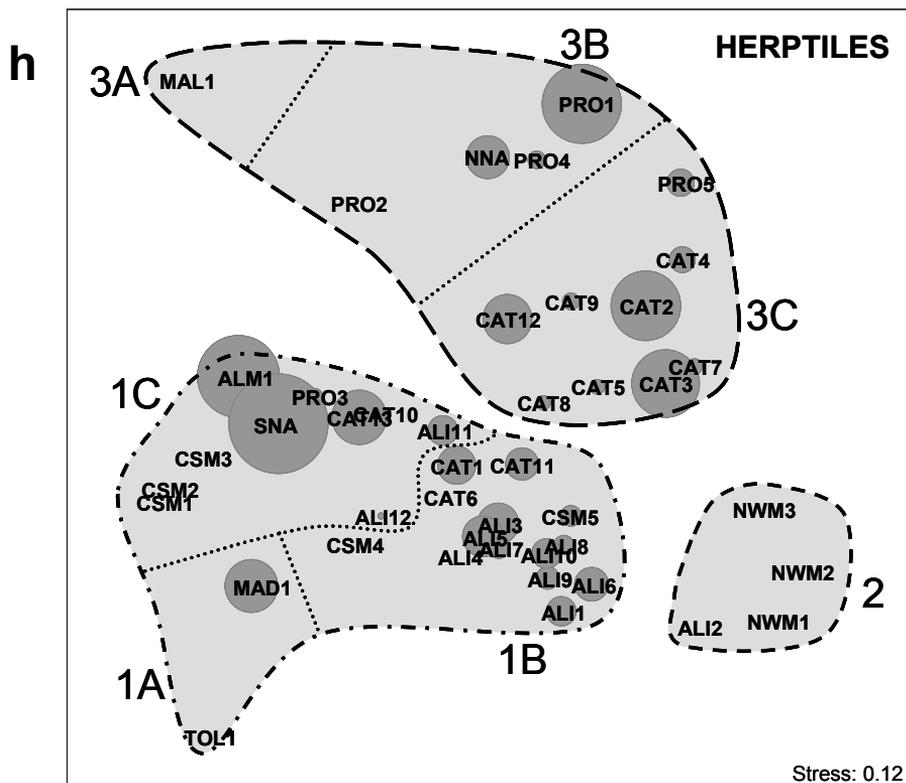
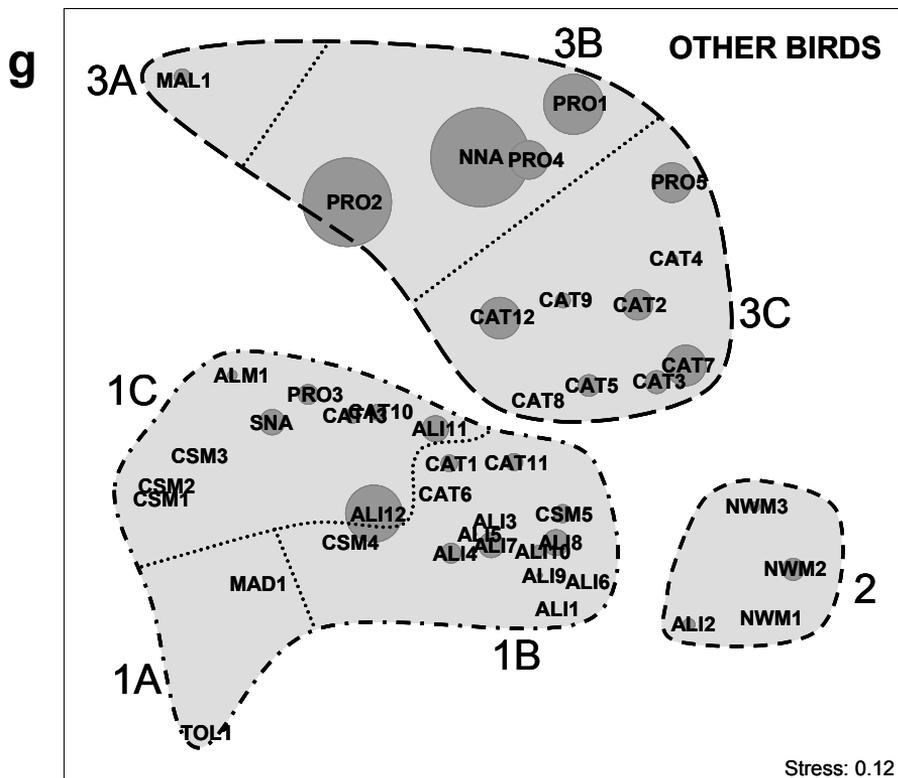
Figura 4. Dendrograma mostrando el clustering jerárquico aglomerativo efectuado a partir de las disimilitudes Bray-Curtis entre las dietas de los diferentes territorios de águila perdicera analizados antes de la epidemia de NHV. Mediante líneas de puntos se indican los niveles de disimilitud a 80% y 60%.

Figura 5. (pags. siguientes) Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios antes de la epidemia de NHV, una vez los clusters jerárquicos aglomerativos para las mismas disimilitudes fueron sobrepuestos en el diagrama de ordenación de dos dimensiones (ver significado de las abreviaturas de los territorios en el Anexo 1). En los diagramas b-h, el tamaño de las burbujas representa la proporción media de cada categoría de presa en la dieta.









b

Prey category	Comparisons		
	Within Group 1		
	($P=0.001$, Global $R=0.757$)		
	1A vs. 1B		
	(AvD = 50.87, $P=0.008$, $R=0.986$)		
	Subgr. 1A	Subgr. 1B	%
Rabbit	86.45	42.82	42.96
Pigeons	0.00	36.24	35.68
	1A vs. 1C		
	(AvD = 44.87, $P=0.015$, $R=0.745$)		
	Subgr. 1A	Subgr. 1C	%
Rabbit	86.45	47.01	43.95
Partridge	4.30	27.45	25.88
	1B vs. 1C		
	(AvD = 40.16, $P=0.01$, $R=0.699$)		
	Subgr. 1B	Subgr. 1C	%
Pigeons	36.24	6.73	36.81
Partridge	6.53	27.45	27.42
	Within Group 3		
	($P=0.001$, Global $R=0.837$)		
	3A vs. 3B		
	(AvD = 63.21, $P=0.2$)		
	Subgr. 3A	Subgr. 3B	%
Partridge	71.40	12.20	46.84
Other birds	4.80	22.00	13.61
	3A vs. 3C		
	(AvD = 69.14, $P=0.1$)		
	Subgr. 3A	Subgr. 3C	%
Partridge	71.40	5.74	47.48
Pigeons	0.00	24.48	17.70
	3B vs. 3C		
	(AvD = 43.72, $P<0.001$, $R=0.778$)		
	Subgr. 3B	Subgr. 3C	%
Pigeons	7.25	24.48	19.71
Other mammals	10.55	24.92	17.48
Other birds	22.00	7.68	16.51

Tabla 1.
Resultados del análisis SIMPER y el ANOSIM de una vía (valores de R y niveles de significación P) sobre la proporción media de las categorías de presa que mostraron una mayor contribución (%) a la disimilaridad media (AvD) entre grupos (a) y subgrupos (b) en el MDS.

a

Prey category	Comparisons		
	1 vs. 2		
	(AvD = 57.10, $P<0.001$, $R=0.649$)		
	Group 1	Group 2	%
Pigeons	22.10	70.90	42.96
Rabbit	47.79	16.55	27.52
	1 vs. 3		
	(AvD=54.06, $P<0.001$, $R=0.589$)		
	Group 1	Group 3	%
Rabbit	47.79	18.03	27.56
Other mammals	2.20	19.71	16.51
Pigeons	22.10	17.81	16.24
	2 vs. 3		
	(AvD=59.06, $P=0.001$, $R=0.655$)		
	Group 2	Group 3	%
Pigeons	70.90	17.81	45.16
Other mammals	3.03	19.71	14.60

1.3.4. Preferencias de presas e influencia de la NHV

El conejo fue la única presa que redujo la diversidad trófica del águila perdicera en el área estudiada. Aunque la asociación entre la frecuencia de consumo de conejo y H' fue significativa en ambos periodos, dicha asociación fue más débil tras la NHV (Tabla 2, Fig. 7). En contraste, 'otros mamíferos', córvidos y herpetos estuvieron positivamente relacionados con el índice de diversidad trófica antes de la NHV, aunque después de la epidemia la relación fue menos robusta. La frecuencia en la dieta de 'otras aves' únicamente se relacionó positivamente con H' antes de la NHV (Tabla 2).

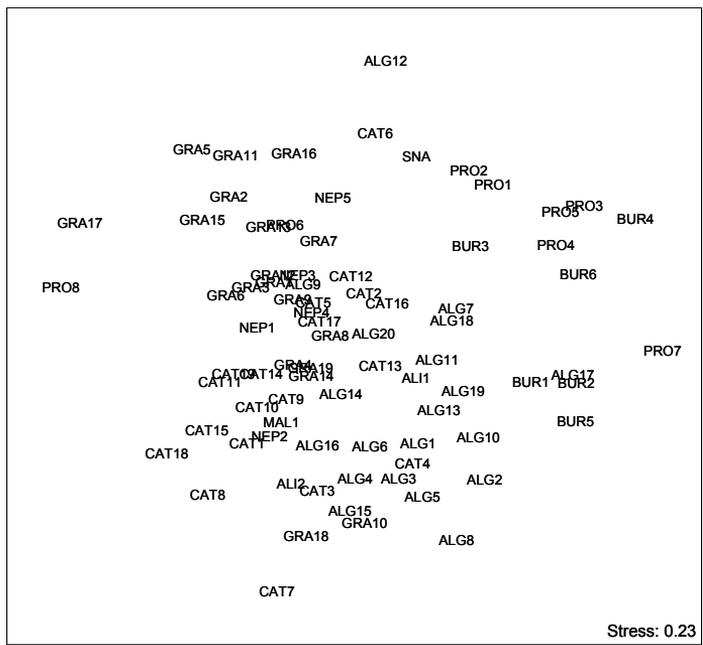


Figura 6. Ordenación MDS comparando la dieta del águila perdicera en diferentes territorios después de la epidemia de NHV (ver significado de las abreviaturas de los territorios en el Anexo 1).

Tabla 2. Correlaciones de Pearson (r) entre la frecuencia relativa de cada grupo presa y la diversidad trófica (H'). *: p<0.05; **: p<0.01; ***: p<0.001; ns: no significativo.

Relación	Antes NHV		Después NHV	
	r	p	r	p
% rabbit / H'	-0.561	***	-0.269	*
% other mammals / H'	0.525	***	0.240	*
% partridge / H'	-0.122	ns	-0.184	ns
% pigeons / H'	-0.164	ns	-0.160	ns
% corvids / H'	0.471	***	0.331	**
% other birds / H'	0.569	***	0.061	ns
% herptiles / H'	0.456	***	0.428	***

Tabla 3. Relación entre la frecuencia relativa en dieta de los diferentes grupos presa antes (mitad inferior izquierda) y después (mitad superior derecha) de la NHV. Se muestran los valores de r. *: p<0.05; **: p<0.01; ***: p<0.001; sin asterisco y sin negrita: no significativo.

	% rabbit	% other mammals	% partridge	% pigeons	% corvids	% other birds	% herptiles
% rabbit	-	-0.258*	0.153	-0.277*	-0.480***	-0.277*	0.082
% other mammals	-0.501***	-	-0.268*	-0.137	-0.060	-0.196	0.155
% partridge	0.037	-0.189	-	-0.223*	-0.208	-0.336**	-0.107
% pigeons	-0.338*	-0.121	-0.576***	-	-0.161	-0.306**	-0.210
% corvids	-0.455***	0.361*	-0.071	-0.241	-	0.223*	-0.266*
% other birds	-0.415**	0.173	-0.092	-0.215	0.555***	-	-0.170
% herptiles	-0.147	0.080	-0.097	-0.222	-0.003	0.176	-

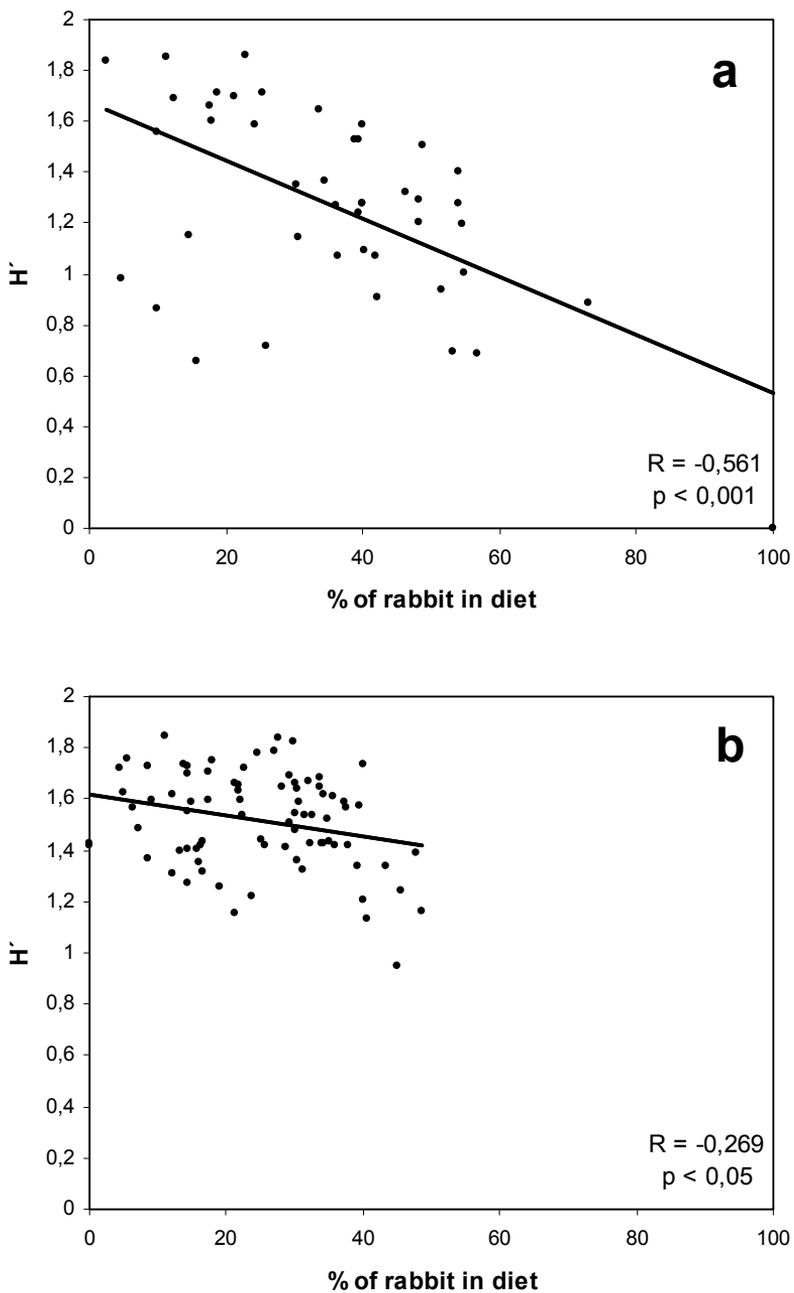


Figura 7. Relación entre la frecuencia relativa de conejo en dieta y la diversidad trófica (H') del águila perdicera antes (a) y después (b) de la NHV.

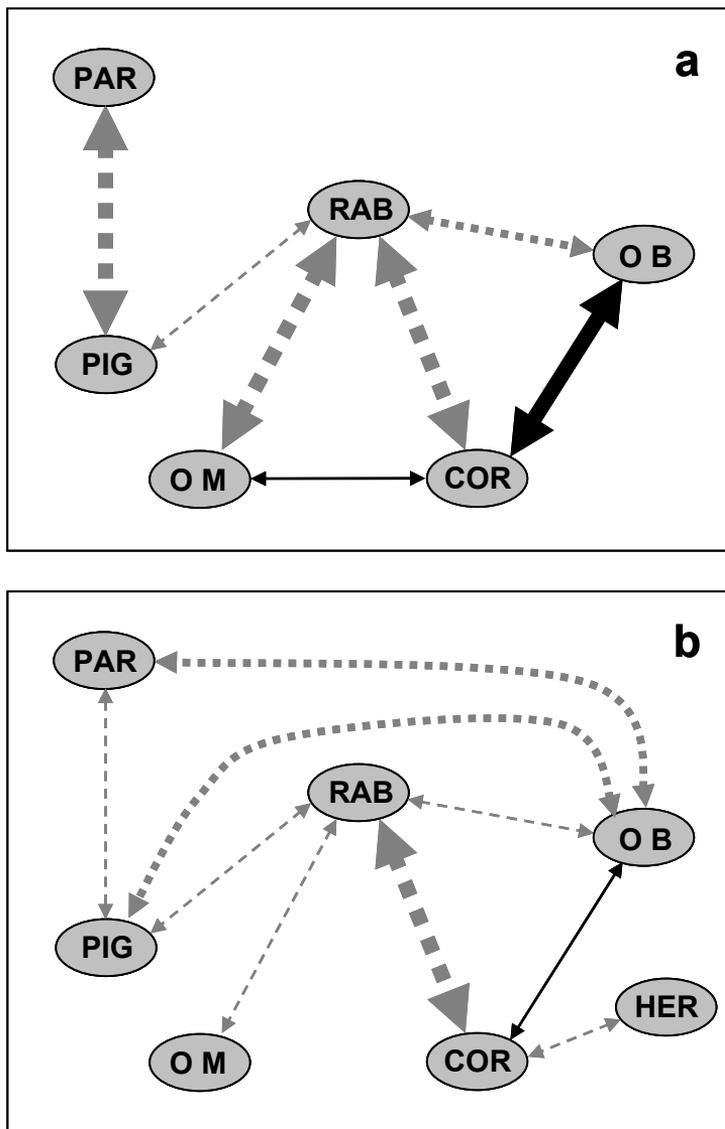


Figura 8. Modelo conceptual explicando las interacciones entre los diferentes grupos presa en la dieta del águila perdicera antes (a) y después (b) de la NHV, de acuerdo a los resultados obtenidos en esta revisión (Tabla 3). Flechas continuas negras: relación positiva; Flechas discontinuas grises: relación negativa; Flechas delgadas: $p < 0.05$; flechas intermedias: $p < 0.01$; flechas gruesas: $p < 0.001$; RAB: conejo; O M: 'otros mamíferos'; PAR: perdiz; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: 'otras aves'; HER: herpetos.

Las relaciones dentro de la dieta entre el conejo y el resto de grupos presa permanecieron entre periodos, de modo que la proporción de conejo en la dieta estuvo inversamente relacionada con la de 'otros mamíferos', palomas, córvidos y 'otras aves'. No obstante, dichas asociaciones se debilitaron en general tras la NHV (Tabla 3, Fig. 8). Se detectaron también otras asociaciones entre otros grupos, siendo la relación

negativa entre perdiz y palomas respecto a 'otras aves' aparecida tras la NHV especialmente destacable (Tabla 3, Fig. 8).

1.4. Discusión

1.4.1. Efectos de la NHV en los patrones tróficos temporales y la preferencia de presas

Se encontró un cambio sustancial a largo plazo en la composición de la dieta del águila perdicera en el oeste de Europa relacionado con la epidemia de NHV, que en general supuso una reducción de un tercio en el consumo de conejo. Esto coincide con la respuesta general de los depredadores ibéricos a la irrupción de la NHV (Real, 1991; Fernández, 1993; Tella & Mañosa, 1993; Mañosa, 1994; Villafuerte *et al.*, 1996; Martínez & Zuberogoitia, 2001; Martínez & Calvo, 2001). En el caso del águila perdicera, el descenso del conejo en la dieta (del 30%) no pareció ser proporcional al experimentado por la población silvestre de conejo (del 70% en promedio; Virgós *et al.*, en prensa), lo que sugiere cierta preferencia y una respuesta funcional del águila perdicera hacia esta presa. Dado que los conejos enfermos de NHV mueren súbitamente (Marcato *et al.*, 1991), una mayor disponibilidad de conejos moribundos durante el periodo reproductor del águila no puede explicar esta fuerte discrepancia, por lo que es más probable un incremento en el esfuerzo de forrajeo por parte de las águilas (Fernández, 1993). Esta circunstancia situaría al águila perdicera en una posición intermedia (Pyke *et al.*, 1977; Glasser, 1982; Stephens & Krebs, 1986) entre un típico depredador generalista y un especialista estricto en el conejo, como el águila imperial ibérica (Delibes, 1978; González, 1991; Ferrer & Negro, 2004) o el lince ibérico (Delibes, 1980; Ferrer & Negro, 2004; Gil-Sánchez *et al.*, 2006).

La idea de que el conejo es positivamente seleccionado por el águila perdicera es apoyada por la fuerte asociación negativa entre la diversidad trófica y el consumo de conejo por parte del águila (Fig. 7) y por el aumento de la diversidad trófica después del descenso en la población de conejos causada por la NHV, ya que la teoría clásica de depredación postula que la presa cuya frecuencia en la dieta de un depredador reduzca la diversidad trófica es la presa preferida de dicho depredador (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977; Stephens & Krebs, 1986; Futuyama & Moreno, 1988). No obstante, a menudo se ha argüido que esta relación carece de valor por representar un argumento circular. Un reciente estudio (Lozano *et al.* 2006) reveló de manera empírica que, efectivamente, esta asunción no es siempre cierta cuando se generaliza más allá del ámbito geográfico de estudio, pero que sí parece ser válida si la investigación y las conclusiones se circunscriben a un área de estudio donde hayan sido controlados o considerados todos los posibles contextos ecológicos (es decir, disponibilidad de presas). Nuestro estudio probablemente consideró la mayor parte de escenarios posibles en cuanto a la disponibilidad de las presas principales del águila perdicera en la mitad oeste de la Europa continental mediterránea. En consecuencia, teniendo en cuenta las relaciones mostradas en la Tabla 2 y representadas en parte en la Fig. 7, podemos aventurar que, globalmente, el conejo es la presa preferida o más rentable para el águila perdicera en la parte occidental de la distribución europea de esta rapaz. A escala local, sin embargo, es posible encontrar ligeras desviaciones a este patrón general. Así, en los territorios del sur de Portugal, donde los conejos son escasos, Palma *et al.* (2006) encontraron que las palomas también redujeron la diversidad trófica, justo como el conejo, hecho que podría ser explicado por un efecto combinado de la

escasez de conejo y cambios alimenticios acontecidos entre el inicio y el final del periodo reproductor (Palma *et al.* 2006). En cualquier caso, en este área el consumo de palomas estuvo restringido a los periodos y territorios con menor abundancia de conejos (Palma *et al.* 2006).

A escala global, ‘otros mamíferos’, córvidos, ‘otras aves’ y herpetos funcionaron como presas de sustitución (aquellas que incrementaron la diversidad trófica) para el águila perdicera antes de la NHV. Coincidiendo con la irrupción de la NHV, el papel de estos grupos presa en la dieta del águila cobró una mayor importancia. Este escenario fue probablemente el resultado de dos factores. En primer lugar, el dramático descenso en las poblaciones de conejo probablemente forzó a las águilas a capturar con más frecuencia de lo habitual presas alternativas, lo que condujo a la relajación de la fuerte asociación negativa entre la diversidad trófica del águila y el porcentaje de conejo en su dieta existente antes de la NHV. De acuerdo a la hipótesis de las presas alternativas (Angelstam *et al.*, 1985), la escasez de conejos causada por la NHV otorgaría a otras presas (particularmente las de sustitución) una relevancia mayor, lo cual compensaría la disminución de la principal presa. Por otro lado, determinadas presas, como gaviotas, ardeidos, faisanes o estorninos, parecen haber incrementado sus niveles poblacionales desde comienzos de la década de 1990 en numerosos lugares del rango de distribución del águila perdicera (Martí & del Moral, 2003; obs. pers.). En combinación, estas nuevas situaciones (rarefacción del conejo y cambios en la comunidad de presas alternativas) implicaron inéditas, y más complejas, relaciones tróficas después de la NHV. La creciente expansión de estas “nuevas” especies presa y otras recientemente incorporadas a la fauna silvestre europea, como la tórtola turca o algunas cotorras, es previsible que compliquen aún más los patrones tróficos del águila perdicera en el oeste de Europa en el actual contexto de escasez generalizada de conejo.

Estudios previos han descrito una cierta selección positiva (Gil-Sánchez, 1998) y una respuesta funcional (Palma *et al.*, 2006) del águila perdicera hacia el conejo, y recientemente se ha encontrado que las águilas dispersantes y las territoriales (fuera del periodo reproductor), que tienen mayores facilidades para explotar las áreas de campeo más rentables, consumen más conejos que las aves en reproducción (ver capítulos 2 y 3). A escala continental, por tanto, el águila perdicera parece comportarse como un depredador especialista facultativo (Glasser, 1982), de modo que el conejo sería la presa preferida cuando es abundante pero otras presas adquieren mayor relevancia cuando éste escasea.

1.4.2. Efectos de la NHV en los patrones tróficos geográficos

Antes de la NHV se encontraron claros patrones geográficos en la dieta del águila perdicera en Europa occidental, y el hecho de que el conejo fuese la presa clave determinante de dichos patrones espaciales apoya la idea de que esta especie es la presa preferida del águila en el oeste del continente (Stephens & Krebs, 1986), tal y como acabamos de mencionar. Varias tendencias espaciales pueden extraerse de nuestros datos. A grandes rasgos, las águilas del centro del España y algunas localidades de la costa mediterránea española consumieron principalmente conejos; por el contrario, las águilas de territorios franceses y del interior del norte de España se caracterizaron por incluir pocos conejos en su dieta, lo cual coincide con el mapa de densidades de esta especie (Blanco & Villafuerte, 1993; Virgós *et al.*, en prensa). En relación a otras presas, el consumo de palomas estuvo claramente restringido a la

franja costera mediterránea de España y Francia (y el sur de Portugal; Palma *et al.*, 1984), y 'otros mamíferos' y 'otras aves' siguieron un gradiente latitudinal, de forma que estas dos categorías de presas fueron más frecuentemente capturadas en las localidades norteñas, donde el conejo es en general más escaso (Blanco & Villafuerte, 1993; Virgós *et al.*, en prensa).

El patrón biogeográfico asociado al conejo en la dieta de las águila perdiceras europeas se rompió al irrumpir la NHV. Siguiendo un modelo estructurado por edades (Calvete, 2006), el impacto de la enfermedad ha sido propuesto como altamente variable en poblaciones de conejo de densidades intermedias. Las poblaciones de conejo incluidas en los territorios de águila perdicera fueron principalmente de baja-media densidad previamente a la NHV (Real, 1991), debido a que este depredador ocupa para la reproducción hábitats de baja-media capacidad de carga, habitualmente montañas de pequeña entidad con suelos duros difícilmente excavables por los conejos (Fa *et al.*, 1999; Calvete *et al.*, 2004). Por lo tanto, es probable que la distribución actual del conejo en los territorios de reproducción del águila perdicera no se ajuste a ninguna tendencia geográfica continua, al menos de forma tan clara a como lo hacía antes de la NHV (Fa *et al.*, 1999; Virgós *et al.*, 2003; Calvete *et al.*, 2004; Fernández, 2005; Calvete, 2006), tal y como la dieta de las águilas puso de manifiesto. Los patrones tróficos espaciales del depredador parecieron ser, por tanto, un fiel reflejo de las dinámicas y densidades poblacionales de la presa preferida, en este caso el conejo.

En resumen, los patrones geográficos en la dieta del águila perdicera en Europa occidental parecen estar principalmente conducidos por el patrón de distribución espaciotemporal del conejo y, en menor medida, por las características ambientales locales (territorios) condicionantes de la presencia y abundancia de especies presa alternativas, las cuales adquirieron mayor relevancia después de la NHV.

Cuatro décadas antes de la NHV, el conejo sufrió otra fuerte epidemia causada por otra enfermedad, la mixomatosis, que produjo un descenso del 80-90% en el número de conejos presentes en la naturaleza (Blanco, 1998; Fenner & Fantini, 1999). Junto con la NHV, la población de conejo ha experimentado un drástico descenso en cinco o seis décadas, de modo que la densidad actual es aproximadamente el 10% de los niveles originales (Ceballos, 1991; Blanco, 1998; Fenner & Fantini, 1999; Angulo & Cooke, 2002). Esto ha provocado la reciente inclusión de la especie en la Lista Roja de los Mamíferos de España (categoría VU A2abde; Sociedad Española para la Conservación y Estudio de Mamíferos, en prep.). Teniendo en cuenta que algunos depredadores ibéricos acusaron la primera epidemia del conejo (Delibes, 1978), los patrones tróficos del águila perdicera antes de la mixomatosis probablemente fueron incluso más claros que los aquí descritos justo antes de la NHV. Paralelamente, la presión sobre presas alternativas o complementarias podría haber sido menor antes de la mixomatosis.

1.4.3. Efectos últimos potenciales de la NHV sobre los depredadores y los sistemas naturales

Es necesario un mayor número de estudios para entender las consecuencias a largo plazo de las epidemias del conejo en el conjunto de la ecología del águila perdicera. La NHV provocó una fuerte reducción en la energía disponible para las águilas, por lo que explorar la influencia en la escasez de conejo en la supervivencia y éxito reproductor de la rapaz es particularmente interesante. A este respecto, Gil-Sánchez *et al.* (2004) no

encontraron efecto alguno de la composición alimenticia o la abundancia de presas en el resultado de la reproducción del águila perdicera, aunque estos autores estudiaron una única población del sur de España donde el conejo es aún moderadamente abundante. En contraste, se han sugerido efectos negativos de la escasez de conejo en otras regiones con menores densidades de esta presa, por ejemplo el norte de España (Real, 1991; Fernández *et al.*, 1998) y el sur de Francia (Cheylan, 1981). De acuerdo con esto, Fernández (1993) encontró que el número de pollos de águila real volados en una localidad del norte de España cayó a la mitad después de la NHV.

En adición a los efectos directos, la disminución de las poblaciones de conejo por la NHV estimuló la persecución ilegal de depredadores en España por parte de los cazadores (Villafuerte *et al.*, 1998). Esto probablemente contribuyó a incrementar la tasa de mortalidad no natural del águila perdicera, tal y como sucedió en el caso de otra especie de ave de presa europea, el milano real (Villafuerte *et al.*, 1998), ya que el águila habita medios típicamente explotados para la caza menor, y la persecución ilegal por parte de cazadores es una de las dos mayores causas de mortalidad no natural en esta especie (Real *et al.*, 2001). De manera similar, en algunas zonas el águila perdicera es percibida por la población humana local como una amenaza para las actividades relacionadas con las palomas de competición. Consecuentemente, las poblaciones de águilas enclavadas en la costa levantina española (la región española con mayor tradición de palomas de competición y donde las águilas capturaron más palomas; ver Resultados) han sufrido acusados declives durante las tres últimas décadas debido en parte a la persecución ejercida por los colombicultores (Real *et al.*, 2001; Sánchez-Zapata *et al.*, 1995). El incremento en el consumo de palomas por parte de las águilas perdiceras acontecido después de la NHV (Fig. 2) pudo haber acrecentado esta fuente de conflicto. En el mismo sentido, la nueva relativamente mayor importancia en la dieta de otras especies cinegéticas como los zorzaes podría contribuir a intensificar la percepción en general negativa de las águilas por parte de los cazadores.

Los cambios en la dieta de un depredador pueden ser resultado de factores intrínsecos (Wainwright, 1988; Walton *et al.*, 1992; Jackson *et al.*, 2004) o extrínsecos. Estas últimas causas pueden generar problemas de conservación cuando dan lugar a continuas y no cíclicas reducciones en las poblaciones de la presa preferida por el depredador, como es el caso que nos ocupa. Se han descrito varias consecuencias negativas proximales del declive del conejo por la NHV para diversas especies de la comunidad mediterránea de depredadores (Fernández, 1993; Tella & Mañosa, 1993; Villafuerte *et al.*, 1996; Martínez & Zuberogitia, 2001; Martínez & Calvo, 2001), altamente dependiente del conejo (esta presa significa >20% en la dieta de 19 de los 48 depredadores ibéricos; ver una revisión en Moleón, 2007). Sin embargo, las posibles consecuencias a largo plazo en la viabilidad de las poblaciones de depredadores u otras especies presa, directa o indirectamente relacionados con el conejo, son desconocidas. Extrapolando nuestros resultados, los efectos de la NHV sobre los patrones tróficos detectados para el caso del águila perdicera podrían ser un resultado esperable para un gran número de depredadores mediterráneos, y las consecuencias para algunos de ellos, como el águila imperial ibérica o el lince ibérico, críticamente dependientes del conejo (Delibes, 1980; González, 1991; Gil-Sánchez *et al.*, 2006), podrían ser especialmente comprometidas (Ferrer & Negro, 2004).

También es predecible que la mayor presión de depredación después de la NHV afecte negativamente a las principales especies presa alternativas. El fenómeno de la hiperdepredación (o, en sentido amplio, sobreexplotación) puede potencialmente desembocar en reducciones de la población de una presa secundaria cuando una presa diferente indirectamente induce mayores niveles de depredación en dicha presa

secundaria por medio de los depredadores compartidos (Courchamp *et al.*, 2000; Roemer *et al.*, 2001; Kristan & Boarman, 2003; Whelan *et al.*, 2003), proceso que encajaría bien con el patrón encontrado en nuestro sistema de estudio. En relación a la NHV, ya han sido descritos algunos efectos de la hiperdepredación, de modo que las epidemias de esta enfermedad pudieron haber sido el desencadenante de un incremento en la depredación de pollos de alimoche y azor por parte de búhos reales, cuya principal presa antes de la NHV fue el conejo (Tella & Mañosa, 1993).

En conclusión, en este capítulo hemos mostrado cómo una EIE es capaz de alterar a gran escala la ecología trófica de un depredador a través de la drástica disminución de la población de la principal especie presa. La reducción mediada por EIEs en la disponibilidad de las presas puede por consiguiente acarrear consecuencias negativas no sólo para la especie presa hospedadora de la enfermedad sino también para otras especies, como los depredadores de dicha presa o las especies presa alternativas de éstos. En consecuencia, es necesario diseñar estrictas directrices que conduzcan a estrategias efectivas en prevenir la diseminación de la "polución por patógenos" (Daszak *et al.*, 2000), ya que ésta amenaza a la biodiversidad no sólo a nivel de población o especie, sino a escala de comunidad o, incluso, ecosistema (Daszak *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2002; Daszak *et al.*, 2003; Anderson *et al.*, 2004).

1.5. Bibliografía

- Anderson, P.K., Cunningham, A.A., Patel, N.G., Morales, F.J., Epstein, P.R., Daszak, P. 2004. Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends Ecol. Evol.* 19: 535-544.
- Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals of Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarctic Ecol.*, 8: 285-298.
- Angulo E., Cooke B. 2002. First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit. *Mol. Ecol.*, 11: 2703-2709.
- Arroyo B., Ferreiro E., Garza V. 1995. *El águila perdicera (Hieraaetus fasciatus) en España. Censo, reproducción y conservación.* ICONA. Madrid.
- Avella, F.J. 1978. *Hieraaetus fasciatus* alimentándose de carroña. *Ardeola*, 24: 212-215.
- Bergerud, A.T., Elliot, J.P. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Can. J. Zool.*, 64: 1515-1529.
- Blanco, J.C. 1998. *Mamíferos de España. Vol. II. Cetáceos, Artiodáctilos, Roedores y Lagomorfos de la Península Ibérica, Baleares y Canarias.* Editorial Planeta S. A. Barcelona.
- Blanco, J.C., Villafuerte, R. 1993. *Factores ecológicos que influyen sobre las poblaciones de conejos. Incidencia de la enfermedad hemorrágica.* Informe técnico. TRAGSA.
- Bray, J.R., Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325-349.
- Calvete, C. 2006. Modeling the effect of population dynamics on the impact of rabbit haemorrhagic disease. *Conserv. Biol.*, 20: 1232-1241.
- Calvete, C., Estrada, R., Angulo, E., Cabezas-Ruiz, S. 2004. Habitat factors related to wild rabbit conservation in an agricultural landscape. *Landscape Ecol.*, 19: 533-544.
- Ceballos, O. 1991. *Repercusión de la Parvovirus sobre las poblaciones del Conejo de campo Oryctolagus cuniculus en Navarra.* Informe técnico. Servicio de Medio Ambiente, Gobierno de Navarra.
- Cheylan, G. 1981. Sur le rôle déterminant de l'abondance des ressources dans le succès de reproduction de l'Aigle de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* en Provence. *Rapaces Méditerranéens*, 1: 95-99.

- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18: 117-143.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. 2001. *Primer v5. User Manual/Tutorial. Primer-E*. Plymouth.
- Clarke, K.R., Green, R.H. 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 46: 213-226.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd Ed. Primer-E. Plymouth.
- Courchamp, F., Langlais, M., Sugihara, G. 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *J. Anim. Ecol.*, 69: 154-164.
- Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife – Threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443-449.
- Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D. 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity Distrib.*, 9: 141-150.
- Dayan, T., Simberloff, D. 1996. *Patterns of size separation in carnivore communities*. Pp. 243-266. En: Gittleman, J.L. (ed.): *Carnivore behaviour, ecology and evolution 2*. Cornell Univ. Press.
- Delibes, M. 1978. Ecología alimenticia del águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) en el Coto Doñana durante la crianza de los pollos. *Doñana, Acta Vert.*, 5: 35-60.
- Delibes, M. 1980. Feeding ecology of Spanish lynx in the Coto Doñana. *Acta Theriol.*, 25: 309-324.
- Donázar, J.A., Hiraldo, F., Delibes, M., Estrella, R.R. 1989. Comparative food habits of the Eagle Owl *Bubo bubo* and the Great Horned Owl *Bubo virginianus* in six Palearctic and Nearctic biomes. *Ornis Scand.*, 20: 298-306.
- Fa, J.E., Sharples, C.M., Bell, D.J. 1999. Habitat correlates of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) distribution after the spread of RVHD in Cádiz province, Spain. *J. Zool.*, 249: 83-96.
- Fenner, F., Fantini, B. 1999. *Biological Control of Vertebrate Pests. The History of Mixomatosis – an Experiment in Evolution*. CABI Publishing. Wallingford.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. 2001. *Rapaces del Mundo*. Barcelona. Omega.
- Fernández, A., Román, J., de la Torre, J.A., Ansola, L.M., Santa María, J., Ventosa, R., Román, F., Palma, C. 1998. *Demografía y conservación de una población de Águila Perdicera Hieraaetus fasciatus en declive*. Pp. 305-322. En: Meyburg, B.U., Chancellor, R.D., Ferrero, J.J. (eds.): *Holarctic Birds of Prey. Proceedings of an International Conference*. ADENEX-WWGBP. Calamonte. España.
- Fernández, C. 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Rev. Ecol. Terre Vie*, 48: 323-329.
- Fernández, N. 2005. Spatial patterns in European rabbit abundance after a population collapse. *Landscape Ecol.*, 20: 897-910.
- Ferrer, M., Negro, J.J. 2004. The near extinction of two large European predators: super specialists pay a price. *Conserv. Biol.*, 18: 344-349.
- Futuyma D.J., Moreno G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 207-233.
- Geffen, E., Gompper, M.E., Gittleman, J.L., Luh, H.K., MacDonald, D.W., Wayne, R.K. 1996. Size, life-history traits, and social organization in the canidae: a reevaluation. *Am. Nat.*, 147: 140-160.
- Gil-Sánchez J.M. 1998. Selección de presa por el Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante el periodo de nidificación en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 45: 151-160.
- Gil-Sánchez J.M. 2000. Efecto de la altitud y la disponibilidad de presas en la fenología de puesta del Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 47: 1-8.
- Gil-Sánchez, J.M., Pleguezuelos, J.M. 2001. Prey and prey-size selection by the short-toed eagle (*Circaetus gallicus*) during the breeding season in Granada (southeastern Spain). *J. Zool.*, 255: 131-137.

- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Gil-Sánchez, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Bueno-Segura, J. 2006. Feeding ecology of Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain). *Acta Theriol.*, 51: 85-90.
- Glasser, J.W. 1982. A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists. *Am. Nat.*, 119: 250-262.
- Gompper, M.E., Gittleman, J.L. 1991. Home range scaling: intraspecific and comparative trends. *Oecologia*, 87: 343-348.
- González, L.M. 1991. *Historia Natural del Águila Imperial Ibérica (Aquila adalberti Brehm, 1861). Taxonomía, población, análisis de la distribución geográfica, alimentación, reproducción y conservación.* ICONA. Madrid.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L., Turchin, P. 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, 82: 1505-1520.
- Herrera, C.M., Hiraldo, F. 1976. Food niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.*, 7: 29-41.
- Iezekiel, S., Bakaloudis, D.E., Vlachos, C.G. 2004. *The diet of the Bonelli's eagle Hieraaetus fasciatus, in Cyprus.* Pp. 581-587. En: Chancellor, R.D., Meyburg, B.U. (eds.): *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME.
- Jackson, A.C., Rundle, S.D., Attrill, M.J., Cotton, P.A. 2004. Ontogenetic changes in metabolism may determine diet shifts for a sit-and-wait predator. *J. Anim. Ecol.*, 73: 536-545.
- Jaksic, F., Marti, C.D. 1981. Trophic ecology of *Athene* owls in Mediterranean-type ecosystems: a comparative analysis. *Can. J. Zool.*, 59: 2331-2340.
- Jordano, P. 1981. Relaciones interespecíficas y coexistencia entre el águila real (*Aquila chrysaetos*) y el águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en Sierra Morena. *Ardeola*, 28: 67-87.
- Koenig, W.D., Liebhold, A.M. 2005. Effects of periodical cicada emergences on abundance and synchrony of avian populations. *Ecology*, 86: 1873-1882.
- Kristan, W.B., Boarman, W.I. 2003. Spatial patterns of risk of common raven predation on desert tortoises. *Ecology*, 84: 2432-2443.
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 34: 153-181.
- Kumar, S. 1993. Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) killing a blackbuck (*Antelope cervicapra*) fawn. *J. Raptor Res.*, 27: 218-219.
- Leiva, A., Pareja, G., Aragonés, J. 1994. Alimentación del Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Córdoba. *Aegyptus*, 12: 15-21.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Lozano, J., Moleón, P., Virgós, E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestres* Schreber 1775, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *J. Biogeogr.*, 33: 1076-1085.
- Mabragaña, E., Giberto, D.A. 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Günther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science Advance Access*, 12: 1-11.
- Mañosa, S. 1994. Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. *J. Raptor Res.*, 28: 84-92.
- Marcato, B.S., Benazzi, C., Vecchi, G., Galeotti, M., Della Salsa, L., Sarli, G., Lucidi, P. 1991. Clinical and pathological features of viral haemorrhagic disease of rabbits and the European brown hare syndrome. *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.*, 10: 371-392.
- Marchandeau, S., Chantal, J., Portejoie, Y., Barraud, S., Chaval, Y. 1998. Impact of viral hemorrhagic disease on a wild population of European rabbits in France. *J. Wildlife Dis.*, 34: 429-435.
- Martí, R., del Moral, J.C. (eds.) 2003. *Atlas de las Aves Reproductoras de España.* DGCN-SEO.

- Martínez, J.A., Zuberogoitia, I. 2001. The response of Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *J. für Ornitol.*, 142: 204-211.
- Martínez, J.E. 2002. *Ecología del Águila Calzada (Hieraetus pennatus) en ambientes mediterráneos*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- Martínez, J.E., Calvo, J.F. 2001. Diet and breeding success of eagle owl in southeastern Spain: effect of rabbit haemorrhagic disease. *J. Raptor Res.*, 35: 259-262.
- Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Carmona, D., Sánchez, J.A. 1994. Régime alimentaire de l'aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* durant la période de l'élevage des jeunes (Murcia, Espagne). *Alda*, 62: 53-58.
- Moleón, M. 2007. *El estudio del impacto de los predadores sobre las presas cinegéticas: un intento de compatibilizar caza y conservación*. Pp. 743-794. En: Barea-Azcón, J.M., Moleón, M., Travesí, R., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J.M., Tierno de Figueroa, J.M. (eds.): *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora en Ambientes Mediterráneos*. Sociedad Granatense de Historia Natural. Granada.
- Morse, S.S. 1995. Factors in the emergence of infectious diseases. *Emerg. Infect. Dis.*, 1: 7-15.
- Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*. T & A D Poyser. London.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M. 2000. Influence of prey densities in the distribution and breeding success of Bonelli's eagle (*Hieraetus fasciatus*): management implications. *Biol. Conserv.*, 93: 19-25.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M., Caro, J. 2005. Prey density, prey detectability and food habits: the case of Bonelli's eagle and the conservation measures. *Biol. Conserv.*, 123: 19-25.
- Ostfeld, R.S., Keasing, F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 15: 232-237.
- Palma, L., Cancela da Fonseca, L., Oliveira, L. 1984. L'alimentation de l'aigle de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*) dans la cote portugaise. *Rapinyaires Mediterranais*, 2: 87-96.
- Palma, L., Beja, P., Pais, M., Cancela da Fonseca, L. 2006. Why do raptors take domestic prey? The case of Bonelli's eagle and pigeons. *J. Appl. Ecol.*, 43: 1075-1086.
- Partridge, L., Green, P. 1985. *Intraspecific feeding specialization and population dynamics*. Pp. 207-226. En: Sibly R.M., Smith R.H. (eds.): *Behavioural Ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications.
- Pyke, G.H., Pulliam, R., Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- Real J. 1987. Evolución cronológica del regimen alimenticio de una población de *Hieraetus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. *Rapaci Mediterranei III*, Vol. XII: 185-205.
- Real, J. 1991. *L'aliga perdiguera Hieraaetus fasciatus a Catalunya: status, ecologia trófica, biología reproductora i demografia*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Real J. 1996. Biases in diet study methods in the Bonelli's eagle. *J. Wildlife Manage.*, 60: 632-638.
- Real, J. 2004. *Águila-Azor Perdicera*, *Hieraetus fasciatus*. Pp. 154-157. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J.C. (eds.): *Libro Rojo de las Aves de España*. DGB-SEO/Birdlife.
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1996. *Estatus, demografía y conservación del águila perdicera (Hieraetus fasciatus) en el Mediterráneo*. Pp. 83-90. En: Muntaner, J., Mayol, J. (eds.): *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas*. SEO/Birdlife.
- Real J., Grande J.M., Mañosa S., Sánchez-Zapata J.A. 2001. Causes of death in different areas for Bonelli's Eagle *Hieraetus fasciatus* in Spain. *Bird Study*, 48: 221-228.
- Rico, L., Vidal, A., Villaplana, J. 1990. Datos sobre la distribución, reproducción y alimentación del águila perdicera *Hieraetus fasciatus* Vieillot, en la provincia de Alicante. *Medi Natural*, 2: 103-111.
- Roemer, G.W., Coonan, T.J., Garcelon, D.K., Bascompte, J., Laughrin, L. 2001. Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Anim. Conserv.*, 4: 307-318.

- Salvo, G. 1988. Dati preliminari sull'alimentazione dell'aquila de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*) in Sicilia. *Naturalista Sicil.*, 12: 119-120.
- Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J. F. 1998. Importance of birds and biases in diet study methods of Montagu's Harriers *Circus pygargus* in southeast Spain. *J. Raptor Res.*, 32: 254-256.
- Sánchez-Zapata, J.A., Sánchez, M.A., Calvo, J.F., Esteve, M.A. 1995. *Ecología de las Aves de Presa de la Región de Murcia*. Universidad de Murcia. Murcia.
- Sánchez-Zapata, J.A., Donázar, J.A., Delgado, A., Forero, M.G., Ceballos, O., Hiraldo, F. 2007. Desert locust outbreaks at the Sahel: resource competition, predation and ecological effects of pest control. *J. Appl. Ecol.*, 44: 323-329.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 2: 369-404.
- Simeon, D., Wilhelm, J.L. 1988. Essai sur l'alimentation annuelle de l'aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* en Provence. *Alauda*, 56: 226-237.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Tucker, G.M., Heath, M.F. (coord.) 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife International. Cambridge.
- Tella, J.L., Mañosa, S. 1993. Eagle Owl predation on Egyptian Vulture and Northern Goshawk: Possible effect of a decrease in European rabbit availability. *J. Raptor Res.*, 27: 111-112.
- Thompson, H.V., King, C.M. 1989. *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Villafuerte, R. 2002. *Oryctolagus cuniculus Linnaeus, 1758*. Pp: 464-467. En: Palomo, J., Gisbert, J. (eds.): *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*. DGCN-SECEM-SECEMU. Madrid.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Gortázar, C., Moreno, S. 1994. First epizootic of rabbit haemorrhagic disease in free living population of *Oryctolagus cuniculus* at Doñana National Park, Spain. *J. Wildlife Dis.*, 30: 176-179.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C., Lucientes, J. 1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia*, 59: 651-659.
- Villafuerte, R., Luco, D.F., Gortázar, C., Blanco, J.C. 1996. Effect on red fox litter size and diet after rabbit haemorrhagic disease in northeastern Spain. *J. Zool.*, 240: 764-767.
- Villafuerte R., Viñuela J., Blanco J.C. 1998. Extensive predator persecution caused by crash in a game species: the case of Red Kites and Rabbits in Spain. *Biol. Conserv.*, 84: 181-188.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Malo, A., Lozano, J., López-Huertas, D. 2003. Factors shaping European rabbit abundance in continuous and fragmented populations of central Spain. *Acta Theriol.*, 48: 113-122.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Lozano, J. (en prensa) Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodivers. Conserv.*
- Wainwright, P.C. 1988. Morphology and ecology: Functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology*, 69: 635-645.
- Walton, W.E., Hairston, N.G., Wetterer, J.K. 1992. Growth-related constraints on diet selection by sunfish. *Ecology*, 73: 429-437.
- Warwick, R.M., Platt, H.M., Clarke, K.R., Agard, J., Gobin, J. 1990. Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton Harbour, Bermuda. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138: 119-142.
- Watson, J. 1997. *The Golden Eagle*. T&AD Poyser.
- Weaver, W., Shannon, C.E. 1949. *The mathematical theory of communication*. Illinois Univ. Press.
- Whelan, C.J., Brown, J.S., Maina, G. 2003. Search biases, frequency-dependent predation and species co-existence. *Evol. Ecol. Res.*, 5: 329-343.
- Williams, E.S., Yuill, T., Artois, M., Fischer, J., Haigh, S.A. 2002. Emerging infectious diseases in wildlife. *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.*, 21: 139-157.

Anexo I. Información sobre los estudios utilizados en la revisión, dieta y diversidad trófica (H') del águila perdicera en el oeste de Europa. Los valores para el total de Europa en cada uno de los dos periodos se obtuvieron a partir de las frecuencias y los índices de diversidad medios de cada una de las áreas geográficas. Ver referencias completas en Bibliografía y Anexo 3.

Área geográfica	Código	País	Fuente	Periodo de estudio	Nº de territorios	% Conejo	% Otros mamíferos	% Perdiz	% Palomas	% Córvidos	% Otras aves	% Herpetos	H'	Nº de presas
Málaga	MAL	Spain	Sueltens and Van Groenendael 1971	Antes NHV	1	4.8	9.5	71.4	0	9.5	4.8	0	0.979	21
Almería	ALM	Spain	García 1975	Antes NHV	1	34.7	0	32.7	2	0	4.1	26.5	1.294	49
Central-South Murcia	CSM	Spain	Martínez et al. 1994	Antes NHV	5	50.2	1.1	31.4	13.2	1.9	1.1	1.1	1.201	199
North-west Murcia	NWM	Spain	Martínez et al. 1994	Antes NHV	3	13.4	4	0	72.3	7.1	3.2	0	0.931	96
Alicante	ALI	Spain	Rico et al. 1990, J. E. Martínez and L. Rico pers. comm. and L. A. Hernández and E. Pérez pers. comm.	Antes NHV	12	42.6	1	3.8	38.7	2.7	4.7	6.2	1.315	615
Toledo	TOL	Spain	Arroyo et al. 1976	Antes NHV	1	72.9	2.1	16.7	0	6.3	2.1	0	0.866	50
Madrid	MAD	Spain	Insausti 1986	Antes NHV	1	18.6	2.3	4.6	9.3	23.2	30.4	11.6	1.713	43
North Navarra	NNA	Spain	Elósegui 1976	Antes NHV	1	46.2	0	15.4	0	3.8	7.7	26.9	1.320	26
South Navarra	SNA	Spain	Real 1987, Real 1991, author's unpublished data	Antes NHV	13	28.4	16.8	11.3	24.4	4.7	5.9	8.6	1.769	1229
Catalonia	CAT	Spain	Sirmeon and Wilhelm 1988, author's unpublished data	Antes NHV	5	23.3	16.7	11.6	6.3	18.9	16.9	6.2	1.850	541
Provence	PRO	France	author's unpublished data	Antes NHV	44	37.1	5.1	18.9	15.1	7.2	7.4	9.2	1.284	2939
Europa			Gil-Sánchez et al. 1994, Gil-Sánchez et al. 2000, Gil-Sánchez et al. 2004, author's unpublished data	Después NHV	19	33.1	6.4	40.3	16.9	2.9	7.3	8	1.704	3465
Granada	GRA	Spain	author's unpublished data	Después NHV	1	32.7	5.7	32.2	19	0.9	2.1	7.7	1.530	99
Málaga	MAL	Spain	Pérez et al. 2005, J. L. Cantó and J. M. Pérez pers. comm.	Después NHV	2	28.7	0	19.7	32.5	2.3	1.5	1.9	1.490	93
Alicante	ALI	Spain	J. Román J. M. Baqués and J. Real pers. comm.	Después NHV	6	8.2	4.9	10.8	20.7	22.2	28.5	4.7	1.755	223
Burgos	BUR	Spain	O. Ceballos and J. A. Donazar pers. comm.	Después NHV	1	28.6	0	19	0	9.5	38.2	4.8	1.411	21
South Navarra	SNA	Spain	author's unpublished data	Después NHV	19	25.7	12.3	12.2	27.3	3.6	10.3	8.4	1.780	1871
Catalonia	CAT	Spain	Palma et al. 2006	Después NHV	20	22.2	0.1	18.2	32.5	8.6	18.2	0.9	1.580	1039
Algarbe	ALG	Portugal	Fráguas 1999	Después NHV	5	31.3	5.1	9	22.9	1.9	12.8	16.9	1.534	202
North-east Portugal	NEP	Portugal	author's unpublished data	Después NHV	8	16.8	14.8	10.1	8.9	20.4	22.2	6.8	1.871	251
Provence	PRO	France	author's unpublished data	Después NHV	81	25.3	5.5	19.1	20.1	8.0	17.2	6.7	1.630	7264

Anexo 2. Especies presa del águila perdicera en el oeste de Europa, tal y como se desprende de los estudios mostrados en los Anexos 1 y 3. El número de especies totales incluidas en cada una de las categorías de presas se muestra entre paréntesis. *: no confirmada.

Conejo (1)	Otros mamíferos (22)	Perdiz (3)	Palomas (3)	Córvidos (7)
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	<i>Alectoris rufa</i>	<i>Columba livia</i>	<i>Garrulus glandarius</i>
	<i>Atelerix algirus</i>	<i>Alectoris barbara</i>	<i>Columba oenas</i>	<i>Pica pica</i>
	<i>Talpa occidentalis</i>	<i>Perdix perdix</i>	<i>Columba palumbus</i>	<i>Cyanopica cookii</i>
	<i>Canis familiaris</i>			<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>
	<i>Vulpes vulpes</i>			<i>Corvus monedula</i>
	<i>Mustela nivalis</i>			<i>Corvus corax</i>
	<i>Martes foina</i>			<i>Corvus corone</i>
	<i>Felis silvestris</i>			
	<i>Felis catus</i>			
	<i>Bos taurus</i>			
	<i>Ovis aries</i>			
	<i>Sciurus vulgaris</i>			
	<i>Clethrionomys glareolus</i>			
	<i>Arvicola sapidus</i>			
	<i>Microtus duodecimcostatus</i>			
	<i>Apodemus sylvaticus</i>			
	<i>Rattus rattus</i>			
	<i>Rattus norvegicus</i>			
	<i>Mus domesticus</i>			
	<i>Elyomis quercinus</i>			
	<i>Lepus europaeus</i>			
	<i>Lepus granatensis</i>			

Otras aves (70)		Herpetos (6)	
<i>Podiceps cristatus</i>	<i>Fulica atra</i>	<i>Picus viridis</i>	<i>Lacerta lepida</i>
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	<i>Tetrax tetrax</i>	<i>Dendrocopos major</i>	<i>Lacerta viridis</i>
<i>Puffinus puffinus*</i>	<i>Burhinus oedicnemus</i>	<i>Galerida cristata</i>	<i>Psammmodromus algirus</i>
<i>Hydrobates pelagicus*</i>	<i>Vanellus vanellus</i>	<i>Galerida theklae</i>	<i>Malpolon monspessulanus</i>
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	<i>Actitis hypoleucos</i>	<i>Calandrella brachydactyla</i>	<i>Elaphe scalaris</i>
<i>Bubulcus ibis</i>	<i>Larus ridibundus</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Bufo bufo</i>
<i>Egretta garzetta</i>	<i>Larus canus</i>	<i>Luscinia megarhynchos</i>	
<i>Ardea cinerea</i>	<i>Larus argentatus</i>	<i>Phoenicurus ochrurus</i>	
<i>Anas platyrhynchos</i>	<i>Larus cachinnans</i>	<i>Oenanthe leucura</i>	
<i>Anas clypeata</i>	<i>Larus fuscus</i>	<i>Monticola solitarius</i>	
<i>Anas crecca</i>	<i>Sterna hirundo</i>	<i>Turdus merula</i>	
<i>Milvus migrans</i>	<i>Streptopelia turtur</i>	<i>Turdus philomelos</i>	
<i>Milvus milvus</i>	<i>Cuculus canorus</i>	<i>Turdus viscivorus</i>	
<i>Accipiter nisus</i>	<i>Clamator glandarius</i>	<i>Lanius meridionalis</i>	
<i>Accipiter gentilis</i>	<i>Asio otus</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	
<i>Buteo buteo</i>	<i>Bubo bubo</i>	<i>Sturnus unicolor</i>	
<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Passer domesticus</i>	
<i>Falco naumanni</i>	<i>Athene noctua</i>	<i>Fringilla coelebs</i>	
<i>Falco peregrinus</i>	<i>Caprimulgus europaeus</i>	<i>Carduelis chloris</i>	
<i>Francolinus francolinus</i>	<i>Apus melba</i>	<i>Carduelis carduelis</i>	
<i>Phasianus colchicus</i>	<i>Apus apus</i>	<i>Miliaria calandra</i>	
<i>Coturnix coturnix</i>	<i>Merops apiaster</i>	<i>Emberiza cirius</i>	
<i>Gallus gallus</i>	<i>Coracias garrulus</i>		
<i>Gallinula chloropus</i>	<i>Upupa epops</i>		

Anexo 3. Referencias bibliográficas adicionales (no citadas en el texto) consultadas para la elaboración de los anexos.

- Caldeira, M.A.M.V. 1996. *A águia de Bonelli (Hieraetus fasciatus fasciatus) no sul de Portugal. Situação da espécie, Biologia da reprodução, Ecologia e Conservação da população*. Degree dissertation. Universidad de Lisboa. Lisboa.
- Elósegui, J. 1976. El Águila Perdicera en Navarra. Notas sobre su biología y reproducción. *Vida Silvestre*, 20: 247-255.
- Fernández, C., Insausti, J.A. 1986. Comparación entre la biología del águila real (*Aquila chrysaetos* L.) y el águila perdicera (*Hieraetus fasciatus* Vieill.) en Navarra. Proc. V Congres. Int. *Rapinas Mediterráneas*, 1: 1-27.
- Fráguas, B.A.C. 1999. *A população de águia de Bonelli Hieraetus fasciatus no nordeste de Portugal Situação actual, Biologia da reprodução, Ecologia e Conservação da população*. Degree dissertation. Universidad do Porto. Porto.
- García, L. 1975. Reproducción del águila perdicera, *Hieraetus fasciatus*, en la Sierra de Cabo de Gata de Almería. *Bol. Est. Centr. Ecol.*, 5: 83-92.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G. 1994. Parámetros reproductivos y alimentación del Águila Real (*Aquila chrysaetos*) y del Águila Perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Aegyptus*, 12: 47-51.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G., Moleón, M. 2000. Demografía y alimentación del Águila-azor Perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Ardeola*, 47: 69-75.
- Insausti, J.A. 1986. Biología del Águila Perdicera *Hieraetus fasciatus* (Vieillot 1822) en Navarra. Tesis doctoral. Universidad de Navarra. Pamplona.
- Martínez, R., Garrigues, R., Morata, J.A. 1988. Algunos datos sobre la biología del águila perdicera (*Hieraetus fasciatus* Vieillot) en el sureste de Albacete. *Revista de Estudios Albacetenses*, 24: 000-000.
- Pérez, J.M., Mínguez, E., Sanz, A., Sales, A., Sánchez-Zapata, J.A., Jiménez, A., Botella, F. 2005. *Colombicultura y conservación de grandes rapaces mediante palomares-barrera en la Comunidad Valenciana*. Informe técnico. Universidad Miguel Hernández-Conselleria de Territori i Habitatge, Comunitat Valenciana.
- Suetens, W., Van Groenendael, P. 1971. Notes sur l'écologie de l'Aigle de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*) et de l'Aigle botté (*Hieraetus pennatus*) en Espagne méridionale. *Ardeola*, 15: 19-30.

2



*Ecología trófica de las águilas
perdiceras territoriales en España
durante el periodo no reproductor*

Moleón, M., Gil-Sánchez, J.M., Real, J., Sánchez-Zapata, J.A., Bautista, J., Sánchez-Clemot, J.F. 2007. Non-breeding feeding ecology of territorial Bonelli's eagles *Hieraaetus fasciatus* in the Iberian Peninsula. *Ardeola*, 54: 135-143.

Agradecemos la desinteresada y amable colaboración de I. Moleón, L. Moleón y S. Justicia durante el trabajo de campo.





Figura 2.

Dieta del águila perdicera en cuatro territorios del sur (a) y tres del noreste de España (b). Cada uno de los siete territorios contó con suficientes datos (>20 presas) para cada uno de los periodos considerados (reproductor y no reproductor). Barras negras: periodo no reproductor; barras blancas: periodo reproductor. RAB: conejo; O M: otros mamíferos; PAR: perdiz roja; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: otras aves; LIZ: lagarto ocelado. Los asteriscos señalan los grupos presa que aportan las diferencias ($p < 0,05$).

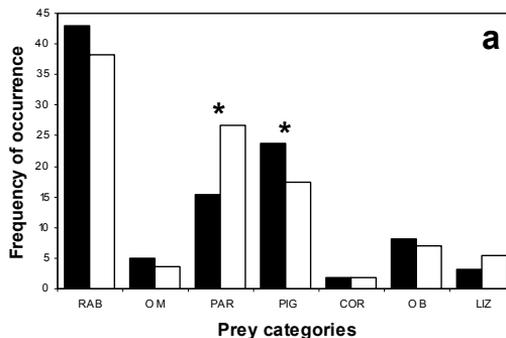
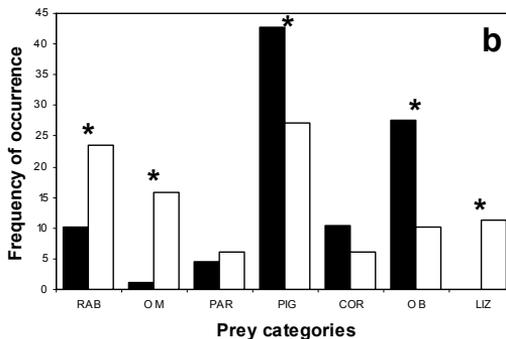
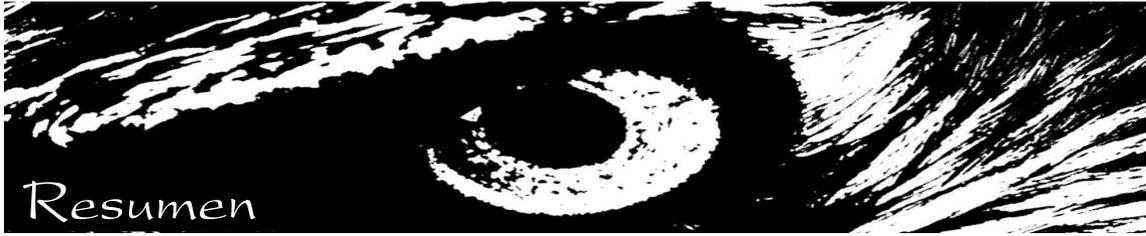


Figure 2.

Average food habits of the Bonelli's eagle in four territories of southern Spain (a) and three territories of northeastern Spain (b) having data from both breeding and non-breeding periods. Black bars: non-breeding period; white bars: breeding period; RAB: rabbit; O M: other mammals; PAR: red-legged partridge; PIG: pigeons; COR: corvids; O B: other birds; LIZ: eyed lizard. Asterisks indicate prey groups providing the statistical differences ($p < 0,05$).





Se presentan los primeros datos sobre la dieta de las águilas perdiceras territoriales durante el periodo no reproductor en la Península Ibérica. El estudio, realizado en dos áreas, una del sur (Granada) y otra del noreste (Cataluña) de España, mostró que existen diferencias alimenticias tanto geográficas como estacionales. El águila parece comportarse como un especialista facultativo sobre el conejo, de manera que prefiere esta presa cuando es relativamente abundante pero desvía su atención hacia presas alternativas cuando el conejo es demasiado escaso. El consumo de perdices rojas parece estar condicionado por la abundancia de conejo y el conspicuo comportamiento de los machos de perdiz durante el celo. En los lugares y épocas donde los conejos y, en menor medida, las perdices están menos disponibles para las águilas, presas como las palomas y otras aves adquieren especial relevancia. Las preferencias alimenticias y las restricciones impuestas por la disponibilidad de las presas incrementan la vulnerabilidad de las águilas perdiceras hacia amenazas de origen antrópico, circunstancia que se ve acentuada en época no reproductora.

Abstract

Non-breeding feeding ecology of territorial Bonelli's eagles in Spain.

We present the first data about the non-breeding diet of territorial Bonelli's eagles in the Iberian Peninsula. The study, performed in two Spanish areas (Granada, in the south, and Catalonia, in the northeast), showed geographical and seasonal differences. The Bonelli's eagle can be considered as a facultative specialist, preferring the rabbit when it is relatively abundant but shifting to other prey when the rabbit is too scarce. Red-legged partridge consumption seems to be a function of rabbit abundance and behaviour of the male partridges in spring. The role in the eagle diet of other prey such as pigeons and other birds is enhanced where and when rabbits –and partridges– are poorly available. Either dietary preferences or prey availability appears to increase the Bonelli's eagle vulnerability towards human-related threats, which is clearer in the non-breeding season.



Ecología trófica de las águilas perdiceras territoriales en España durante el periodo no reproductor

2.1. Introducción

La ecología trófica de muchas especies de rapaces permanece extensamente desconocida debido a que la mayoría de los estudios sobre dieta se restringen a una mitad del año, la época reproductora, circunstancia en parte motivada por la relativa facilidad que presenta la recogida de datos de alimentación en ese periodo a causa de la asociación entre las aves y sus lugares de nidificación. En el lado opuesto, la mayor dificultad para localizar a éstas –o sus posaderos– durante el periodo no reproductor se ha traducido en una histórica laguna en el conocimiento y comprensión de los hábitos alimenticios de este grupo taxonómico (Cramp & Simmons, 1980; del Hoyo *et al.*, 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001). Debido a que el alimento es uno de los principales factores limitantes para las aves de presa (Newton, 1979), esta carencia de información básica sobre un periodo de tal amplitud debería ser urgentemente subsanada. En relación a esto, se ha comprobado que la dieta en periodo no reproductor tiene influencia en la salud de las aves, la condición corporal y el éxito reproductor en el subsiguiente intento reproductor (Newton, 1979; González, 1991), lo cual puede conducir finalmente a una fuerte limitación de la densidad y supervivencia en numerosas especies de aves (ver una revisión en Newton, 1998). Por tanto, el estudio de la dieta no reproductora en rapaces, un grupo de especies globalmente amenazado (del Hoyo *et al.*, 1994; Tucker & Heath, 1994), no es sólo un aspecto importante en el avance del conocimiento ecológico, sino una herramienta necesaria para planificar adecuadamente medidas de conservación efectivas.

El águila perdicera es un ave de presa amenazada (Tucker & Heath, 1994; Real, 2004) que habita la costa mediterránea, el Oriente Próximo y el sur de Asia (del Hoyo *et al.*, 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001). Los estudios de alimentación en esta especie están insistentemente relacionados con la época reproductora y acotados al continente europeo (Jordano, 1981; Palma *et al.*, 1984; Fernández & Insausti, 1986; Real, 1987; Salvo, 1988; Simeon & Wilhelm, 1988; Rico *et al.*, 1990; Real, 1991; Gil-Sánchez *et al.*, 1994; Leiva *et al.*, 1994; Martínez *et al.*, 1994; Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2000; 2004; Iezekiel *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2006). Únicamente unas pocas excepciones afrontan el periodo no reproductor (Francia: Cheylan, 1977; Simeon & Wilhelm, 1988; Chipre: Iezekiel *et al.*, 2004); sin embargo, estos trabajos se efectuaron siguiendo una heterogénea metodología de recolección de datos (Cheylan,

1977; Simeon & Wilhelm, 1988) o bien se centraron en poblaciones no continentales (Ieziquiel *et al.*, 2004).

En consecuencia, los principales objetivos planteados en este capítulo fueron: (a) describir la dieta de las águilas perdiceras territoriales durante el periodo no reproductor en dos áreas representativas de Europa continental (España), (b) estudiar diferencias estacionales en relación al comportamiento reproductor de las águilas y (c) discutir la rentabilidad de las principales presas y las preferencias tróficas de las águilas perdiceras bajo el prisma de las teorías clásicas de depredación.

2.2. Material y métodos

2.2.1. Área de estudio

El estudio se centró en dos áreas, una situada en el sur (provincia de Granada; 37°20'N, 03°45'E) y otra en el noreste de España (región de Cataluña; 41°34'N, 01°25'E), que representan, dentro del contexto del rango de distribución europeo de la especie, poblaciones netamente diferenciadas en cuanto a sus patrones ecológicos y demográficos (Real & Mañosa, 1997; Real *et al.*, 2001; Muñoz *et al.*, 2005; Carrascal, en prensa). La población granadina de águila perdicera, la más productiva de la especie en toda Europa, está constituida por 52 parejas y muestra una tendencia ligeramente creciente (Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Moleón & Gil-Sánchez, 2006). La de Cataluña, por su parte, ha estado sumida en una clara tendencia decreciente, si bien en los últimos años se puede apreciar una cierta estabilidad entorno a las 66 parejas (Real & Mañosa, 1997; Real, 2004). A grandes rasgos, el hábitat del águila perdicera en Granada se caracteriza fundamentalmente por un mosaico de cultivos de secano y parches de matorral mediterráneo, mientras que el hábitat Catalán es más boscoso.

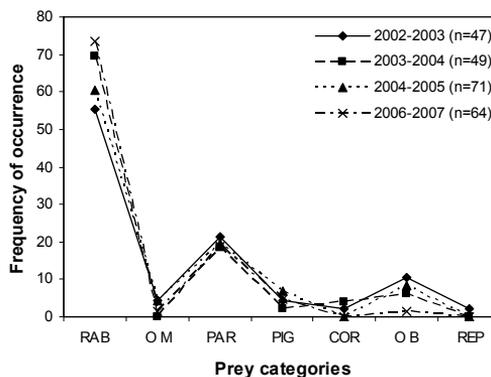
En relación a los hábitos alimenticios conocidos (en época reproductora), las dos localidades también difieren considerablemente. En Granada, las águilas consumen principalmente conejos y perdices (ambas presas conforman el 70% del total de la dieta en términos de frecuencia relativa; Gil-Sánchez *et al.*, 2000; 2004), mientras que, en Cataluña, palomas y conejos son las presas más frecuentes (ambas significan el 50% del total de la dieta) y existe un espectro trófico más variado (Real, 1987; 1991).

2.2.2. Recolección y análisis de la información

La dieta fue estimada a partir del análisis de las egagrópilas y restos de presas recientemente capturadas recolectados en posaderos de la especie en las áreas de nidificación. Estos dos métodos ofrecen los mejores resultados en cuanto al estudio de la composición trófica en esta especie (Real, 1996). Las muestras procedieron del periodo comprendido entre la finalización de la etapa de dependencia juvenil y la subsiguiente puesta (octubre-enero; Arroyo *et al.*, 1995; Real *et al.*, 1998; Gil-Sánchez, 2000; Mínguez *et al.*, 2001). El periodo general de estudio estuvo comprendido entre 1981 y 2002 en Cataluña (14 territorios estudiados en total) y entre 1998 y 2007 en Granada (9 territorios). Para testar la conveniencia de agrupar los datos de alimentación procedentes de años diferentes, comparamos las variaciones interanuales en el único territorio (granadino) que contó con suficientes datos (>20 presas) para varios años independientes (n=4). La prueba de la chi cuadrado reveló una composición

alimenticia similar entre años ($p > 0,05$; Fig. 1), por lo que los datos fueron subsecuentemente agrupados para cada uno de los territorios analizados (n total=23 territorios).

Figura 1.
Dieta de una pareja de águila perdicera de Granada en cuatro inviernos diferentes. Se muestra el tamaño de muestra (número de presas) para cada año. RAB: conejo; O M: otros mamíferos; PAR: perdiz roja; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: otras aves; LIZ: lagarto ocelado.



Una vez hecho esto, contrastamos la dieta global en época no reproductora de Granada con la de Cataluña. Posteriormente comparamos, territorio por territorio, las posibles diferencias estacionales (periodos reproductor y no reproductor) en la alimentación. Para este propósito sólo se utilizaron aquellos territorios con suficiente tamaño de muestra (>20 presas) para las dos épocas y cuyos datos para ambas épocas se estudiaron en los mismos años (Granada: $n=4$; Cataluña: $n=3$). Las muestras del periodo reproductor fueron recogidas desde febrero a junio (ver Gil-Sánchez *et al.*, 2000; 2004; Real, 1996 para más detalles metodológicos).

Los resultados se ofrecen en términos de frecuencia relativa. Las especies presa fueron agrupadas en siete categorías: conejo, 'otros mamíferos', perdiz roja, palomas (*Columba* spp.), córvidos, 'otras aves' y lagarto ocelado. Todos los análisis fueron testados por medio de una chi cuadrado, considerando un nivel de significación de $p < 0,05$.

2.3. Resultados

A nivel global, se obtuvo un total de 519 presas para la época no reproductora, 412 pertenecientes a Granada y 107 a Cataluña. Por áreas, en el sur de España el conejo fue la presa principal (52%), seguido de la perdiz (18%) y las palomas (16%); el resto de categorías tuvieron una menor representación. En Cataluña las palomas fueron la categoría más comúnmente representada en la dieta (49%), seguidas de 'otras aves' (25%); el conejo allí apenas alcanzó el 10% de presencia en dieta (Tabla 1).

La composición de la dieta no reproductora fue diferente entre Granada y Cataluña ($\chi^2=40,2$; g.l.=6; $p < 0,001$), de modo que conejos y perdices fueron más frecuentemente consumidos en el sur ($\chi^2=10,2-60,5$; g.l.=1; $p < 0,001$ para ambos casos) y palomas y 'otras aves' resultaron más numerosas en la dieta catalana ($\chi^2=21,6-51,0$; g.l.=1; $p < 0,001$ para ambos casos; Tabla 1).

Tabla 1. Alimentación del águila perdicera en el sur (provincia de Granada) y el noreste (región de Cataluña) de España en época no reproductora. Los datos se refieren a frecuencias relativas de ocurrencia. Los valores que aportan las diferencias ($p < 0,05$) se señalan en negrita.

Geographic area	Rabbit	Other mammals	Partridge	Pigeons	Corvids	Other birds	Lizard	n
Southern Spain	51.7	3.9	17.7	16	1.5	7.8	1.5	412
Northeastern Spain	9.8	3.9	4.9	49.0	7.8	24.5	0	107

Tabla 2. Dieta comparada del águila perdicera en los periodos reproductor y no reproductor en cuatro territorios de Granada (sur de España) y tres de Cataluña (noreste de España). Se muestra la frecuencia de ocurrencia de cada grupo presa.

Territory	Period	Rabbit	Other mammals	Partridge	Pigeons	Corvids	Other birds	Lizard	n
Granada 1	Non breeding	36.2	10.3	15.5	19.0	5.2	10.3	3.4	58
	Breeding	39.6	2.1	24.7	16.6	4.2	5.6	7.1	889
Granada 2	Non breeding	64.7	2.5	19.6	4.5	1.6	6.7	0.5	231
	Breeding	47.7	7.5	29.0	5.5	1.4	6.7	2.3	656
Granada 3	Non breeding	40.9	6.8	20.5	22.7	0	6.8	2.3	44
	Breeding	22.3	1.5	39.3	18.0	1.0	5.3	12.6	206
Granada 4	Non breeding	30.3	0	6.1	48.5	0	9.1	6.1	33
	Breeding	43.3	3.3	13.3	30.0	0	10.0	0	30
Catalonia 1	Non breeding	15.0	0	10.0	10.0	15.0	40.0	0	20
	Breeding	23.5	15.9	6	27.2	6.0	10.1	11.3	455
Catalonia 2	Non breeding	10.7	3.6	3.6	50.0	7.1	25.0	0	28
	Breeding	17.6	19.0	1.4	33.1	3.5	7.0	18.3	142
Catalonia 3	Non breeding	4.5	0	0	68.2	9.1	18.2	0	22
	Breeding	25.3	21.3	6.7	29.3	6.7	6.7	4.0	75

También se encontraron diferencias entre las dietas reproductora y no reproductora en cinco de los siete territorios estudiados ("Granada 3-4" y "Cataluña 1-3"; $\chi^2=18,8-68,6$; g.l.=6; $p<0,01$ para todos los casos; Tabla 2; Fig. 2). En general, en Granada el consumo de palomas fue mayor en época no reproductora ($\chi^2=7,3$; g.l.=1; $p<0,01$), mientras que las perdices cayeron a la mitad ($\chi^2=20,6$; g.l.=1; $p<0,001$); los otros grupos presa no sufrieron cambios estacionales apreciables ($p>0,05$ para todos los casos; Tabla 2; Fig. 2). En Cataluña hubo una mayor ingesta de palomas y otras aves ($\chi^2=7,0-17,2$; g.l.=1; $p<0,01$ para ambos casos) y un menor consumo de conejos, otros mamíferos y lagartos en el periodo no reproductor ($\chi^2=5,7-10,2$; g.l.=1; $p<0,05$ para todos los casos); perdices y córvidos fueron igualmente consumidos en los dos periodos ($p>0,05$ para ambos casos; Tabla 2; Fig. 2).

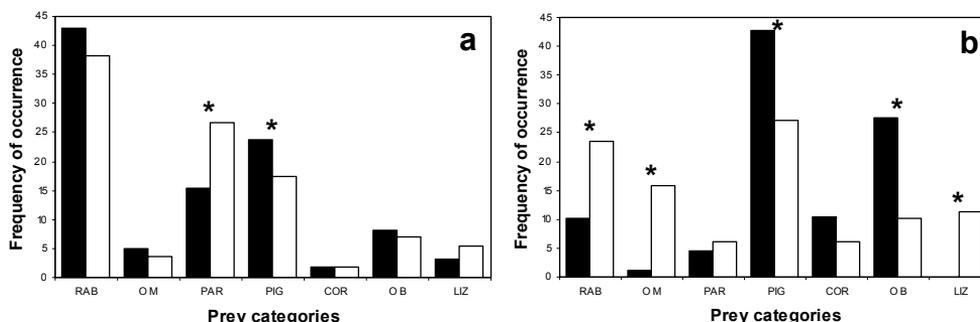


Figura 2. Dieta del águila perdicera en cuatro territorios del sur (a) y tres del noreste de España (b). Cada uno de los siete territorios contó con suficientes datos (>20 presas) para cada uno de los periodos considerados (reproductor y no reproductor). Barras negras: periodo no reproductor; barras blancas: periodo reproductor. RAB: conejo; O M: otros mamíferos; PAR: perdiz roja; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: otras aves; LIZ: lagarto ocelado. Los asteriscos señalan los grupos presa que aportan las diferencias ($p<0,05$).

2.4. Discusión

Independientemente de la época del año, el conejo fue la principal presa del águila perdicera en el sur de España. Teniendo en cuenta que la abundancia de conejo decrece sobre el 50-80% en el periodo no reproductor del águila en comparación con el reproductor (Villafuerte *et al.*, 1997; Gil-Sánchez *et al.*, 1999; Calzada, 2000; Mínguez *et al.*, 2001; Palomares, 2001), la ausencia de cambios estacionales en la tasa de consumo de conejo sugiere una respuesta funcional y una selección activa por parte del águila perdicera hacia esta presa en Granada (Stephens & Krebs, 1986), tal y como otros estudios han indicado previamente (Gil-Sánchez, 1998; Palma *et al.*, 2006). Una explicación plausible a estos resultados es que la mayor libertad de movimiento de las águilas durante el periodo no reproductor (Cabeza & de la Cruz, 2001; Consejería de Medio Ambiente, 2006; J. Real & M. Moleón, datos de radiotracking no publicados) debida a la ausencia de cuidados parentales podría favorecer el desplazamiento y la estancia en parches de alta densidad de conejo, aun estando estos enclaves relativamente lejos de los nidos.

El escenario en Cataluña es muy diferente, ya que en esta región el conejo es en promedio mucho menos abundante que en el sur de España (Real, 1991; Blanco &

Villafuerte, 1993; Villafuerte *et al.*, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2004), apareciendo en consecuencia menos frecuentemente en la dieta que en Granada. De hecho, la escasez invernal de conejo es tan baja que la presunta respuesta funcional podría quedar enmascarada. Es probable que el conejo pierda rentabilidad para las águilas en estas áreas y épocas caracterizadas por densidades de conejos muy bajas, de forma que serían entonces permutados por otras presas como palomas y otras aves.

El águila perdicera es el depredador ibérico que más perdiz roja consume (al menos sin considerar la depredación de huevos; ver una revisión en Moleón, 2007), lo cual es un resultado esperado si consideramos que esta rapaz se encuadra en el grupo de las águilas-azor (del Hoyo *et al.*, 1994), cuyos otros componentes incluyen en general una elevada cantidad de galliformes en su dieta (Brown, 1952; 1955; Smeenk, 1974; Steyn, 1975; Debus, 1984; Nevado *et al.*, 1988; Martínez, 2002). En adición, algunos autores han sugerido cierta especialización ornitófaga en esta rapaz (Clouet & Goar, 1984; Parellada *et al.*, 1984). Sorprendentemente, no hemos encontrado evidencia alguna de respuesta funcional hacia esta presa, de modo que la proporción de perdices en la dieta de Granada disminuyó en la época –de las dos consideradas– en la que la perdiz es más abundante en el campo (Braza *et al.*, 1985; Duarte & Vargas, 2001; Mínguez *et al.*, 2001). El menor consumo de perdiz durante el periodo no reproductor podría guardar relación con diferencias estacionales en su vulnerabilidad a los depredadores. A este respecto, los conspicuos cantos de los machos efectuados durante el celo (primavera; Cramp & Simmons, 1980) podría hacerlos más fácilmente detectables y, por consiguiente, capturables por las águilas en el periodo reproductor (obs. pers.), fenómeno que ya ha sido sugerido en el caso de otra rapaz ibérica (Donázar & Castián, 1989). Por su parte, la estabilidad estacional en la cantidad de perdices incluidas en la dieta del águila perdicera en Cataluña podría reflejar en realidad una respuesta a la escasez en época no reproductora de una presa más rentable, el conejo. Así, la menor disponibilidad de conejos en el noreste de España podría forzar a las águilas a capturar perdices –y otras presas– en el periodo no reproductor, compensando así su menor vulnerabilidad.

La relativa escasez en general de conejos y perdices en Cataluña (Real, 1991; Villafuerte *et al.*, 1993; Villafuerte *et al.*, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2004) podría ser la principal causa de las diferencias observadas entre áreas, de modo que las águilas norteñas estarían obligadas a capturar presas alternativas (Angelstam *et al.*, 1985), como palomas, otras aves, otros mamíferos y lagartos. En relación al periodo no reproductor, la escasez de conejos en el norte de España quedaría probablemente acentuada por la menor disponibilidad de especies sensibles al frío como los lagartos (Pérez-Mellado, 1998) y determinados mamíferos (por ej., ardillas; Blanco, 1998), lo que desembocaría en un mayor consumo de palomas y especies incluidas en la categoría ‘otras aves’, más abundantes en esta época debido a la afluencia de aves invernantes (Díaz *et al.*, 1996; Tellería *et al.*, 1999).

Concluyendo, la dieta en periodo no reproductor sugiere que los conejos son una presa clave para las águilas perdiceras en España, aunque más que una especialista trófica, el águila perdicera debería ser considerada como una especialista facultativa (Glasser, 1982), ya que prefiere al conejo cuando éste es relativamente abundante pero cambia hacia otras presas cuando el conejo es demasiado escaso, lo cual no constituye una excepción en la comunidad mediterránea de depredadores vertebrados (Fedriani *et al.*, 1998; Calzada, 2000; Lozano *et al.*, 2006). Este escenario podría encajar tanto con la sigmoidal respuesta funcional de tipo III propia de depredadores generalistas como con una relativamente débil respuesta de tipo II, típica de especialistas (Holling, 1959), como la descrita recientemente para el águila perdicera en

el sur de Portugal por Palma *et al.* (2006). Esta última posibilidad estaría más en consonancia con los resultados obtenidos en el capítulo 1, donde se apuntaba que el conejo parece ser la presa preferida para este depredador en el extremo occidental de Europa. Dos hipótesis podrían explicar esta ambigüedad. En primer lugar, la densidad de la población de conejos en el sur de Portugal podría estar por encima del umbral de rentabilidad para el águila perdicera, tal y como parece ser el caso de Granada. Por otro lado, es posible que las diferencias estacionales en los requerimientos alimenticios y la disponibilidad de alimento puedan conducir a diferentes estrategias de explotación de los recursos por parte del águila perdicera. Cuestiones relacionadas con las escalas espacial y temporal podrían ser claves aquí, por lo que resulta particularmente conveniente ampliar la investigación de este tema considerando diferentes épocas y contextos ecológicos.

Finalmente, la búsqueda en época no reproductora de los parches más ricos en presas puede significar una amenaza para la conservación de esta ave de presa. Para empezar, las águilas perdiceras que regentan territorios pobres en recursos tróficos como los conejos parecen tener mayores áreas de campeo y se mueven a mayores distancias fuera del periodo reproductor (J. Real & M. Moleón, obs. pers.), lo que implica un gasto suplementario de energía. Además, las áreas de alta densidad de conejo soportan una fuerte actividad cinegética durante la época no reproductora, lo cual representa un serio problema dado que la persecución ilegal por los cazadores es una de las dos mayores causas de mortalidad en esta rapaz (Real *et al.*, 2001). Por otro lado, palomas y otras aves como gaviotas, zorzales o córvidos están frecuentemente asociadas a medios humanizados, lo que vendría acompañado de un incremento del riesgo de mortalidad en el águila perdicera en periodo no reproductor por persecución directa, electrocuciones y colisiones con líneas eléctricas, enfermedades parasitarias y envenenamientos. En consecuencia, a la hora de planificar programas de conservación para el águila perdicera se debería contar con esta vulnerabilidad mediada por las presas, aún más si cabe teniendo en cuenta que esta especie suele nidificar y dispersarse en hábitats ya de por sí relativamente antropizados (Gil-Sánchez *et al.*, 1996; Bautista *et al.*, 2004; Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Balbontín, 2005).

2.5. Bibliografía

- Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals of Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarctic Ecol.*, 8: 285-298.
- Arroyo, B., Ferreiro, E., Garza, V. 1995. *El águila perdicera (Hieraaetus fasciatus) en España. Censo, reproducción y conservación.* ICONA. Madrid.
- Balbontín, J. 2005. Identifying suitable habitat for dispersal in Bonelli's eagle: An important issue in halting its decline in Europe. *Biol. Cons.*, 126: 74-83.
- Bautista, J., Gil-Sánchez, J.M., Martín, J., Otero, M., Moleón, M. 2004. Las áreas de dispersión del águila real y el águila perdicera en Granada. *Quercus*, 223: 10-15.
- Blanco, J.C. 1998. *Mamíferos de España. Vol. II.* Editorial Planeta. Barcelona.
- Blanco, J.C., Villafuerte, R. 1993. *Factores ecológicos que influyen sobre las poblaciones de conejos. Incidencia de la enfermedad hemorrágica.* Informe técnico. TRAGSA. Madrid.
- Braza, F., Álvarez, F., Pintos, R. 1985. Gregarismo de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en Doñana. *Ardeola*, 32: 39-47.
- Brown, L.H. 1952. On the biology of the large birds of prey of the Embu District, Kenia Colony. *Ibis*, 94: 577-620.
- Brown, L.H. 1955. Supplementary notes on the biology of the large birds of prey of the Embu District, Kenia Colony. *Ibis*, 97: 183-221.

- Cabeza, A., de la Cruz, C. 2001. *Territoriality and activity of Bonelli's eagle (Hieraetus fasciatus) in Extremadura (SW of Spain): differences between breeding period and no reproductive period*. Pp. 34. Resúmenes del 4th Eurasian Congress on Raptors. EBD-RRF. Sevilla.
- Calzada, J. 2000. *Impacto de depredación y selección de presa del lince ibérico y el zorro sobre el conejo*. Tesis doctoral. Universidad de León. León.
- Carrascal, L.M. En prensa. Análisis de los factores ambientales responsables de la distribución del águila-azor perdicera a gran escala en la Península Ibérica. Pp: 000-000. En: Hernández, V. (Ed.). *El Águila Perdicera*.
- Cheyran, G. 1977. La place trophique de l'aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* dans les biocenoses mediterraneennes. *Alauda*, 45: 1-15.
- Clouet, M., Goar, J.L. 1984. Relation morphologie-ecologie entre l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et l'aigle de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*). Espécies sympatriques dans le midi de la france. *Rapaces Méditerranéas*, 2: 109-119.
- Consejería de Medio Ambiente. 2006. *Programa de Actuaciones para la Conservación del Águila Perdicera en Andalucía*. Informe técnico. Egmasa-Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Jaén.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, vol. 2*. Oxford University Press. Oxford.
- Debus, S.J.S. 1984. Biology of the Little Eagle on the Northern Tablelands of New South Wales. *Emu*, 84: 87-92.
- del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatall, J. (Eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World. New Vultures to Guinea fowl, vol. 2*. Lynx Editions. Barcelona.
- Díaz, M., Asensio, B., Tellería, J.L. 1996. *Aves Ibéricas. I. No Paseriformes*. J.M. Reyero Editor. Madrid.
- Donázar, J.A., Castián, E. 1989. Predación del búho real (*Bubo bubo*) sobre la perdiz roja (*Alectoris rufá*): selección de edad y sexo. *Doñana, Acta Vert.*, 16: 219-225.
- Duarte, J., Vargas, J.M. 2001. Survey methods for red-legged partridge (*Alectoris rufá*) in olive groves in southern Spain. *Game and Wildlife Science*, 18: 141-156.
- Fedriani, J.M., Ferreras, P., Delibes, M. 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *J. Zool.*, 245: 214-218.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. 2001. *Rapaces del Mundo*. Omega. Barcelona.
- Fernández, C., Insausti, J. A. 1986. Comparación entre la biología del águila real (*Aquila chrysaetos* L.) y el águila perdicera (*Hieraetus fasciatus* Vieill.) en Navarra. *Proc. V Congres. Int. Rapinas Mediterranicas*. 1-27.
- Gil-Sánchez, J.M. 1998. Selección de presa por el Águila-azor perdicera (*Hieraetus fasciatus*) durante el periodo de nidificación en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 45: 151-160.
- Gil-Sánchez, J.M. 2000. Efecto de la altitud y de la disponibilidad de presas en la fecha de puesta del Águila-azor perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 47: 1-8.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G. 1994. Parámetros reproductivos y alimentación del Águila Real (*Aquila chrysaetos*) y del Águila Perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Aegyptus*, 12: 47-51.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G. 1996. Selección de hábitat de nidificación por el Águila Perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en Granada (SE de España). *Ardeola*, 43: 189-197.
- Gil-Sánchez, J.M., Valenzuela, G., Sánchez, J.F. 1999. Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*. functional response and age selection. *Acta Theriol.*, 44: 421-428.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G., Moleón, M. 2000. Demografía y alimentación del Águila-azor Perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Ardeola*, 47: 69-75.

- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Glasser, J.W. 1982. A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists. *Am. Nat.*, 119: 250-262.
- González, L.M. 1991. *Historia natural del águila imperial ibérica (Aquila Adalberti Brehm, 1861). Taxonomía, población, análisis de la distribución geográfica, alimentación, reproducción y conservación.* ICONA. Madrid.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European Pine Sawfly. *Can. Entom.*, 91: 293-320.
- Iezekiel, S., Bakaloudis, D.E., Vlachos, C.G. 2004. The diet of the Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus*, in Cyprus. Pp: 581-587. En: Chancellor, R.D., Meyburg, B.U. (Eds.). *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME. Berlín.
- Jordano, P. 1981. Relaciones interespecíficas y coexistencia entre el águila real (*Aquila chrysaetos*) y el águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en Sierra Morena. *Ardeola*, 28: 67-87.
- Leiva, A., Pareja, G., Aragonés, J. 1994. Alimentación del Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Córdoba. *Aegyptus*, 12: 15-21.
- Lozano, J., Moleón, M., Virgós, E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber 1775, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *J. Biogeogr.*, 33: 1076-1085.
- Martínez, J. E. 2002. *Ecología del Águila Calzada (Hieraaetus pennatus) en ambientes mediterráneos.* Tesis doctoral, Universidad de Murcia. Murcia.
- Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Carmona, D., Sánchez, J.A. 1994. Régime alimentaire de l'aigle de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* durant la période de l'élevage des jeunes (Murcia, Espagne). *Alauda*, 62: 53-58.
- Minguez, E., Angulo, E., Siebering, V. 2001. Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.*, 35: 228-234.
- Moleón, M. 2007. El estudio del impacto de los predadores sobre las presas cinegéticas: un intento de compatibilizar caza y conservación. Pp: 749-799. En: Barea-Azcón, J.M., Moleón, M., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J.M., Tierno de Figueroa, J.M., Travesí, R. (Eds.). *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora en Ambientes Mediterráneos.* Sociedad Granatense de Historia Natural. Granada.
- Moleón, M., Gil-Sánchez, J.M. 2006. Granada. Pp. 37-40. En: del Moral, J.C. (Ed.). *El águila perdicera en España. Población en 2005 y método de censo.* SEO/Birdlife. Madrid.
- Muñoz, A.R., Real, R., Barbosa, A.M., Vargas, J.M. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distributions*, 11: 477-486.
- Nevado, J.C., García, L., Oña, J.A. 1998. Sobre la alimentación del Águila Calzada (*Hieraaetus pennatus*) en las sierras del Norte de Almería en la época de reproducción. *Ardeola*, 35: 147-150.
- Newton, I. 1979. *Population Ecology of Raptors.* Poyser. Berkhamsted.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds.* Academic Press. London.
- Palma, L., Cancela da Fonseca, L., Oliveira, L. 1984. L'alimentation de l'aigle de Bonelli (*Hieraaetus fasciatus*) dans la cote portugaise. *Rapinyaires Méditerranés*, 2: 87-96.
- Palma, L., Beja, P., Pais, M., Cancela da Fonseca, L. 2006. Why do raptors take domestic prey? The case of Bonelli's eagle and pigeons. *J. Appl. Ecol.*, 43: 1075-1086.
- Palomares, F. 2001. Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife Soc. B.*, 29: 578-585.
- Parellada, X., de Juan, A., Alemany, O. 1984. Ecología de l'aliga cuabarrada (*Hieraaetus fasciatus*): factors limitants, adaptacions morfològiques i ecològiques i relacions interespecífiques amb l'aliga daurada (*Aquila chrysaetos*). *Rapaces Mediterrànees*, 2: 121-141.

- Pérez-Mellado, V. 1998. *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Pp. 198-207. En: Salvador, A. (Coord.). *Fauna Ibérica, Vol. 10, Reptiles* MNCN, CSIC. Madrid.
- Real, J. 1987. Evolución cronológica del régimen alimenticio de una población de *Hieraetus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. *Rapaci Mediterranei*, 3: 185-205.
- Real, J. 1991. *L'aliga perdiguera Hieraetus fasciatus a Catalunya: status, ecologia trófica, biología reproductora i demografia*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Real, J. 1996. Biases in diet study methods in the Bonelli's eagle. *J. Wildlife Manage.*, 60: 632-638.
- Real, J. 2004. Águila-Azor Perdicera, *Hieraetus fasciatus*. Pp: 154-157. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J.C. (Eds.). *Libro Rojo de las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/Birdlife. Madrid.
- Real, J., Mañosa, S. 1997. Demography and conservation of western european Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus* populations. *Biol. Conserv.*, 79: 59-66.
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1998. Post-nestling dependence period in the Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus*. *Ornis Fennica*, 75: 129-137.
- Real, J., Grande, J.M., Mañosa, S., Sánchez-Zapata, J.A. 2001. Causes of death in different areas for Bonelli's Eagle *Hieraetus fasciatus* in Spain. *Bird Study*, 48: 221-228.
- Rico, L., Vidal, A., Villaplana, J. 1990. Datos sobre la distribución, reproducción y alimentación del águila perdicera *Hieraetus fasciatus* Vieillot, en la provincia de Alicante. *Medi Natural*, 2: 103-111.
- Salvo, G. 1988. Dati preliminari sull'alimentazione dell'aquila de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*) in Sicilia. *Naturalista Siciliana*, 12: 119-120.
- Simeon, D., Wilhelm, J.L. 1988. Essai sur l'alimentation annuelle de l'aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* en Provence. *Alauda*, 56: 226-237.
- Smeenk, C. 1974. Comparative ecological studies of some East African birds of prey. *Ardea*, 62: 1-97.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Steyn, P. 1975. Observations on the African Hawk Eagle. *Ostrich*, 46: 87-105.
- Tellería, J.L., Asensio, B., Díaz, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J.M. Reyero Editor. Madrid.
- Tucker, G.M., Heath, M.F. 1994. *Birds in Europe: Their Conservation Status*. Birdlife International. Birdlife Conservation Series no. 3. Cambridge.
- Villafuerte, R., Kufner, M.B., Delibes, M., Moreno, S. 1993. Environmental factors influencing the seasonal daily activity of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in a Mediterranean area. *Mammalia*, 57: 341-347.
- Villafuerte, R., Lazo, A., Moreno, S. 1997. Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: conservation and management implications in Doñana National Park (SW Spain). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 52: 345-356.
- Villafuerte, R., Viñuela, J., Blanco, J.C. 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. *Biol. Cons.* 84: 181-188.

3



Dieta de las águilas perdiceras
jóvenes en áreas de asentamiento
temporal del sur de España

Moleón, M., Bautista, J., Sánchez-Zapata, J.A., Gil-Sánchez, J.M.

Agradecemos a S. Mañosa, R. Bowie, B. Arroyo, dos revisores anónimos y, especialmente, a M. Wilson los acertados comentarios sobre una versión previa del manuscrito. También estamos agradecidos a M. Tierno de Figueroa por su ayuda en la búsqueda de bibliografía.





Figura 1.

Dieta del águila perdicera en otoño-invierno en Andalucía, sur de España. Barras rayadas: grupo sur de áreas de asentamiento (n=163 presas); barras negras: grupo centro de áreas de asentamiento (n=104 presas); barras blancas: territorios de reproducción (n=270 presas). RAB: conejo; O M: otros mamíferos; PAR: perdiz; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: otras aves; REP: reptiles.

Figure 1.

Autumn-winter diet composition of Bonelli's Eagles in Andalusia, southern Spain. Striped bars: southern settling areas (n = 163 prey items); black bars: central settling areas (n = 104); white bars: breeding territories (n = 270). RAB: Rabbit; O M: other mammals; PAR: Red-legged Partridge; PIG: pigeons; COR: corvids; O B: other birds; REP: reptiles.

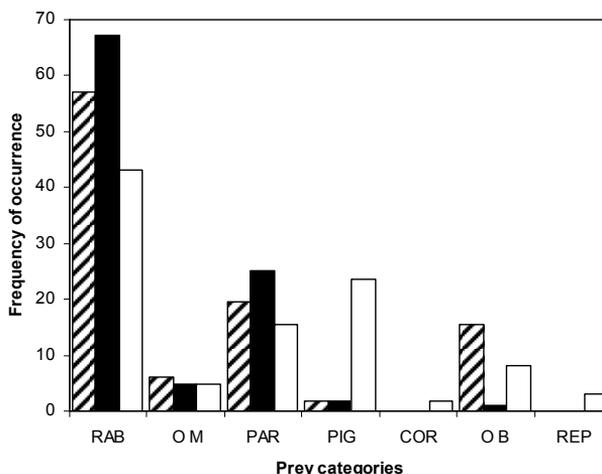
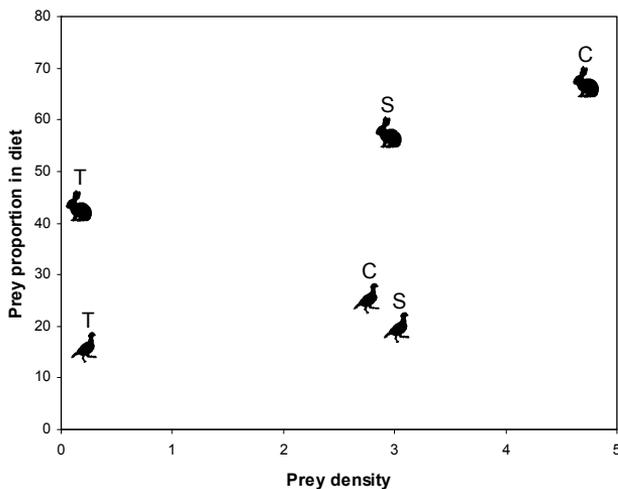


Figura 2.

Relación entre la abundancia de conejo y perdiz (individuos/ha) y su proporción (%) en la dieta del águila perdicera en el área de dispersión juvenil de Cádiz y los territorios de reproducción vecinos estudiados. T: territorios de reproducción; C: grupo centro de áreas de asentamiento; S: grupo sur de áreas de asentamiento.

Figure 2.

Relationship between Rabbit and Partridge abundances (individuals per ha) and their proportion (%) in the diet of Bonelli's Eagle in the Cádiz juvenile dispersal area and the neighbouring territories. T: breeding territories; C: central settling areas; S: southern settling areas.





En este capítulo se muestran los primeros datos sobre la alimentación de las águilas perdiceras jóvenes en un área de dispersión (Cádiz, sur de España). La presa más frecuentemente consumida fue el conejo (61% del total de presas), seguido de la perdiz (22%), 'otras aves', 'otros mamíferos' y palomas. El consumo de conejo en territorios de reproducción cercanos fue menor (43%). La aparente asociación entre la abundancia de conejo y su frecuencia en la dieta de las águilas perdiceras encontrada en el área de estudio sugiere una respuesta funcional hacia esta presa. Las perdices parecen ser menos rentables para este depredador que el conejo, aunque las dietas basadas en conejos y/o perdices son probablemente más óptimas que las fundamentadas en palomas. No obstante, estas preferencias alimenticias deben ser estudiadas en mayor profundidad, considerando un mayor número de contextos ecológicos. El conejo (y, en menor medida, la perdiz) parece ser una presa esencial para el águila perdicera en el sur de España. Debido a que las zonas más ricas en conejos suelen coincidir con paisajes altamente humanizados (con los riesgos que ello conlleva para esta ave de presa), es posible que las áreas de dispersión juvenil funcionen como trampas ecológicas. Teniendo en cuenta que la supervivencia del contingente flotante es clave para la estabilidad de la población de águila perdicera, los programas de conservación dedicados a esta especie deberían considerar la gestión de los hábitats ricos en conejos de las áreas de dispersión.

Abstract

Diet of young Bonelli's eagles at temporary settlement areas of southern Spain.

We present the first data on feeding habits of non-breeding Bonelli's eagles in a juvenile dispersal area (Cádiz, southern Spain). The most commonly-taken prey for young Bonelli's eagles was rabbit (61% of prey items), followed by red-legged partridge (22%), 'other birds', 'other mammals' and pigeons, in that order. The consumption of rabbit in nearby breeding territories was lower (43%). The association between rabbit abundance and its consumption by Bonelli's eagles suggests a functional response to this prey. Partridges appear to be a less profitable prey than rabbits for the Bonelli's eagle, but diets dominated by either rabbit or partridge are probably superior to those featuring a high proportion of pigeons. However, these dietary preferences must be studied in greater depth, and across a greater range of ecological contexts. Rabbit (and, to a lesser extent, the partridge) seems to be an essential prey for the Bonelli's eagle in southern Spain, but this may be a concern given that high rabbit density areas overlap with highly humanized landscapes, and dispersal areas may function as an ecological trap. The survival of non-territorial birds is a key to the stability of Bonelli's eagle populations. Conservation planning for the recovery of this threatened species should therefore take into consideration the management of rabbit-rich habitats in dispersal areas.



Dieta de las águilas perdiceras jóvenes en áreas de asentamiento temporal del sur de España

3.1. Introducción

El águila perdicera es una rapaz de larga vida caracterizada por una edad de madurez sexual tardía (aproximadamente 2-4 años en hembras y 3-5 años en machos; Cramp & Simmons, 1980; Real, 2004). Después del abandono del territorio paterno, y con anterioridad a su incorporación a la fracción reproductora (usualmente algunos años después del nacimiento), las águilas jóvenes experimentan la denominada 'dispersión natal' (Newton, 1979; Greenwood & Harvey, 1982; Clobert *et al.*, 2001). Durante este periodo, las aves tienden a agruparse en 'áreas de dispersión juvenil', que en el caso del águila perdicera pueden estar notablemente alejadas de los territorios natales (Cheylan *et al.*, 1996; Real *et al.*, 1998; Alcántara *et al.*, 2001; Mínguez *et al.*, 2001; Real & Mañosa, 2001; Cadahía *et al.*, 2005). Dentro de las áreas de dispersión, las mayores concentraciones de águilas dispersantes se dan en las 'zonas de asentamiento temporal', enclaves de reducida extensión donde las presas son particularmente abundantes (Mañosa *et al.*, 1998; Bautista *et al.*, 2004; Balbontín, 2005).

Las áreas de dispersión y los individuos dispersantes son claves en la estabilidad a largo plazo de las poblaciones de este ave de presa (Ferrer & Penteriani, 2001; Ferrer *et al.*, 2002). Una conservación integral del águila perdicera debería tener en cuenta, por tanto, la biología de la especie en las áreas de dispersión. Factores como la disponibilidad de alimento y su aprovechamiento por parte de las águilas pueden influenciar, a través de los efectos sobre la condición física y las aptitudes sociales, la supervivencia y el subsiguiente éxito reproductivo de las jóvenes aves (Gadgil, 1971; Horn, 1983; Clobert *et al.*, 2001). En consecuencia, el conocimiento de la ecología trófica en las áreas de dispersión debería ser elemental en la programación de medidas de conservación efectivas. Sin embargo, el estudio de este importante aspecto de la historia natural se ha limitado hasta el momento a las águilas territoriales (por ej., Palma *et al.*, 1984; Real, 1987; Rico *et al.*, 1990; Leiva *et al.*, 1994; Martínez *et al.*, 1994; Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2000, 2004; Iezekiel *et al.*, 2004; Palma *et al.*, 2006). Esta carencia de información, que no sólo afecta al águila perdicera (Gargett 1990, Ferrer 1993a, Watson 1997, Ferguson-Lees & Christie 2001), es especialmente grave si tenemos en cuenta que la porción flotante significa aproximadamente un tercio de la población total europea de esta rapaz (Real & Mañosa, 1997).

La región de Andalucía, en el sur de España, mantiene el mayor reducto de águila perdicera en Europa (Balbontín *et al.*, 2003; Real, 2004; Gil-Sánchez *et al.*, 2005; Muñoz *et al.*, 2005), con 321-347 parejas reproductoras (el 35% del total europeo; Moleón, 2006). Además, existen seis áreas de dispersión juvenil en esta región. De ellas, la más importante es la situada en la provincia de Cádiz, que recibe una gran cantidad de jóvenes águilas procedentes del resto de Andalucía (Balbontín *et al.*, 2000; Consejería de Medio Ambiente, 2006) y de otras poblaciones ibéricas (Alcántara *et al.*, 2001; Real, 2004; Consejería de Medio Ambiente, 2006). La elevada densidad de individuos y la presencia de dormideros comunales (Consejería de Medio Ambiente, 2006; M. Moleón & J. Bautista, en prep.) hacen del área de dispersión de Cádiz un lugar propicio para la investigación de la dieta de las águilas no territoriales.

Los dos objetivos básicos planteados en este capítulo fueron (a) revelar los primeros datos sobre los hábitos alimenticios de las águilas perdiceras jóvenes en un área de dispersión juvenil (Cádiz) y (b) comparar los resultados con la dieta de las águilas territoriales. Esta información novedosa puede resultar útil tanto para los gestores y científicos responsables de la conservación del águila perdicera como para aquellos investigadores interesados en la ecología de las aves dispersantes.

3.2. Material y métodos

El área de estudio no reproductora se situó en la zona de dispersión juvenil de águila perdicera en Cádiz (aprox. 2700km²). El hábitat de dispersión está caracterizado por parches más o menos degradados de matorral y monte mediterráneo incluidos en una matriz de cultivos principalmente de secano. La mayoría de la comarca está dedicada al uso agrícola, ganadero y cinegético (principalmente caza menor).

Entre 2003 y 2005 se recogieron egagrópillas bajo dormideros comunales de la especie en dos grupos bien diferenciados de áreas de asentamiento adyacentes, uno situado en el medio (en adelante "grupo centro") y el otro en el extremo meridional (en adelante "grupo sur") del área de dispersión de Cádiz. El grupo centro estuvo constituido por tres áreas de asentamiento (superficie total aprox.: 44km²), mientras que el grupo sur estuvo conformado por cuatro áreas de asentamiento (superficie total aprox.: 52 km²). Todos los dormideros inspeccionados (dos en el grupo centro y tres en el sur) consistieron en bosques-isla de *Eucaliptus* sp rodeados de cultivos de cereal. Las muestras fueron recogidas entre noviembre y principios de febrero, cuando el máximo número de águilas perdiceras dispersantes visitan el área de estudio (Consejería de Medio Ambiente, 2006; obs. pers.). El análisis de egagrópillas es el más frecuentemente usado y fiable de los métodos empleados en el estudio de la dieta en esta especie, especialmente cuando se pretende realizar comparaciones entre áreas (Real, 1996; Gil-Sánchez *et al.*, 2004).

Los resultados obtenidos en las áreas de asentamiento fueron comparados con la dieta en territorios de reproducción. Debido a la ausencia de parejas reproductoras en el área de dispersión de Cádiz (a causa de la falta de cortados rocosos apropiados para la nidificación de esta especie; Balbontín, 2005; Consejería de Medio Ambiente, 2006), los hábitos alimenticios de las aves territoriales se estudiaron (también a partir de egagrópillas) en la cercana población reproductora de la provincia de Granada, que puede considerarse representativa del conjunto de la población andaluza (Consejería de Medio Ambiente, 2006). Se consideraron únicamente aquellos territorios para los que se obtuvo un tamaño muestral superior a 20 presas. Las egagrópillas fueron

recogidas en posaderos utilizados por los individuos reproductores en los mismos periodos y años en que la dieta de las águilas jóvenes fue estudiada.

Para la presentación y el análisis de los datos de dieta, las diferentes presas fueron agrupadas en las siguientes siete categorías: conejo, 'otros mamíferos', perdiz roja, palomas (*Columba* sp), córvidos, 'otras aves' y reptiles. Todas las comparaciones fueron efectuadas por medio de la prueba chi cuadrado, asumiendo un nivel de significación de $p < 0,05$.

42 transectos lineales de 2km de longitud fueron efectuados entre octubre y noviembre de 2003 para determinar la abundancia de conejo, perdiz y faisán. De esos transectos, doce se realizaron dentro de un radio de 10km alrededor del punto central del grupo centro de áreas de asentamiento, diez en un radio de 10km alrededor del punto central del grupo sur, y 20 en el interior de un radio de 5km alrededor del nido (o el centro geométrico de los nidos más frecuentemente utilizados) en tres de los cuatro territorios de reproducción estudiados. Los censos se estratificaron por hábitats (Tellería, 1986) y se llevaron a cabo durante las primeras horas de la mañana o las últimas de la tarde, coincidiendo con los periodos de mayor actividad de las especies objeto de muestreo. La densidad de perdices y faisanes se calculó a partir del número de individuos contados dentro de una banda lateral doble de 20m paralela a la línea de progresión. Dada la mayor dificultad de detección del conejo, el cálculo de la densidad en esta especie se efectuó siguiendo la regresión lineal empleada por Palomares *et al.* (2001), que tiene en cuenta una banda lateral más restrictiva (10m; ver esta referencia y Gil-Sánchez *et al.*, 2004 para más detalles metodológicos).

3.3. Resultados

En total se cuantificó un mínimo de 267 presas en 179 egagrópilas procedentes del área de dispersión de Cádiz. La presa más frecuentemente consumida por las águilas jóvenes fue el conejo (61,0% del total de presas), seguido por la perdiz (21,7%), 'otras aves' (9,8%) y 'otros mamíferos' (5,6%). Las palomas sólo fueron capturadas ocasionalmente (1,9%), y ni córvidos ni reptiles fueron detectados (Fig. 1). Dentro del grupo sur, la categoría 'otras aves' estuvo principalmente compuesta por faisán (64,0% de 'otras aves' y 9,8% del total de presas). La composición alimenticia difirió entre los dos grupos de áreas de asentamiento ($\chi^2_4 = 15,52$; $p < 0,01$), siendo los conejos más frecuentes en el grupo centro y 'otras aves' en el sur (Fig. 1).

En los territorios de reproducción se obtuvieron 208 egagrópilas y 270 presas. Se detectaron diferencias significativas entre la dieta global en el área de dispersión y la de los territorios ($\chi^2_6 = 127,16$; $p < 0,0001$), principalmente debidas al menor y mayor consumo, respectivamente, de conejo (43,0%) y palomas (23,7%) por parte de las águilas territoriales (Fig. 1).

La densidad de conejos fue 19-30 veces superior en las áreas de asentamiento temporal que en los territorios, mientras que la de perdices fue 12-13 veces más alta (Fig. 2). Los faisanes sólo aparecieron en las áreas de asentamiento del sur, con una densidad de aproximadamente 2,54 ind./ha. Los datos apuntan hacia una relación positiva entre la densidad del conejo y su proporción en la dieta del águila perdicera; en el caso de la perdiz no hubo una asociación tan aparente entre densidad y consumo de la presa (Fig. 2).

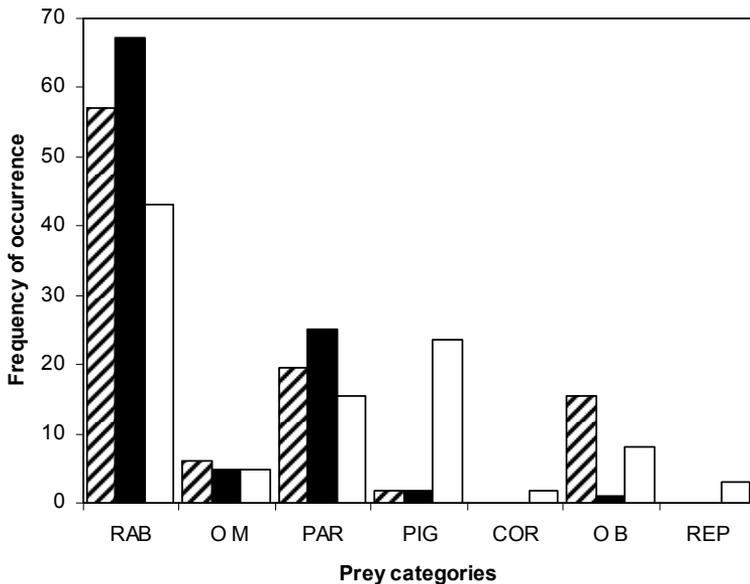


Figura 1. Dieta del águila perdicera en otoño-invierno en Andalucía, sur de España. Barras rayadas: grupo sur de áreas de asentamiento (n=163 presas); barras negras: grupo centro de áreas de asentamiento (n=104 presas); barras blancas: territorios de reproducción (n=270 presas). RAB: conejo; O M: otros mamíferos; PAR: perdiz; PIG: palomas; COR: córvidos; O B: otras aves; REP: reptiles.

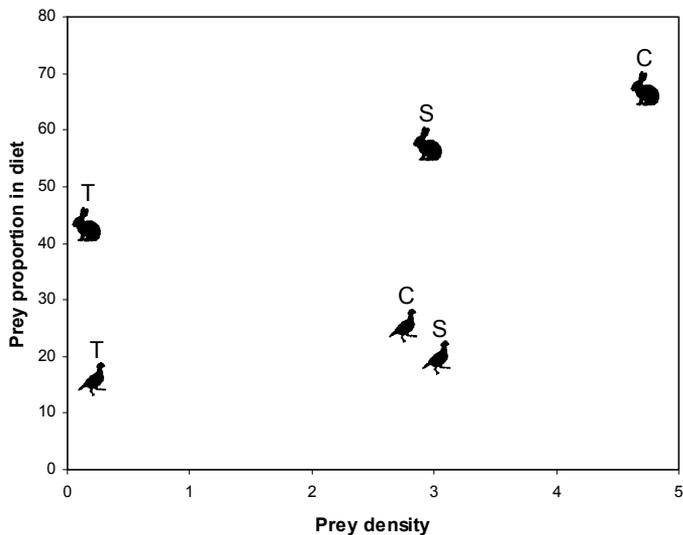


Figura 2. Relación entre la abundancia de conejo y perdiz (individuos/ha) y su proporción (%) en la dieta del águila perdicera en el área de dispersión juvenil de Cádiz y los territorios de reproducción vecinos estudiados. T: territorios de reproducción; C: grupo centro de áreas de asentamiento; S: grupo sur de áreas de asentamiento.

3.4. Discusión

El conejo fue más frecuentemente incorporado a la dieta del águila perdicera en las zonas de asentamiento temporal que en los territorios de reproducción. Aunque el tamaño de muestra fue pequeño (únicamente tres puntos), la Fig. 2 sugiere una asociación entre la abundancia del conejo y su consumo por parte de las águilas. Esta relación aparente podría corresponder a una respuesta funcional hacia esta presa, si bien los escasos datos no permiten discriminar cuál de los tres tipos de respuesta funcional básicos (Holling, 1959) sería el más adecuado. Palma *et al.* (2006) han descrito para estas dos mismas especies en el sur de Portugal una respuesta propia de depredadores especialistas (tipo II), aunque sería arriesgado, con los datos disponibles, generalizarla a otros lugares (Gil-Sánchez, 1998; ver capítulos 1 y 2). El hecho de que, incluso a densidades elevadas de conejo (áreas de asentamiento), entre el 30% y el 40% de las presas no fueron conejo podría ser consistente tanto con una respuesta de tipo III (generalista) como con una relativamente débil de tipo II. Este último caso sería plausible si alguna de las presas alternativas fuese particularmente apetecible para las águilas. En nuestro sistema de estudio, la perdiz podría jugar ese papel, tanto por su importancia en la alimentación del águila como por la ligera tendencia positiva que mostró su frecuencia en la dieta conforme aumentó su densidad (ver Fig. 2). No obstante, la relación existente entre densidad y consumo de conejo (y perdiz) necesita ser investigada en mayor profundidad.

Independientemente de la existencia o no de respuesta funcional, el conejo parece ser una presa esencial para el águila perdicera en Andalucía. La importancia de esta presa para esta rapaz ha sido ya puesta de manifiesto en otras zonas europeas, en particular el norte de España (Real, 1991; Fernández *et al.*, 1998) y el sur de Francia (Cheylan, 1981), donde se detectó una relación positiva entre el éxito reproductor del águila y la abundancia de conejo en el medio.

La importancia numérica de la perdiz en la dieta del águila perdicera fue muy inferior (menos de la mitad) que la del conejo, tanto en ambos grupos de áreas de asentamiento como en los territorios. Esta circunstancia, en conjunción con las similares densidades encontradas para conejos y perdices en cada uno de estos lugares, sugiere que los primeros son presas relativamente más rentables para las águilas que las segundas. Según este razonamiento, los faisanes también serían relativamente menos rentables que los conejos y las perdices. Aunque los datos de densidades de presas pueden estar sesgados e inducir, por tanto, una interpretación errónea de los resultados, las estimas ofrecidas fueron probablemente más conservativas para la perdiz –y los faisanes– que para el conejo, dado que no se tuvo en cuenta el efecto de los distintos tipos de hábitat en la detectabilidad durante los transectos y la banda de conteo fue más restrictiva en el caso de esta última especie. No obstante, la discrepancia en las tasas de captura podría ser en realidad resultado de diferencias en la preferencia por los conejos asociadas a la edad de las águilas, de manera que las territoriales serían capaces de capturar otras especies presa menos susceptibles de ser cazadas por los inexpertos jóvenes. Sin embargo, la razón conejo-perdiz fue muy similar entre las dietas juvenil y adulta (Fig. 2), por lo que este argumento no parece ser suficiente para explicar las importantes diferencias encontradas.

Los faisanes soltados para caza deportiva sufren habitualmente altas tasas de depredación en los lugares de suelta, debido a que resultan más fáciles de capturar para los depredadores y/o a que son mantenidas en densidades más altas que las presas silvestres (Kenward, 1977; Kenward *et al.*, 1981; Snyder, 1985; aunque ver

Kenward *et al.*, 2001). La gran abundancia de faisanes en las áreas de asentamiento del grupo sur (ver densidades de faisanes en Resultados) podría ser la causa de la menor cantidad de conejos y perdices ingeridos por las águilas en relación a las áreas de asentamiento del grupo centro, donde más del 90% de la dieta estuvo constituida por estas dos presas.

Por otra parte, la escasez de palomas, córvidos, otras aves (en el grupo sur) y reptiles en la dieta de las águilas dispersantes puede ser explicada por la “hipótesis de las presas alternativas” de Angelstam *et al.* (1985). La menor disponibilidad de otras presas más rentables, como conejos y perdices, en los hábitats de reproducción obligaría a las águilas territoriales a prestar una mayor atención a otras presas alternativas, esto es, los grupos anteriormente citados. En este caso, diferencias de experiencia entre jóvenes y adultos sí podrían contribuir a explicar el patrón encontrado, de manera que los individuos territoriales serían más hábiles en capturar estas presas alternativas (en general de características y comportamiento muy diferentes al conejo y la perdiz).

Es destacable la práctica ausencia de palomas, el segundo grupo presa más frecuente para las águilas perdiceras territoriales, en la dieta de los individuos dispersantes. Aunque no se censó la población de palomas en ninguna de las zonas de estudio consideradas, no parece probable que su densidad en las áreas de asentamiento sea inferior que en los territorios de reproducción, ya que las primeras soportan un mucho mayor grado de humanización y las palomas están típicamente asociadas a ambientes antropizados. Los resultados obtenidos aquí indicarían, por tanto, que las palomas son de una importancia marginal para el águila perdicera cuando los conejos y las perdices son abundantes. Consecuentemente, las águilas perdiceras que habitan lugares como la costa levantina española (Real, 1987; Rico *et al.*, 1990; Martínez *et al.*, 1994) o el sur de Portugal (Palma *et al.*, 2006), donde consumen elevadas cantidades de esta presa, gozarían de una dieta subóptima respecto a aquellas otras que viven en zonas más abundantes en conejos y perdices. Sería interesante determinar si tal dieta basada en palomas puede desembocar en consecuencias demográficas negativas a largo plazo, sentido al que apuntarían los trabajos anteriormente citados del norte de España y el sur de Francia (Cheylan, 1981; Real, 1991; Fernández *et al.*, 1998).

Una de las mayores representaciones de conejo en la dieta de las águilas perdiceras territoriales, tanto en Andalucía como en otras partes de Europa, se encuentra en Granada (ver para comparaciones Gil-Sánchez *et al.*, 2004 y referencias anteriormente citadas), por lo que las diferencias entre las dietas de jóvenes y adultos pueden ser incluso más aparentes si consideramos otros lugares de reproducción. La razón fundamental por la que existen estas diferencias entre las dietas de jóvenes y adultos es doble. Por un lado, los lugares apropiados para la nidificación del águila perdicera no coinciden geográficamente con los lugares más ricos en conejos y perdices, que suelen ser zonas de suaves pendientes donde escasean los afloramientos rocosos. Por otro, las jóvenes águilas dispersantes no necesitan mantener ni defender territorios exclusivos (Newton, 1979), por lo que pueden explorar extensas regiones (las águilas perdiceras jóvenes pueden volar distancias de varios centenares de kilómetros desde sus territorios de nacimiento; Real *et al.*, 1998; Alcántara *et al.*, 2001; Mínguez *et al.*, 2001; Real & Mañosa, 2001; Cadahía *et al.*, 2005) en busca de las áreas más ricas en las presas más rentables (Ferrer, 1993b; Ferrer & Harte, 1997), áreas donde además los individuos toleran mucho mejor la cercanía de conspecíficos (obs. pers.).

Algunos estudios ya han indicado la influencia de la abundancia de perdiz y, en especial, de conejo en la regulación de determinados aspectos vitales de las águilas perdiceras jóvenes, particularmente la longitud del periodo de dependencia (Mínguez *et al.*, 2001) y la selección de las áreas de asentamiento temporal (Mañosa *et al.*, 1998; Balbontín, 2005). Con los datos actuales no es posible concluir definitivamente si el conejo es la presa preferida en el oeste de Europa (tal y como sugiere el capítulo 1) o si el conejo es la presa más fácilmente cazable para las águilas jóvenes, pero, independientemente de cuál sea la última causa, no cabe duda de que las águilas perdiceras dispersantes se solapan con áreas de altas densidades de conejos (Mañosa *et al.*, 1998; Balbontín, 2005) y capturan más conejos que las adultas (presente estudio). Desafortunadamente, la asociación entre el águila perdicera y el conejo puede funcionar como una trampa ecológica en las áreas de dispersión. Los enclaves andaluces más ricos en conejo coinciden con áreas relativamente humanizadas (Bautista *et al.*, 2004; Farfán *et al.*, 2004), lo que significa un motivo de preocupación dada la elevada mortalidad no natural juvenil provocada directa o indirectamente por los humanos (Ferrer & Penteriani, 2001; Real *et al.*, 2001; Ferrer *et al.*, 2002; Bautista *et al.*, 2004). Estas presiones están principalmente relacionadas con la actividad cinegética (persecución directa) y con una elevada densidad de líneas de conducción eléctrica con riesgo de electrocución (Sánchez-Zapata & Calvo, 1999; Bautista *et al.*, 2004). Por lo tanto, las áreas de dispersión, al menos en el sur de España, actúan probablemente como sumideros de la población, y el conejo podría contribuir de manera decisiva en el modelado de este escenario, por su valor como especie cinegética (persecución) y por su selección de hábitats de orografía suave (tendidos). En este sentido, los convenios de colaboración con propietarios de fincas y cotos y las correcciones de tendidos eléctricos efectuados por la Administración autonómica en las áreas de dispersión andaluzas de águila perdicera (Consejería de Medio Ambiente, 2006; Moleón *et al.*, en prensa) pueden resultar muy positivos para la especie.

Por otra parte, los brotes de mixomatosis y neumonía hemorrágica vírica del conejo (Villafuerte *et al.*, 1995; Fenner & Fantini, 1999; Virgós *et al.*, en prensa) pueden significar un adicional motivo de preocupación para la conservación de las águilas perdiceras dispersantes a través de la disminución de la disponibilidad del número de presas en las áreas de dispersión. Las enfermedades del conejo han provocado disminuciones en el consumo de esta presa no sólo por parte del águila perdicera (Real, 1991; ver capítulo 1), sino de muchos otros depredadores ibéricos (Delibes, 1978; Fernández, 1993; Tella & Mañosa, 1993; Mañosa, 1994; Villafuerte *et al.*, 1996; Martínez & Zuberogoitia, 2001; Martínez & Calvo, 2001). Además, esta reducción en la abundancia del conejo mediada por las enfermedades puede interactuar sinérgicamente con la agricultura. Esta actividad en el sur de España está tendiendo actualmente a la simplificación del paisaje, por lo que la agricultura amenazaría a las áreas de dispersión a través de la pérdida y degradación del hábitat adecuado para el conejo (Moreno & Villafuerte 1995, Calvete *et al.* 2004, Calvete 2006, Consejería de Medio Ambiente 2006) y, por añadidura, para la perdiz, ya que ambas especies tienen similares exigencias ecológicas (Lucio & Purroy, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994; Fa *et al.*, 1999; Calvete *et al.*, 2004).

La supervivencia del contingente preadulto es clave para la viabilidad de las poblaciones de águila perdicera (Real & Mañosa, 1997; Ferrer & Penteriani, 2001; Carrete *et al.*, 2002; Ferrer *et al.*, 2002; Carrete *et al.*, 2005). Los programas de conservación diseñados para la recuperación de esta especie deberían por consiguiente tener en cuenta el manejo de los hábitats ricos en conejo (y perdiz) de las áreas de dispersión. Particularmente, aquellos programas que favorezcan la estabilidad de las poblaciones de conejo (por ej., incentivando sistemas agrícolas compatibles,

Signal & McCracken, 1996) y las actuaciones dirigidas a disminuir la persecución directa y la electrocución en tendidos eléctricos en estas áreas (Real *et al.*, 2001) serían especialmente recomendables.

3.5. Bibliografía

- Alcántara, M., Ferreiro, E., Gardiazabal, A. 2001. Dispersal of young Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*): first results by satellite telemetry (LIFE Project B5-3200/97/252 Conservation Plan of Bonelli's eagle in Sierra de Guara, Huesca, Aragón). *IV Eurasian Congress on Raptors, Seville (Spain)*. 3.
- Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals of Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarctic Ecol.*, 8: 285-298.
- Balbontín, J. 2005. Identifying suitable habitat for dispersal in Bonelli's eagle: An important issue in halting its decline in Europe. *Biol. Conserv.*, 126: 74-83.
- Balbontín, J., Penteriani, V., Ferrer, M. 2000. *Situación del águila perdicera en Andalucía*. Informe técnico. Junta de Andalucía-CSIC. Sevilla.
- Balbontín, J., Penteriani, V., Ferrer, M. 2003. Variations in the age of mates as an early warning signal of changes in population trends? The case of Bonelli's eagle in Andalusia. *Biol. Conserv.*, 109: 417-423.
- Bautista, J., Gil-Sánchez, J.M., Martín, J., Otero, M., Moleón, M. 2004. Las áreas de dispersión del águila real y el águila perdicera en Granada. *Quercus*, 223: 10-15.
- Signal, E.M., McCracken, D.I. 1996. Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. *J. Applied Ecol.*, 33: 413-424.
- Cadahía, L., Urlos, V., Negro, J.J. 2005. Survival and movements of satellite-tracked Bonelli's eagles *Hieraaetus fasciatus* during their first winter. *Ibis*, 147: 415-419.
- Calvete, C. 2006. Modeling the effect of population dynamics on the impact of rabbit haemorrhagic disease. *Conserv. Biol.*, 20: 1232-1241.
- Calvete, C., Estrada, R., Angulo, E., Cabezas-Ruiz, S. 2004. Habitat factors related to wild rabbit conservation in an agricultural landscape. *Landscape Ecol.*, 19: 533-544.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Martínez, J.E., Calvo, J.F. 2002. Predicting the implications of conservation management: a territorial occupancy model of Bonelli's eagle in Murcia, Spain. *Oryx* 36: 349-356.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J.F., Lande, R. 2005. Demography and habitat availability in territorial occupancy of two competing species. *Oikos*, 108: 125-136.
- Cheyran, G. 1981. Sur le rôle déterminant de l'alimentation dans le succès de reproduction de l'Aigle de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* en Provence. *Rapaces Méditerranéés*, 1: 95-99.
- Cheyran, G., Ravayrol, J., Cugnasse, J.-M., Billet, J.-M., Joulot, C. 1996. Dispersion des Aigles de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* juveniles bagués en France. *Alauda*, 64: 413-419.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhont, A.A., Nichols, J. (eds) 2001. *Dispersal – Causes, Consequences and Mechanisms of Dispersal at the Individual, Population and Community Level*. Oxford University Press. Oxford
- Consejería de Medio Ambiente. 2006. *Programa de Actuaciones para la Conservación del Águila Perdicera en Andalucía*. Informe técnico. Egmasa-Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Jaén.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*, Vol. 2. Oxford University Press. Oxford.
- del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J. (eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions. Barcelona. 638 pp.
- Delibes, M. 1978. Ecología alimenticia del águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) en el Coto Doñana durante la crianza de los pollos. *Doñana, Acta Vert.*, 5: 35-60.

- Farfán, M.A., Guerrero, J.C., Real, R., Barbosa, A.M., Vargas, J.M. 2004. Caracterización del aprovechamiento de los mamíferos en Andalucía. *Galemys*, 16:41-59.
- Fenner, F., Fantini, B. 1999. *Biological Control of Vertebrate Pests. The History of Mixomatosis – an Experiment in Evolution*. CABI Publishing. United Kingdom.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. 2001. *Rapaces del Mundo*. Omega. Barcelona.
- Fernández, C. 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Rev. Ecol. Terre Vie*, 48: 323-329.
- Fernández, A., Román, J., de la Torre, J.A., Ansola, L.M., Santa María, J., Ventosa, R., Román, F., Palma, C. 1998. *Demografía y conservación de una población de Águila Perdicera Hieraaetus fasciatus en declive*. Pp. 305-322. En: Meyburg, B.U., Chancellor, R.D., Ferrero, J.J. (eds.): *Holarctic Birds of Prey. Proceedings of an International Conference*. ADENEX-WWGBP. Calamonte. España.
- Ferrer, M. 1993a. *El Águila Imperial*. Quercus. Madrid.
- Ferrer, M. 1993b. Reduction in hunting success and settlement strategies in young Spanish imperial eagles. *Anim. Behav.*, 45: 406-408.
- Ferrer, M., Harte, M. 1997. Habitat selection by immature Spanish imperial eagles during the dispersal period. *J. Applied Ecol.*, 34: 1359-1364.
- Ferrer, M., Penteriani, V. 2001. *Importancia de las zonas de dispersión juvenil sobre el mantenimiento y estabilidad de las poblaciones reproductoras del águila imperial y del águila perdicera*. Informe técnico. Junta de Andalucía-CSIC. Sevilla.
- Ferrer, M., Penteriani, V., Ojalora, F. 2002. *Importancia de las zonas de dispersión juvenil sobre el mantenimiento y estabilidad de las poblaciones reproductoras del águila imperial y del águila perdicera. Informe final: simulaciones orientadas-objeto (OOP)*. Informe técnico. Junta de Andalucía-CSIC. Sevilla.
- Gadgil, M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, 52: 253-261.
- Garget, V. 1990. *The Black Eagle*. Academic Press. London.
- Gil-Sánchez, J.M. 1998. Selección de presa por el Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante el periodo de nidificación en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 45: 151-160.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F., Valenzuela, G., Moleón, M. 2000. Demografía y alimentación del Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Ardeola*, 47: 69-75.
- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Bautista, J., Otero, M. 2005. Differential composition in the age of mates in Bonelli's eagle populations: The role of spatial scale, non-natural mortality reduction, and the age classes definition. *Biol. Conserv.*, 124: 149-152.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 1-21.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European Pine Sawfly. *Can. Entomol.*, 91: 293-320.
- Horn, H.S. 1983. *Some theories about dispersal*. Pp. 54-59. En: Swingland, R., Greenwood, P.J. (eds.): *The Ecology of Animal Movement*. Oxford University Press. Oxford.
- Izuekiel, S., Bakaloudis, D.E. & Vlachos, C.G. 2004. *The diet of the Bonelli's eagle Hieraaetus fasciatus, in Cyprus*. Pp. 581-587. En: Chancellor, R.D., Meyburg, B.U. (eds.): *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME. Berlin.
- Kenward, R. E. 1977. Predation on released pheasants (*Phasianus colchicus*) by goshawks (*Accipiter gentilis*) in central Sweden. *Swedish Game Research*, 10: 79-112.
- Kenward, R. E., Marcström, V., Karlbom, M. 1981. Goshawk winter ecology in Swedish pheasant habitats. *J. Wildl. Manage.*, 45: 397-408.
- Kenward, R. E., Hall, D.G., Walls, S.S., Hodder, K.H. 2001. Factors affecting predation by buzzards *Buteo buteo* on released pheasants *Phasianus colchicus*. *J. Applied Ecol.*, 38: 813-822.

- Leiva, A., Pareja, G., Aragonés, J. 1994. Alimentación del Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Córdoba. *Aegyptus*, 12: 15-21.
- Lucio, A., Purroy, F.J. 1992. Red-legged partridge (*Alectoris rufa*) habitat selection in northern Spain. *Gibier Faune Sauvage*, 9: 417-429.
- Mañosa, S. 1994. Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. *J. Raptor Res.*, 28: 84-92.
- Mañosa, S., Real, J., Codina, J. 1998. Selection of settlement areas by juvenile Bonelli's eagle in Catalonia. *J. Raptor Res.*, 32: 208-214.
- Martínez, J.A., Zuberogoitia, I. 2001. The response of Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *J. für Ornitol.*, 142: 204-211.
- Martínez, J.E., Calvo, J.F. 2001. Diet and breeding success of eagle owl in southeastern Spain: effect of rabbit haemorrhagic disease. *J. Raptor Res.*, 35: 259-262.
- Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Carmona, D., Sánchez, J.A. 1994. Régime alimentaire de l'aigle de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* durant la période de l'élevage des jeunes (Murcia, Espagne). *Alauda*, 62: 53-58.
- Mínguez, E., Angulo, E., Siebering, V. 2001. Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.*, 35: 228-234.
- Moleón, M. 2006. *El águila perdicera en Andalucía*. Pp. 24-30. En: del Moral, J.C. (ed.): *El águila perdicera en España. Población en 2005 y método de censo*. SEO/Birdlife. Madrid.
- Moleón, M., Bautista, J., Garrido, J.R., Martín-Jaramillo, J., Ávila, E., Madero, A. (en prensa) La corrección de tendidos eléctricos en áreas de dispersión de Águila-azor perdicera: efectos potenciales positivos sobre la comunidad de aves rapaces. *Ardeola*.
- Moreno, S., Villafuerte, R. 1995. Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits *Oryctolagus cuniculus* and their predators in Doñana National Park, Spain. *Biol. Conserv.*, 73: 81-85.
- Muñoz, A.R., Real, R., Barbosa, A.M., Vargas, J.M. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity Distrib.*, 11: 477-486.
- Newton, I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. Poyser. Berkhamsted.
- Palma, L., Cancela da Fonseca, L., Oliveira, L. 1984. L'alimentation de l'aigle de Bonelli (*Hieraaetus fasciatus*) dans la cote portugaise. *Rapinyaires Mediterranis*, 2: 87-96.
- Palma, L., Beja, P., Pais, M., Cancela da Fonseca, L. 2006. Why do raptors take domestic prey? The case of Bonelli's eagle and pigeons. *J. Applied Ecol.*, 43: 1075-1086.
- Palomares, F., Delibes, M., Revilla, E., Calzada, J., Fedriani, J.M. 2001. Spatial ecology of Iberian lynx and abundant of European rabbits in southwestern Spain. *Wild. Monogr.*, 148: 1-36.
- Real, J. 1987. Evolución cronológica del régimen alimenticio de una población de *Hieraaetus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. *Rapaci Mediterranei*, 3: 185-205.
- Real, J. 1991. *L'aliga perdiguera Hieraaetus fasciatus a Catalunya: status, ecologia trófica, biología reproductora i demografia*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Real, J. 1996. Biases in diet study methods in the Bonelli's eagle. *J. Wildlife Manage.*, 60: 632-638.
- Real, J. 2004. Águila-Azor Perdicera, *Hieraaetus fasciatus*. In: Madroño, A., González, C. & Atienza, J.C. (eds.) *Libro Rojo de las Aves de España*, 154-157. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/Birdlife, Madrid
- Real, J., Mañosa, S. 1997. Demography and conservation of western European Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* populations. *Biol. Conserv.*, 79: 59-66.
- Real, J., Mañosa, S. 2001. Dispersal of juvenile and immature Bonelli's eagles in northeastern Spain. *J. Raptor Res.*, 35: 9-14.
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1998. Post-nestling dependence period in the Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus*. *Ornis Fenn.*, 75: 129-137.

- Real, J., Grande, J.M., Mañosa, S., Sánchez-Zapata, J.A. 2001. Causes of death in different areas for Bonelli's Eagle *Hieraetus fasciatus* in Spain. *Bird Study*, 48: 221-228.
- Rico, L., Vidal, A., Villaplana, J. 1990. Datos sobre la distribución, reproducción y alimentación del águila perdicera *Hieraetus fasciatus* Vieillot, en la provincia de Alicante. *Medi Natural*, 2: 103-111.
- Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J.F. 1999. Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. *J. Applied Ecol.*, 36: 254-262.
- Snyder, W.D. 1985. Survival of radio-marked hen Ring-necked Pheasants in Colorado. *J. Wildlife Manage.*, 49: 1044-1050.
- Tella, J.L., Mañosa, S. 1993. Eagle Owl predation on Egyptian Vulture and Northern Goshawk: Possible effect of a decrease in European rabbit availability. *J. Raptor Res.*, 27: 111-112.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C., Lucientes, J. 1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia*, 59: 651-659.
- Villafuerte, R., Luco, D.F., Gortázar, C., Blanco, J.C. 1996. Effect on red fox litter size and diet after rabbit haemorrhagic disease in northeastern Spain. *J. Zool.*, 240: 764-767.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Lozano, J. (en prensa) Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodivers. Conserv.*
- Watson, J. 1997. *The Golden Eagle*. T & AD Poyser. London.

4



*Impacto de depredación del águila
perdicera sobre el conejo y la
perdiz*

Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Gil-Sánchez, J.M., Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Virgós, E.

Parte del trabajo de campo fue realizado por el equipo de seguimiento del águila perdicera en Granada: J. Bautista, J.F. Sánchez-Clemot, F. Molino, M. Otero y G. Valenzuela. J. Real cedió datos sobre requerimientos alimenticios. Los censos de presas en 2002 fueron efectuados por tres de los autores (MM, JMBA y EBD) con el apoyo económico de Egmasa-Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía).





Los estudios sobre impacto de depredación son importantes tanto en el contexto ecológico como en el conservacionista. Sin embargo, existe una casi absoluta carencia de trabajos de esta índole en áreas de clima templado o cálido, donde los ecosistemas son relativamente complejos. Esto hace que los resultados de los estudios disponibles (efectuados en su mayoría en latitudes septentrionales) sean difícilmente generalizables. En este capítulo se estima el impacto de depredación (tasas de captura y depredación) del águila perdicera sobre las poblaciones de conejo y perdiz en dos épocas distintas (las reproductora –100 días– y no reproductora del águila –otros 100 días–) y a dos escalas (población reproductora total del águila en el área de estudio intensivo –AEI– y territorios individuales), todo ello en un ambiente típicamente mediterráneo del sur de España. A nivel poblacional (7 parejas de águila) la tasa de depredación fue de 278,1-340,5 conejos y 224,1-304,0 perdices durante el periodo reproductor y 237,4 conejos y 120,8 perdices en el no reproductor. La tasa de captura media a nivel territorial fue de 48,7 conejos y 39,9 perdices en primavera y de 40,9 conejos y 16,2 perdices en otoño. Las tasas de depredación a escala poblacional fueron muy bajas (0,3-3,1%) sobre ambas presas y en ambos periodos. A nivel territorial los resultados fueron variables –en función del radio considerado– y difícilmente interpretables, por lo que es necesario implementar futuros estudios a esta escala. Estos estudios deberían focalizarse en delimitar hasta qué punto la depredación por parte de esta ave de presa es aditiva o compensatoria a otras causas de mortalidad, especialmente en aquellos territorios con menores densidades de presas. De cualquier modo, el potencial del águila perdicera como factor limitante de conejos y perdices en el área de estudio parece ser muy pobre a escala poblacional, y sólo en ocasiones podría ser relevante a nivel territorial, por lo que el conflicto entre los colectivos cinegético y conservacionista disminuiría significativamente.

Abstract

Predation by Bonelli's eagles on rabbits and red-legged partridges.

Predation pressure studies are of major interest both in the fields of theoretical knowledge and conservation of either prey or predator species. However, works dealing with this issue are very scarce in warm climates, where the ecological framework is noticeably complex. In this chapter we estimate the predation impact ('kill rate' and 'predation rate') by Bonelli's eagles on rabbit and red-legged partridge populations in two different seasons (the eagle's breeding –100 days– and non-breeding –100 days– seasons) and at two main scales (the eagle's breeding population and single territories) in a typically Mediterranean environment of southern Spain. At the eagle population level (7 reproductive units) the kill rate was 304 rabbits (range: 278-341) and 262 partridges (range: 224-304) during the breeding season and 237 rabbits and 121 partridges in the non-breeding period. This resulted in very low predation rates at the population scale (range: 0.3-3.1%) for both the prey and seasons. The average kill rate at the territorial level was 49 rabbits (range: 20-67) and 40 partridges (range: 12-74) in spring and 41 rabbits (range: 35-51) and 16 partridges (range: 15-19) in autumn. At the territorial level the results for predation impact were variable and difficult to interpret, although only in a minority of territories and years did the impact exceed 10%. In the study area, the potential role of Bonelli's eagles as a limiting factor for rabbits and partridges appeared to be very poor at the population scale, and only in some territories can it be potentially considered as important. The conflict existing between game profitability and conservation interest of either prey or predators therefore appears to be very localised, and eagles, quarry species and game interests seems to be compatible in the majority of the study area and probably throughout southern Spain. However, further studies are needed in order to ascertain whether the predation is additive or compensatory to other mortality causes, especially at the scale of those territories where prey densities were lower.



Impacto de depredación del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz

4.1. Introducción

Aunque la depredación es una de las interacciones más frecuentes en los sistemas naturales (Crawley, 1992; Krebs, 2001), aún existe un gran desconocimiento sobre sus consecuencias ecológicas. En particular, la idea de que los depredadores pueden limitar a sus presas, es decir, mantenerlas por debajo de su nivel de carga (Sinclair & Pech, 1996; Krebs, 2002), ha sido desde hace décadas objeto de una recurrente controversia (ver revisiones en Sith *et al.*, 1985; Skogland, 1991; Newton, 1998; Macdonald *et al.*, 1999; Valkama *et al.*, 2005). Mientras que algunos investigadores han encontrado que los depredadores pueden ser importantes factores limitantes de las poblaciones de sus presas (por ej., Stoddard, 1951; Krebs *et al.*, 1995; Marcström *et al.*, 1988; Tapper *et al.*, 1996; Korpimäki & Norrdahl, 1998; Banks *et al.*, 2000; Thirgood *et al.*, 2000a, c), otros han sugerido que los depredadores se alimentan fundamentalmente de los individuos “sobrantes” de la población (“doomed surplus”) y, por tanto, serían incapaces de ejercer una influencia apreciable en la dinámica de la presa (“postura erringtoniana”; por ej., Errington, 1934, 1946, 1956, 1963; Jenkins *et al.*, 1963; 1964; Watson, 1964; Gasaway *et al.*, 1983; Thomson *et al.*, 1998). Visto este escenario, es probable que el papel de la depredación como agente limitante no sea una cuestión absoluta, sino que dependa de las características individuales de las especies implicadas y los particulares contextos ecológicos en los que éstas se desarrollen e interactúen.

Independientemente del resultado ecológico final sobre las poblaciones de las especies presa, la depredación también tiene el potencial de acarrear de manera indirecta efectos negativos sobre el propio depredador. El caso concreto de la depredación sobre especies cinegéticas significa un grave problema para la conservación de numerosos depredadores amenazados, debido a que contribuye a generar una insistente persecución sobre éstos por parte del hombre (Villafuerte *et al.* 1998; Kenward, 1999; Thirgood *et al.* 2000b; Whitfield *et al.*, 2003; Virgós & Travaini, 2005; Arroyo *et al.*, 2001; Valkama *et al.*, 2005; Moleón, 2007). Una idea comúnmente arraigada entre cazadores y gestores de caza, pero desproporcionadamente carente de base real y justificación (Newton, 1998; Kenward *et al.* 2001; REGHAB, 2002; aunque ver Valkama *et al.*, 2005), es considerar al control de depredadores como una herramienta necesaria para incrementar la rentabilidad económica de la actividad cinegética. En contraste con esta postura, el colectivo conservacionista defiende que la

presencia de los depredadores no conlleva *per se* una disminución en las poblaciones de especies presa y, por consiguiente, en los intereses cinegéticos. A este nivel social encontramos, por tanto, una analogía con el anterior debate, de modo que los conservacionistas suelen abrazar la postura erringtoniana mientras que los cazadores se posicionan en el lado contrario (Moleón, 2007). Resolver este conflicto es, en consecuencia, del mayor interés en Biología de la Conservación.

Sin embargo, responder a preguntas tales como si es la persecución de los depredadores justificable desde un punto de vista económico requiere una exploración precisa del papel de los depredadores como factores limitantes de las presas (Valkama *et al.*, 2005). En la práctica es complejo acotar el alcance de la limitación, ya que el papel de la depredación como factor limitante depende en gran medida de si la mortalidad causada en la población de la presa puede o no ser considerada aditiva a otras causas (Aebischer, 1991; Krebs, 2002). La comprensión de esta propiedad de la depredación en un sistema de estudio dado debe estar fundamentada en un profundo conocimiento del impacto de la depredación ("predation impact") sobre la especie presa, entendido este concepto como la porción de la población de la presa que es extraída por el depredador (Marcström *et al.*, 1988; Redpath, 1991; Ferreras & Macdonald, 1999; Petty *et al.*, 2003; Thirgood *et al.*, 2000c). Únicamente calculando este término, teniendo en cuenta diferentes escalas espaciotemporales, es posible aventurar el papel de un depredador como factor limitante de sus presas mediante la comparación con el papel de otras causas de mortalidad. No obstante, la exploración de esta cuestión conlleva usualmente numerosas dificultades metodológicas, y normalmente sólo puede ser abordada mediante medidas indirectas (Newton, 1998; Thirgood *et al.*, 2000c; Kenward *et al.*, 2001; Valkama *et al.*, 2005).

Además, cada interacción particular es, como ya hemos insinuado, dependiente del contexto y, por tanto, difícilmente extrapolable. Hasta el momento, los pocos estudios disponibles en la literatura científica que abordan este aspecto han sido casi exclusivamente efectuados en latitudes septentrionales de Europa y Norteamérica, en sistemas naturales relativamente simples donde las presas suelen sufrir dinámicas poblacionales cíclicas (ver revisiones en Newton, 1998; Macdonald *et al.*, 1999; Valkama *et al.*, 2005). Las conclusiones que se extraen de estos trabajos son a menudo difícilmente aplicables a ecosistemas más complejos, por lo que el desarrollo de estudios sobre depredación en climas como el mediterráneo, donde coinciden una relativamente diversa comunidad de depredadores y presas (las cuales no parecen mostrar dinámicas cíclicas estables) y una elevada actividad cinegética, es una urgente necesidad (Valkama *et al.*, 2005). Además, hasta ahora la gran mayoría de los estudios se han centrado en explorar el impacto a escala poblacional (Picozzi, 1978; Lindén & Wikman, 1983; Widén *et al.*, 1987; Nielsen, 1999; Redpath & Thirgood, 1999; Bro *et al.*, 2001; Tornberg, 2001), por lo que el efecto de la depredación a nivel territorial en especies de depredadores territoriales es prácticamente inexistente.

En este capítulo se examina el ejemplo de la depredación del águila perdicera sobre sus dos principales presas en un hábitat mediterráneo del sur de España, el conejo y la perdiz roja (ver capítulos 1 y 2; Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 2000, 2004).

En la Península Ibérica, la perdiz y, sobre todo, el conejo son presas clave para la comunidad de depredadores vertebrados (Calderón, 1977; Delibes & Hiraldo, 1981). Al mismo tiempo, conejos y perdices son las especies de caza menor más valiosas en los países ibéricos (cada año se abaten, respectivamente, más de cuatro y tres millones de individuos en España; Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación de España). Además, las áreas dedicadas a la caza menor están profusamente distribuidas por la

Península (en algunas regiones, como Andalucía, estas áreas cinegéticas ocupan >80% de su superficie; Moleón, 2007), y la actividad cinegética es un recurso económico y lúdico muy importante (Arroyo *et al.*, 2001; Moleón, 2007). Como resultado esperable, la persecución ilegal de aves rapaces y mamíferos carnívoros por parte de cazadores y gestores cinegéticos es un hecho habitual en España (Villafuerte *et al.*, 1998; Villafuerte *et al.*, 2000; Virgós & Travaini, 2005).

El águila perdicera es una rapaz amenazada en los países mediterráneos (Real & Mañosa, 1997; Tucker & Heath, 1994). La población española, que mantiene el 75% de los efectivos europeos (del Moral, 2006), decreció de manera substancial entre la década de los 70 y comienzos de los 90 (Real, 2004). Una de las causas más importantes de este descenso, y que aún persiste hoy día (Carrete *et al.*, 2001; Real *et al.*, 2001; Real, 2004), fue la mortalidad no natural directamente relacionada con la caza o la gestión cinegética (Arroyo *et al.*, 1995; Real *et al.*, 2001). En este contexto, un caso particularmente grave de persecución directa es el asociado a la caza de perdiz en la modalidad de reclamo, que afecta de manera muy específica al águila perdicera y es especialmente intensa en algunas zonas del sur de España (Gil-Sánchez *et al.*, 1999a; obs. pers.). Aquí, el águila perdicera es el principal depredador conocido de perdices adultas y uno de los más importantes consumidores de conejos (ver una revisión actualizada en Moleón, 2007). Sin embargo, a pesar de la aparente conexión entre los hábitos alimenticios de esta ave de presa y buena parte de la persecución a la que está sometida, nunca se ha llevado a cabo una aproximación al impacto de la depredación sobre las poblaciones de conejo o perdiz. Esta carencia no sólo se evidencia en el caso del águila perdicera, sino que también afecta a las restantes rapaces mediterráneas (Valkama *et al.*, 2005), con la excepción del estudio desarrollado por Mañosa (1991) con azores y perdices en el noreste de España.

El propósito de este capítulo fue estimar el impacto de depredación (tasa de captura y tasa de depredación) del águila perdicera sobre las poblaciones de conejo y perdiz en dos épocas (las reproductora y no reproductora del águila) y a dos escalas (población reproductora total del águila y territorios individuales), con los objetivos de, en primer lugar, aumentar el conocimiento sobre el efecto de la depredación en estas especies presa y de, en última instancia, contribuir a diseñar estrategias encaminadas a compatibilizar la conservación de aves rapaces y la gestión cinegética. El impacto fue de este modo calculado para los periodos reproductores de tres años consecutivos (2002, 2003 y 2004) y para el no reproductor de 2003.

4.2. Material y métodos

4.2.1. Área de estudio y población de águila perdicera

El área de estudio se localiza en la provincia de Granada (SE de España; Fig. 1). Su rango altitudinal oscila entre los 420 y los 2027m.s.n.m. y posee un clima típicamente mediterráneo, con unas temperaturas medias que varían entre 5,5-7,8°C en enero y 25,7-26,8°C en julio, y 460-606mm de precipitación anual irregularmente distribuidos fundamentalmente en primavera y otoño (Montero & González-Rebollar, 1982). El área se caracteriza por constituir un mosaico de hábitats, con formaciones de pinos (*Pinus halepensis* y *P. pinaster* principalmente), parches de matorral mediterráneo con pies de encina (*Quercus ilex*) en distinto grado de desarrollo y tierras de cultivos de secano

(cereal, olivos y almendros). Toda el área soporta una intensa actividad cinegética, en su mayoría caza menor, que incluye el aprovechamiento del conejo y la perdiz roja.

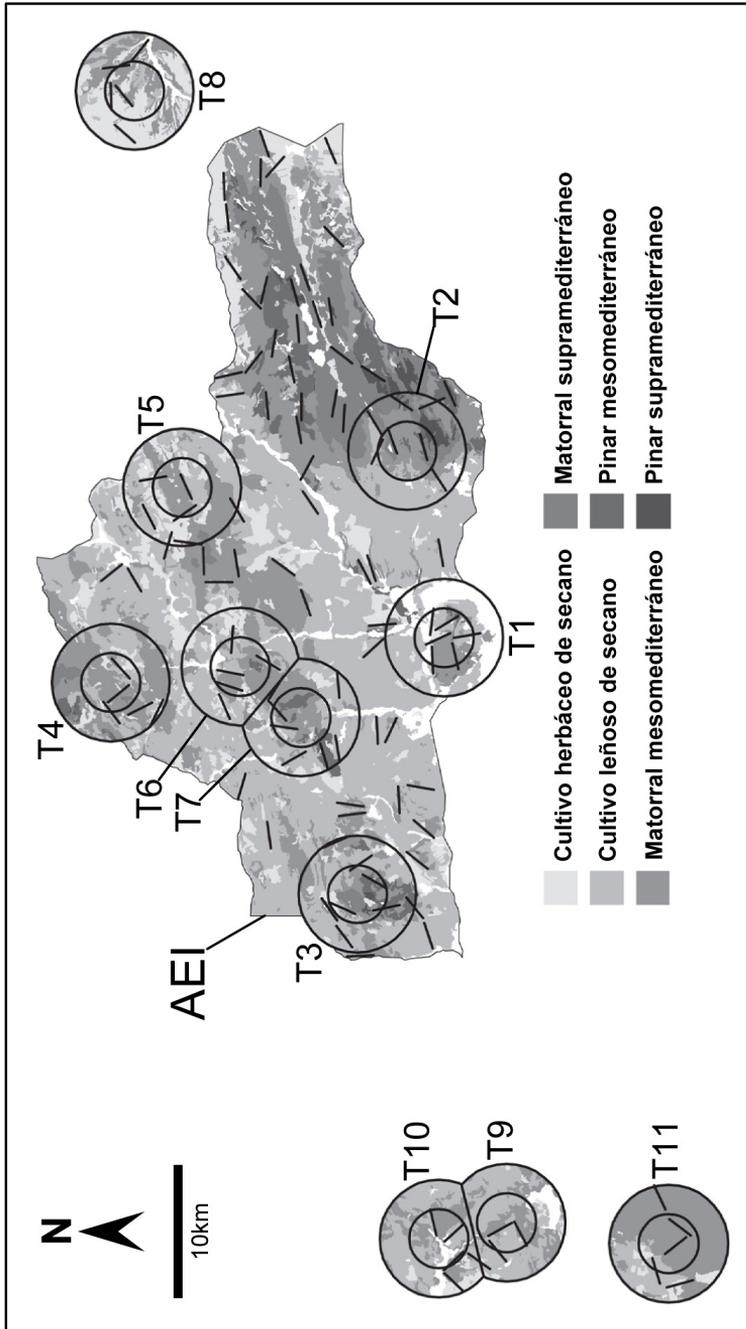


Figura 1. Área de estudio general. Se muestra el "área de estudio intensiva" (AEI) y los territorios (radios teóricos pequeño -2,2km- y grande -4,4km-). El territorio T1 se ha representado desplazado 2km al NO (ver texto para más detalles). Las líneas rectas negras señalan los transectos de censo. Las zonas en blanco indican otras categorías de hábitat (áreas urbanas e industriales, cultivos de regadío, sotos fluviales, etc.).

El estudio se desarrolló a dos escalas, (a) una general o poblacional y (b) una escala fina o territorial. Para el nivel poblacional seleccionamos un área de estudio intensiva (de aquí en adelante "AEI") de 121017ha de extensión (Fig. 1). El AEI, que incluye a siete territorios de águila perdicera entre una matriz de hábitat no ocupado por las águilas, puede considerarse representativa del conjunto de la población granadina de esta especie, ya que presenta una densidad de parejas reproductoras similar (0,58 parejas/100km²) a la mostrada por la población total granadina (0,65 parejas/100km²) y las características del hábitat (vegetación, topografía, grado de humanización, etc.) son también semejantes a las que caracterizan al resto de la población de águila perdicera en la provincia (Gil-Sánchez *et al.*, 2004). A escala territorial usamos un total de 11 territorios: los siete incluidos en el AEI más otros cuatro territorios vecinos (Fig. 1). Todos los territorios de reproducción fueron anualmente (2002-2004) visitados para comprobar su ocupación y registrar la productividad (nº de pollos por pareja); paralelamente, los cortados no ocupados pero con entidad suficiente fueron también controlados para registrar posibles establecimientos de nuevas parejas. Dado que no existen importantes zonas de dispersión juvenil en el interior del área de estudio (Consejería de Medio Ambiente, 2006), no se tuvieron en cuenta los individuos flotantes.

4.2.2. Dieta y requerimientos alimenticios del águila perdicera

De acuerdo a las recomendaciones de Real (1996), sólo se usó el contenido de egagrópilas como cuantificador de la dieta para evitar sesgos en la interpretación del alimento ingerido por las águilas. En relación a la estima del impacto en época reproductora, las egagrópilas fueron recolectadas en 2002, 2003 y 2004 en posaderos cercanos a los nidos. La recolección se efectuó durante la etapa final del periodo reproductor (mayo, ver Gil-Sánchez, 2000), con objeto de evitar molestias a esta rapaz amenazada (Real 1996; Gil-Sánchez *et al.*, 2004). Dado que no parece haber variaciones significativas en la composición alimenticia de las águilas del sur de España a lo largo de los meses primaverales (obs. pers.), la dieta de mayo puede considerarse como representativa del periodo completo de reproducción. Para la estima del impacto en época no reproductora se recogieron egagrópilas durante el otoño (septiembre-diciembre) de 2003. Sólo se consideraron como válidos los datos de dieta de aquellos territorios que ofrecieron >20 presas (Gil-Sánchez, 1998). Sin embargo, el tamaño de muestra para la época no reproductora de 2003 fue insuficiente debido al menor uso por parte de las águilas de los posaderos conocidos. En consecuencia, el análisis de la dieta para este periodo fue complementado con las egagrópilas recogidas en los otoños de 1998-2002 y 2004-2006. El agrupamiento de los datos de todos estos años fue posible gracias a que no parece haber importantes variaciones interanuales en la dieta no reproductora del águila perdicera en esta población (capítulo 2 –tampoco las hay en el periodo reproductor, Gil-Sánchez *et al.*, 2004–).

Los datos de alimentación se exponen en términos de frecuencia relativa %N y porcentaje de biomasa consumida %B. Para las estimas de biomasa, los pesos de las presas fueron tomados de la colección del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Granada (DBAG), información bibliográfica (Real, 1987) y datos propios (Anexo 1). En el caso de las especies de mayor tamaño, no se tuvieron en cuenta para el cálculo de la biomasa consumida aquellas partes del cuerpo normalmente desechadas por las águilas (plumas y huesos grandes, patas y vísceras). Para el conejo se consideraron tres clases de edad: individuos juveniles (peso medio: 250g),

subadultos (750g) y adultos (1250g; Donázar, 1989; Gil-Sánchez *et al.*, 1999b). Los ejemplares juveniles son habitualmente consumidos por completo por las águilas; en el caso de los subadultos y adultos se restó el 15% de su peso medio en concepto de biomasa desperdiciada, por lo que el peso medio final de estas dos clases de edad fue, respectivamente, 637,5g y 1062,5g. Con objeto de investigar las preferencias del águila perdicera por las distintas clases de edad de los conejos se analizó el contenido de las egagrópilas más la información procedente de los restos de presas encontrados en los posaderos de las águilas. Las muestras para este propósito fueron recolectadas entre 1993 y 2006 (periodo reproductor) y 1998-2006 (no reproductor). En concreto, se examinaron los cráneos, mandíbulas, dientes, patas y uñas de los conejos aparecidos en las egagrópilas o en los restos. Dado que es probable que el contenido de las egagrópilas y los restos de presas tiendan, respectivamente, a infravalorar y sobrestimar el número de conejos de mayor talla (obs. pers.), ambas fuentes de datos fueron reunidas para obtener una sex ratio razonable. En total se determinó la edad de 264 conejos consumidos por las águilas en época reproductora, el 26,9% de los cuales fueron juveniles, el 16,3% subadultos y el 56,8% adultos; en el periodo no reproductor, el 25% fueron juveniles, el 10% subadultos y el 65% adultos (n=40). Por lo tanto, el peso medio aprovechable de los conejos consumidos por el águila perdicera fue de 774,7g en el periodo reproductor y de 816,9g en el no reproductor. Por su parte, los tarsos de las perdices aparecidos en las egagrópilas y los restos de presas fueron usados para estudiar las preferencias de las águilas en cuanto al sexo de esta especie (Donázar & Castián, 1989; Pépin, 1985). Así, 92 perdices correspondientes a la época reproductora fueron sexadas, de las cuales el 69,6% fueron machos y el 30,4% hembras. Teniendo en cuenta este sex ratio y el peso de cada uno de los sexos (ver Anexo 1), el peso medio aprovechable de las perdices ingeridas por las águilas fue de 364,8g en el periodo reproductor. Debido a la ausencia de información para el periodo no reproductor, se aplicó el mismo valor en ambas épocas. La edad no fue tenida en cuenta en esta especie presa dado que la mayoría de las perdices identificadas fueron ejemplares adultos o cercanos a esa edad, y el peso de las jóvenes perdices en septiembre-diciembre es prácticamente igual al de los adultos (S. Cabezas-Díaz & E. Virgós, com. pers.).

Se asumió una estima de 247g/día (dato procedente de un ensayo de 30 días completos y consecutivos con una hembra mantenida en cautividad; J. Real, com. pers.) para las necesidades alimenticias de una hembra de águila perdicera viviendo en libertad. Al no haber información disponible sobre los requerimientos alimenticios diarios de los machos, adoptamos la misma cifra empleada en el caso de las hembras. Aunque la información procedente de aves mantenidas en cautividad puede llevar apareada ciertos sesgos que podrían subestimar (por ej., por menor ejercicio físico) o sobrestimar (por ej., por mayor estrés) el consumo de aves en libertad, las estimas aquí empleadas resultaron similares a las encontradas por Real (1987) al estudiar los requerimientos de tres águilas perdiceras durante tres días en la naturaleza (250g/día); Cheylan (1972) también estimó la misma cifra para individuos de esta especie en libertad.

Para averiguar la tasa de consumo en pollos de águila perdicera desarrollamos un ensayo alimenticio en cautividad con siete ejemplares (tres hembras y cuatro machos) nacidos en libertad (ver Consejería de Medio Ambiente, 2006 para consultar detalles sobre los objetivos y la metodología de las capturas). Debido a diversas restricciones metodológicas (Consejería de Medio Ambiente, 2006), las edades de los pollos estuvieron comprendidas entre 30-60 días. Durante el experimento, todos los pollos fueron alimentados *ad libitum* con conejos domésticos. Como resultado, la cantidad de alimento media ingerida por un pollo de águila perdicera de 30-60 días de edad fue de

262,9g/día. No se encontraron diferencias en el consumo entre sexos (medias de 273,3g para hembras y 252,1g para machos) ni a lo largo del tiempo (medias de 263,9g entre los 30-45 días de edad y 261,5g entre los 45-60 días de edad). Para los primeros 30 días de edad se asumió una relación lineal entre edad y requerimientos alimenticios (ver Collopy, 1984; 1986). Así, el consumo medio de alimento de un pollo de 0-30 días de edad fue de 131,3g/día. En consecuencia, el consumo total de un pollo de águila perdicera durante los 60 días de estancia en el nido en el sur de España (Gil-Sánchez, 2000) fue de 11814g (131,3g x 30 días + 262,7g x 30 días).

4.2.3. Territorio del águila perdicera

Debido a la ausencia de información completa sobre el uso de los anteriores 11 territorios por parte de las águilas, se calculó un territorio teórico general de forma circular. Siguiendo el método propuesto por Ratcliffe (1962) y Kochert (1972), el territorio del águila perdicera en el área de estudio fue definido como el círculo de $radio = \sum d / n$, donde d es la mitad de la distancia mínima entre parejas vecinas y n es el número de parejas de águilas considerado para el cálculo de d . El centro de cada uno de los territorios fue definido como el nido o el centro geométrico de los nidos utilizados en los diez últimos años. De este modo, se obtuvo un radio territorial medio de 4417m. No obstante, debido a que a menudo las águilas usan con mayor frecuencia el área más próxima a los nidos (Sanz *et al.*, 2005; obs. pers.), tuvimos en cuenta un segundo radio teórico de 2209m, la mitad del anterior. Los tamaños de los territorios resultantes (6129ha y 1533ha, respectivamente) fueron los valores utilizados para estimar el impacto de depredación a escala territorial, teniendo en cuenta, respectivamente, un más amplio y un más restrictivo uso del territorio por parte de las águilas. En el caso de cuatro territorios solapados, el tamaño territorial finalmente considerado según el radio mayor fue ligeramente menor que el de los territorios no solapados (5411ha para los territorios T6 y T7, y 5171ha para los territorios T9 y T10; ver Fig. 1), ya que se asumió que las águilas mantienen superficies de forrajeo exclusivas y las defienden de conespecíficos (Fráguas, *et al.*, 2001; Palma *et al.*, 2006).

El radioseguimiento de tres águilas territoriales (dos hembras y un macho) entre 2004 y 2007 sirvió para evaluar el significado biológico y las posibles variaciones estacionales de los radios seleccionados. Dos águilas (A1 y A6) pertenecieron a sendos territorios dentro del AEI, mientras que la tercera (A12) regentó un territorio situado 30km al sur del T3 (Fig. 1). A cada uno de estos ejemplares se le fijó a la espalda un emisor VHF (tipo TW-3, Biotrack Ltd[®]) mediante un arnés de teflón (Kenward, 2001; ver Consejería de Medio Ambiente, 2006 para más detalles sobre el proceso de captura y marcaje). El peso del conjunto emisor más arnés fue de aproximadamente 45g, <3% del peso de las águilas. Los ejemplares radiomarcados fueron localizados y triangulados mediante una antena direccional de tres elementos (tipo "Yagi", Biotrack Ltd[®]) y un receptor modelo R-1000 (Gescom[®]). Las radiolocalizaciones fueron efectuadas en dos épocas diferentes, la reproductora (febrero-mayo) y la no reproductora del águila perdicera (septiembre-diciembre; ver más abajo). Siempre que fue posible, se registró si el individuo radiolocalizado se encontraba posado o en vuelo.

4.2.4. Densidades de presas

Se realizaron censos de conejo y perdiz roja en las primaveras de 2002, 2003 y 2004 y el otoño de 2003. En total se recorrieron 117 transectos lineales de 2km de longitud en

cada periodo (siempre los mismos), 99 dentro del AEI y 18 en los cuatro territorios adicionales de fuera del AEI (Fig. 1). Cada territorio contó con una media de 11,5km de transectos (rango: 9-15km) dentro del radio grande y 5,7km (rango: 5-9km) dentro del radio pequeño. Los transectos fueron estratificados por hábitats (Tellería, 1986), de manera que la proporción de cada uno de los diferentes tipos de medios atravesados por los transectos fue similar a la proporción de dichos hábitats en el área de estudio. Se intentó evitar los caminos, pistas forestales, carreteras y líneas de nivel, a menos que casualmente el trazado de los transectos coincidiera con alguno de ellos (Palomares *et al.*, 2001). Los transectos se realizaron a pie (velocidad media: 3,1km/h; rango: 1,6-4,8km/h), por la mañana temprano y al final de la tarde (Calzada, 2000). Únicamente se tuvieron en cuenta las observaciones de presas efectuadas dentro de una banda lateral doble paralela a la línea de progresión de 10m, con objeto de reducir los sesgos derivados de diferencias de visibilidad (Tabla 1) y detección de conejos/perdices entre hábitats distintos (Calzada, 2000; Palomares *et al.*, 2001; Fig. 2). Como resultado, la longitud total de censo en cada uno de los periodos fue de 234km, mientras que la cobertura total fue de 936ha. Se asumió que todas las perdices –o, al menos, la mayoría– incluidas en la banda de 10m fueron detectadas y contabilizadas (Fig. 2a); en cambio, en el caso del conejo, más difícil de detectar (Fig. 2b), los resultados de los transectos fueron corregidos mediante la fórmula usada por Palomares *et al.* (2001) en áreas de baja densidad del lagomorfo. De acuerdo a estos autores, la abundancia de conejo fue estimada a partir de la siguiente regresión lineal ($p < 0,0001$): "densidad de conejo = $0,57 \times n^{\circ}$ de conejos observados dentro de la banda lateral doble de 10m por km recorrido". La mayoría de los transectos fueron realizados por los mismos tres observadores. Previamente a los censos, estos observadores realizaron cinco transectos de prueba para ajustar su percepción de las distancias.

Tabla 1. Anchura mínima de la banda lateral paralela a la línea de progresión de los transectos con visibilidad óptima, esto es, donde la superficie del suelo desnudo supuso >60%. Se observa cómo las bandas mínimas medias transversales con buena visibilidad (>60%) estuvieron situadas siempre por encima de los 10m, independientemente del hábitat atravesado.

Hábitat	Distancia mínima transversal (m) ±DE (mínimo-máximo)
Matorral mesomediterráneo	12,9±7,1 (0-25)
Matorral supramediterráneo	14,5±8,5 (3-25)
Pinar mesomediterráneo	14,3±6,7 (5-25)
Pinar supramediterráneo	11,0±6,2 (3-20)
Cultivo leñoso de secano	28,3±15,7 (10->50)
Cultivo herbáceo de secano	31,2±22,7 (5->50)

En primavera, los censos se efectuaron entre mediados de marzo y últimos de abril (en mitad del periodo de reproducción de las águilas), entre el final del periodo de caza y el comienzo del periodo de reproducción de la perdiz (del Hoyo *et al.*, 1994), por lo que se estimó el nivel mínimo anual de la población de esta presa (el stock de individuos reproductores). Dado el ciclo vital de esta especie (Braza *et al.*, 1985; Duarte & Vargas, 2001; Mínguez *et al.*, 2001), cabe esperar pocos cambios en su densidad a lo largo del periodo de estudio primaveral. En el caso de los conejos, la fecha de los censos primaverales coincidieron con la fase principal de crecimiento anual de su población (el máximo nivel poblacional se alcanza en junio-julio; Soriguer, 1981; Villafuerte *et al.*, 1997; Gil-Sánchez *et al.*, 1999; Calzada, 2000; Mínguez *et al.*, 2001; Palomares, 2001). En otoño, los censos se realizaron entre mediados de septiembre y

finales de octubre, a comienzos del periodo no reproductor del águila, coincidiendo con el mínimo poblacional del conejo (Soriguer, 1981; Villafuerte *et al.*, 1997; Gil-Sánchez *et al.*, 1999; Calzada, 2000; Mínguez *et al.*, 2001; Palomares *et al.*, 2001) y con una fase de niveles altos de población de perdiz (el máximo poblacional de esta especie en el sur de España tiene lugar en septiembre; Duarte & Vargas, 2001; Mínguez *et al.*, 2001).

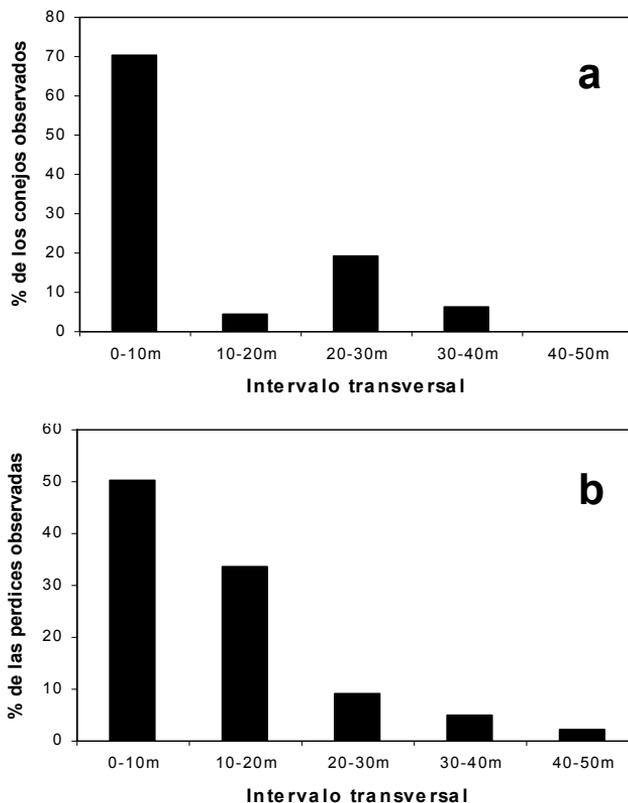


Figura 2. Frecuencia de observaciones de conejo (a) y perdiz (b) en función de la distancia transversal a la línea de progresión de los transectos. Los resultados representados corresponden al censo efectuado en la primavera de 2002.

4.2.5. Impacto de depredación

Para estimar el impacto de depredación de cada unidad reproductiva de águila perdicera (pareja de adultos más pollos en época reproductora y solamente la pareja de adultos en el periodo no reproductor) y de todas las unidades reproductivas del AEI en conjunto sobre las respectivas poblaciones de conejos y perdices se usó una adaptación de la fórmula empleada por Lindén y Wikman (1983):

$$NP = [(CF + CM + CY) PPB] / PW$$

donde NP es el nº de presas (conejos o perdices) capturadas por las águilas perdiceras, CF el consumo por parte de las águilas hembra (nº de hembras x longitud del periodo de estudio x requerimientos alimenticios diarios de las hembras), CM el consumo por parte de las águilas macho (nº de machos x longitud del periodo de estudio x requerimientos alimenticios diarios de los machos), CY el consumo de los pollos (nº de pollos x consumo de un pollo; calculado únicamente para el periodo reproductor), PPB la proporción de la biomasa de la presa (conejo o perdiz) en el conjunto de la dieta de las águilas (en periodo reproductor o no reproductor, según el caso) y PW el peso medio corregido de la presa (conejo o perdiz).

PW representa la biomasa media aprovechable del conejo o la perdiz, es decir, 774,7/816,9g y 364,8g, respectivamente (ver sección 2.3.).

El impacto de depredación fue estimado en dos periodos diferentes, el reproductor y el no reproductor (del águila). La longitud del periodo reproductor del águila perdicera en el área de estudio es de aproximadamente 100 días (mediados de febrero-finales de mayo), incluyendo 40 días de incubación y 60 días de estancia de los pollos en el nido (Gil-Sánchez, 2000). En el caso de la época no reproductora también consideramos un periodo de 100 días, desde principios de septiembre (una vez finaliza el periodo de dependencia juvenil y los individuos jóvenes han abandonado el área de estudio; Real *et al.*, 1998; Mínguez *et al.*, 2001; Cadahía *et al.*, 2005) hasta mediados de diciembre (cuando la mayoría de las águilas territoriales han comenzado una nueva temporada reproductora –construcción del nido y afianzamiento de la pareja–; obs. pers.).

Los resultados de impacto se ofrecen en número de conejos/perdices consumidos y en porcentaje de la población de conejos/perdices consumido (“tasa de captura” y “tasa de depredación” respectivamente; Keith *et al.* 1977) por las águilas perdiceras en cada periodo (reproductor y no reproductor) y escala considerados (AEI y territorios – radios de 4,4km y 2,2km–).

Antes de presentar los resultados, se evaluó la sensibilidad de cada uno de los términos de la ecuación de Lindén y Wikman (1983), esto es, se cuantificó la influencia del error en cada parámetro en el resultado final de la estima de impacto. Para ello, se calculó la variación en la tasa de captura resultante de aplicar errores conocidos (del 1%, 5%, 10%, 20% y 50%) a cada uno de los términos por separado. Se utilizaron como ejemplo los datos de conejo para la primavera de 2003 en el AEI. También se evaluó el efecto de esos mismos errores en la tasa de depredación resultante. En este caso se cuantificó además el efecto de variaciones en el parámetro densidad de la presa. Los valores resultantes a partir de errores del 10% y el 50% en la densidad de las presas fueron utilizados finalmente para ofrecer sendos rangos de máximos y mínimos en las estimas de la tasa de depredación (ver resultados).

4.3. Resultados

4.3.1. Población de águila perdicera

La población de águila perdicera en el AEI se mantuvo constante en 7 territorios de 2002 a 2005. Los cuatro territorios estudiados fuera del AEI también se mantuvieron ocupados durante dicho periodo. Todas las parejas estuvieron constituidas por individuos adultos. La productividad media en los cuatro años considerados osciló entre 1,27–1,64 pollos/pareja (Tabla 2). Todos los pollos observados completaron con éxito su desarrollo en el nido.

Tabla 2. Número de pollos volados en cada uno de los territorios y periodos reproductores estudiados.

Territorio	Nº de pollos en 2002	Nº de pollos en 2003	Nº de pollos en 2004	Nº de pollos en 2005
T1	2	2	2	2
T2	1	2	2	2
T3	2	1	1	2
T4	1	1	1	2
T5	1	0	2	2
T6	1	2	1	2
T7	2	2	1	2
Total AEI	10	10	10	14
T8	0	1	2	2
T9	2	2	2	2
T10	2	0	2	0
T11	2	1	2	-

4.3.2. Dieta del águila perdicera

Globalmente, se obtuvo un total de 470 presas en el periodo reproductor y 423 en el no reproductor. En primavera, el conejo fue la presa principal del águila perdicera, tanto en términos de frecuencia relativa (32,8%) como de biomasa ingerida (52,9%). La perdiz fue la segunda especie presa en importancia en esta época, con un 28,0% en frecuencia relativa y un 22,4% en términos de biomasa. Las palomas fueron la tercera clase de presa más frecuentemente consumida, con valores cercanos a los de la perdiz (20,6%N y 17,1%B). El resto de presas aparecieron en proporciones menores al 10%. En cuanto a la dieta otoñal, el papel del conejo se vio acentuado (42,7%N y 63%B), mientras que la perdiz perdió peso y pasó a ser la tercera en importancia (18,3%N y 12,4%B), por detrás de las palomas (21,6%N y 14,4%B). Las restantes presas aparecieron de nuevo en bajas proporciones (Fig. 3).

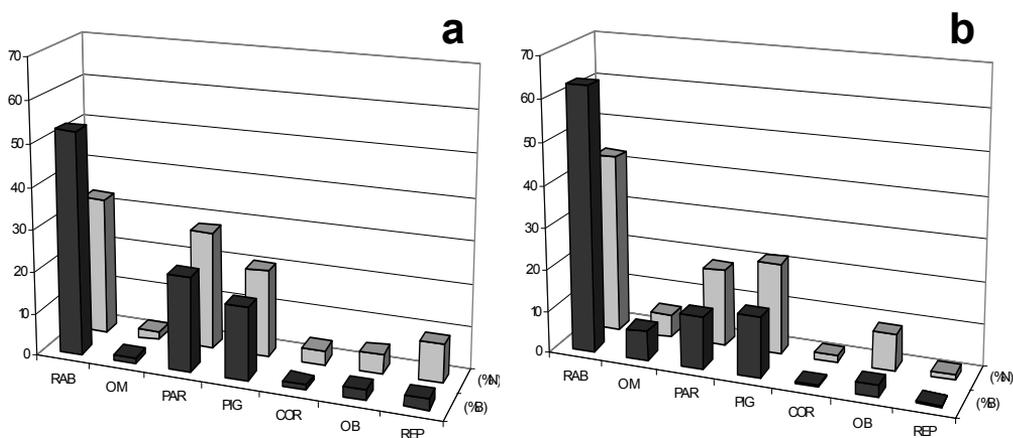


Figura 3. Dieta del águila perdicera en el área general de estudio durante los periodos reproductor (a) y no reproductor (b).

4.3.3. Territorio del águila perdicera

Se obtuvo un total de 224 radiolocalizaciones válidas para los 100 días del periodo de reproducción y 171 para los 100 del periodo otoñal. El 78,1% de las localizaciones primaverales se situaron en el interior del radio territorial teórico de 2,2km, mientras que el 93,3% estuvieron dentro del radio teórico de 4,4km. En cuanto al periodo no reproductor, las cifras fueron similares, aunque ligeramente menores (70,2% y 90,1%, respectivamente; Tabla 3; Fig. 4).

Tabla 3. Número de radiolocalizaciones obtenidas de los tres ejemplares territoriales radiomarcados dentro de los dos radios territoriales teóricos. La numeración de los individuos se corresponde con la de los territorios. El territorio teórico del individuo A1 fue corregido desplazando su centro 2km al NO., debido a la presencia de hábitat no aprovechable por el águila en la mitad SE del territorio original. Para el cálculo de los valores totales se tuvo en cuenta el territorio corregido de A1.

Individuo	Periodo reproductor			Periodo no reproductor		
	Dentro del radio de 2,2km	Dentro del radio de 4,4km	Total	Dentro del radio de 2,2km	Dentro del radio de 4,4km	Total
A1	35 (70,0%)	46 (92,0%)	50	7 (17,0%)	23 (56,1%)	41
A1 corregido	41 (82,0%)	49 (98,0%)	50	17 (41,5%)	30 (73,2%)	41
A6	35 (87,5%)	40 (100%)	40	41 (82,0%)	48 (96,0%)	50
A12	99 (73,9%)	120 (89,6%)	134	62 (77,5%)	76 (95,0%)	80
Total	175 (78,1%)	209 (93,3%)	224	120 (70,2%)	154 (90,1%)	171

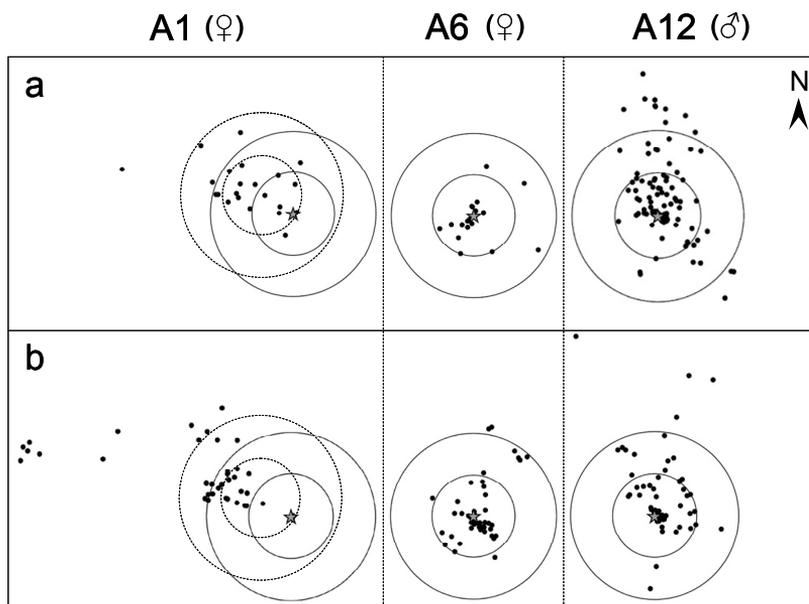


Figura 4. Radiolocalizaciones de los tres individuos territoriales de águila perdicera radiomarcados. Se superponen los territorios teóricos considerados (circunferencias externa, de radio=4,4km, e interna, de radio=2,2km), que tienen como centro el nido o el centro geométrico de los nidos más utilizados (estrella). El territorio teórico del individuo A1 fue corregido (líneas discontinuas) desplazando su centro 2km al NO., debido a la presencia de hábitat no aprovechable por el águila en la mitad SE del territorio original. Se muestran los resultados para las épocas reproductora (a) y no reproductora (b).

Tabla 4. Frecuencia (relativa, N, y de biomasa consumida, B) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera y tasa de captura de ésta sobre dichas presas en el AEI.

Época	Año	Nº de presas	% de conejo en dieta (N)	% de conejo en dieta (B)	Nº de conejos consumidos	% de perdiz en dieta (N)	% de perdiz en dieta (B)	Nº de perdices consumidas
Reproductora	2002	169	33,55	56,85	340,5	21,47	17,62	224,1
Reproductora	2003	193	25,91	46,44	278,1	23,34	20,23	257,3
Reproductora	2004	104	28,31	48,96	293,2	27,83	23,90	304,0
No reproductora	2003	423	35,34	56,07	237,4	17,92	12,74	120,8

En cuanto a los registros en periodo reproductor, el 48% de las localizaciones de águilas cuyo comportamiento pudo ser registrado en el radio de 2,2km (n=52) correspondieron a individuos en vuelo; el resto de radiolocalizaciones procedieron de aves posadas. En el caso de la franja comprendida entre el radio de 2,2km y el de 4,4km, el 100% de las localizaciones (n=10) se refirieron a ejemplares en vuelo, al igual que sucedió fuera del radio de 4,4km (n=9).

En época no reproductora, el 29% de las localizaciones en el radio de 2,2km (n=45) procedieron de águilas en vuelo. En la franja entre los radios de 2,2km y 4,4km el 41% de los registros (n=17) pertenecieron a aves volando. Por último, fuera del radio mayor, el 67% de las radiolocalizaciones (n=15) correspondieron a individuos en vuelo. El resto de localizaciones provinieron de ejemplares posados.

4.3.4. Impacto de depredación

La población de águilas del AEI (7 parejas) consumió una media de 303,9 conejos (rango: 278,1-340,5) y 261,8 perdices (rango: 224,1-304,0) durante el periodo reproductor y 237,4 conejos y 120,8 perdices en el no reproductor (Tabla 4). La tasa de captura a escala territorial fue calculada en cada uno de los territorios en los que se pudo estudiar la dieta a partir de un número suficiente de presas (n>20; Tablas 5 y 6). Así, la tasa de captura media a nivel territorial resultó de 48,7 conejos (rango: 20,2-67,2; n=18) y 39,9 perdices (rango: 11,8-73,5; n=18) en primavera (Tabla 5) y de 40,9 conejos (rango: 35,2-50,7; n=3) y 16,2 perdices (rango: 15,1-18,5; n=3) en otoño (Tabla 6).

El análisis de sensibilidad de los parámetros indicó que el término cuya imprecisión puede afectar de manera más importante al resultado final de las ecuaciones es la proporción de biomasa de la presa en la dieta del águila (PPB), de modo que el error arrastrado fue casi exactamente de la misma magnitud que el error original en dicho término. Por el contrario, las tasas de captura y de depredación fueron relativamente poco sensibles a errores en el consumo de hembras (CF), machos (CM) y pollos (CY). Influencias intermedias tuvieron los parámetros peso corregido de la presa (PW) y densidad de la presa (DP; obviamente, ésta sólo afectó a la tasa de depredación; Tabla 7). No obstante, los errores en la DP fueron los únicos considerados para establecer rangos de error en la tasa de depredación, ya que se consideró que ese parámetro fue el más susceptible de error (ver discusión).

Tabla 5. Frecuencia (relativa, N, y de biomasa consumida, B) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que ésta pudo ser suficientemente estudiada. También se muestra la tasa de captura del águila sobre estas presas.

Territorio	Año	Nº de presas	% de conejo en dieta (N)	% de conejo en dieta (B)	Nº de conejos consumidos	% de perdiz en dieta (N)	% de perdiz en dieta (B)	Nº de perdices consumidas
T1	2002	63	35,00	54,74	51,6	30,16	23,32	46,7
T4	2002	34	26,47	52,78	41,7	23,53	22,09	37,1
T5	2002	33	39,39	64,45	50,9	9,09	7,00	11,8
T8	2002	50	50,00	69,03	44,0	16,00	10,40	14,1
T10	2002	21	38,10	56,70	53,5	52,38	36,71	73,5
T11	2002	43	41,86	71,26	67,2	23,26	18,64	37,3
T1	2003	56	33,93	57,87	51,6	33,93	27,25	46,7
T2	2003	27	25,93	46,31	43,7	22,22	18,69	37,4
T3	2003	65	24,62	45,21	35,7	33,85	29,27	49,1
T6	2003	23	8,70	21,41	20,2	13,04	15,12	30,3
T8	2003	43	62,79	80,52	63,6	27,91	16,85	28,3
T9	2003	34	26,47	50,90	48,0	23,53	21,31	42,7
T11	2003	22	50,00	69,34	54,8	45,45	29,68	49,8
T1	2004	32	18,75	37,17	51,6	40,63	37,93	46,7
T2	2004	42	42,86	64,41	60,7	26,19	18,54	37,1
T3	2004	30	23,33	45,30	35,8	16,67	15,24	25,6
T8	2004	46	34,78	55,44	52,3	43,48	32,63	65,3
T9	2004	31	29,03	52,83	49,8	22,58	19,35	38,7

Tabla 6. Frecuencia (relativa, N, y de biomasa consumida, B) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera durante el periodo no reproductor (100 días) en los territorios en que ésta pudo ser suficientemente estudiada. También se muestra la tasa de captura del águila sobre estas presas.

Territorio	Nº de presas	% de conejo en dieta (N)	% de conejo en dieta (B)	Nº de conejos consumidos	% de perdiz en dieta (N)	% de perdiz en dieta (B)	Nº de perdices consumidas
T1	58	36,21	58,19	35,2	15,52	11,14	15,1
T3	44	40,91	61,06	36,9	20,45	13,63	18,5
T8	231	64,94	83,77	50,7	19,48	11,22	15,2

Tabla 7. Resultados de la evaluación de la sensibilidad de cada uno de los parámetros de la ecuación de Linden y Wikman (1983). Para un error dado en el parámetro, se indica el error resultante en el valor de las tasas de captura y de depredación. Todos los valores indican porcentajes. CF: consumo de las hembras de águila perdicera; CM: consumo de los machos de águila perdicera; CY: consumo de los pollos de águila perdicera; PPB: proporción de la biomasa de la presa en la dieta del águila; PW: peso corregido de la presa; DP: densidad de la presa (ver texto para más detalles).

Parámetro	Error en el parámetro	Error resultante en la tasa de captura	Error resultante en la tasa de depredación
CF/CM	1	0,37	0,18
CY	1	0,26	0,06
PPB	1	1,00	0,81
PW	1	0,99	1,18
DP	1		1,18
CF/CM	5	1,86	1,67
CY	5	1,27	1,08
PPB	5	5,00	4,80
PW	5	4,76	4,94
DP	5		4,94
CF/CM	10	3,73	3,88
CY	10	2,55	2,33
PPB	10	10,00	10,08
PW	10	9,09	9,30
DP	10		8,53
CF/CM	20	7,45	7,25
CY	20	5,09	4,90
PPB	20	20,00	19,77
PW	20	16,67	16,82
DP	20		16,83
CF/CM	50	18,63	18,41
CY	50	12,73	12,52
PPB	50	50,00	49,72
PW	50	33,33	33,46
DP	50		33,46

La población de águilas perdiceras del AEI consumió una media del 1,38% de los conejos (rango al 10% de error en *DP*: 0,88-2,04%; rango al 50% de error en *DP*: 0,64-2,51%; Tabla 8) y del 1,46% de las perdices (rango al 10% de error en *DP*: 0,93-2,51%; rango al 50% de error en *DP*: 0,68-3,08%; Tabla 9) censadas en el AEI en el periodo reproductor. Las tasas de depredación en el periodo no reproductor fueron del 1,55% en el caso de los conejos (rango al 10% de error en *DP*: 1,42-1,68%; rango al 50% de error en *DP*: 1,03-2,07%; Tabla 8) y del 0,49% en el de las perdices (rango al 10% de error en *DP*: 0,45-0,53%; rango al 50% de error en *DP*: 0,33-0,65%; Tabla 9).

La tasa de depredación a nivel territorial se calculó en cada uno de los territorios y periodos en los que se censó un mínimo de un conejo o una perdiz y de manera simultánea se pudo estudiar suficientemente la dieta (>20 presas). La tasa de depredación media en los territorios de radio=4,4km en época reproductora fue del 7,61% sobre el conejo (rango: 0,51-33,79; n=12) y del 4,61% sobre la perdiz (rango: 0,57-11,00; n=16; Tabla 10), mientras que en época no reproductora fue del 3,17% sobre el conejo (rango: 0,69-5,64; n=2) y del 0,41% sobre la perdiz (n=1; Tabla 11). En cuanto al radio de 2,2km, la tasa de depredación media en primavera sobre el conejo

fue del 18,54% (rango: 0,75-70,86; n=9) y sobre la perdiz del 22,44% (rango: 2,45-51,27; n=13; Tabla 10), mientras que en otoño fue del 34,20% sobre el conejo (rango: 0,80-67,59; n=2) y del 1,32% sobre la perdiz (n=1; Tabla 11). Los rangos de error en las tasas de depredación a nivel territorial para cada época y radio obtenidos en función de errores del 10% y el 50% en DP se muestran en las Tablas 10 y 11.

Tabla 8. Resultados de los censos y tasas de depredación sobre el conejo en el AEI.

Época	Año	Km de transectos	Densidad de conejos (ind./ha) ± int. conf. 95%	Nº total de conejos	% de la población de conejos consumido	% mínimo y máximo de tasa de depredación al 10% de error*	% mínimo y máximo de tasa de depredación al 50% de error*
Reproductora	2002	198	0,1497±0,0618	18116	1,88	1,72-2,04	1,25-2,51
Reproductora	2003	198	0,1785±0,0964	21600	1,29	1,18-1,40	0,86-1,72
Reproductora	2004	198	0,2533±0,1154	30658	0,96	0,88-1,04	0,64-1,28
No reproductora	2003	198	0,1267±0,1034	15329	1,55	1,42-1,68	1,03-2,07

* Los mínimos y máximos en las tasas de depredación se obtuvieron adjudicando errores del 10% y del 50% a la densidad media de conejo estimada en el AEI (ver texto para más detalles).

Tabla 9. Resultados de los censos y tasas de depredación sobre la perdiz en el AEI.

Época	Año	Km de transectos	Densidad de perdices (ind./ha) ± int. conf. 95%	Nº total de perdices	% de la población de perdices consumido	% mínimo y máximo de tasa de depredación al 10% de error*	% mínimo y máximo de tasa de depredación al 50% de error*
Reproductora	2002	198	0,18182±0,0571	22003	1,02	0,93-1,11	0,68-1,36
Reproductora	2003	198	0,20455±0,0661	24753	1,04	0,95-1,13	0,69-1,39
Reproductora	2004	198	0,10859±0,0441	13141	2,31	2,11-2,51	1,54-3,08
No reproductora	2003	198	0,20202±0,1270	24448	0,49	0,45-0,53	0,33-0,65

* Los mínimos y máximos en las tasas de depredación se obtuvieron adjudicando errores del 10% y del 50% a la densidad media de perdiz estimada en el AEI (ver texto para más detalles).

Tabla 10. Resultados de los censos de presas y tasas de depredación sobre el conejo y la perdiz durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que la dieta pudo ser suficientemente estudiada.

Territorio	Año	Radio	Km de transectos	Densidad de conejos (ind./ha) en el territorio	Nº total de conejos en el territorio	% de la población de conejos consumido	% mín. y máx. de tasa de depredación al 10% de error*	% mín. y máx. de tasa de depredación al 50% de error*	Densidad de perdices (ind./ha) en el territorio	Nº total de perdices en el territorio	% de la población de perdices consumido	% mín. y máx. de tasa de depredación al 10% de error*	% mín. y máx. de tasa de depredación al 50% de error*
T1	2002	4,4km	13	0,14250	873,4	5,91	5,41-6,41	3,93-7,89	0,21429	1313,4	3,55	3,25-3,85	2,36-4,74
T1	2002	2,2km	9	0,11875	182,0	28,35	25,93-30,77	18,86-37,84	0,16667	255,5	18,27	16,71-19,83	12,16-24,38
T4	2002	4,4km	9	0	0	-	-	-	0,1	612,9	6,05	5,53-6,57	4,03-8,07
T4	2002	2,2km	5	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-
T5	2002	4,4km	12	0,16286	998,2	4,18	3,82-4,54	2,79-5,57	0,03571	218,9	5,37	4,91-5,83	3,57-7,17
T5	2002	2,2km	5	0,38000	582,5	7,16	6,55-7,77	4,76-9,56	0	0	-	-	-
T8	2002	4,4km	10	1,08300	6637,7	0,77	0,70-0,85	0,51-1,03	0,40000	2451,6	0,57	0,52-0,62	0,38-0,76
T8	2002	2,2km	5	1,04500	1602,0	3,18	2,91-3,45	2,12-4,24	0,37500	574,9	2,45	2,24-2,66	1,63-3,27
T10	2002	4,4km	11	0	0	-	-	-	0,33333	1723,7	4,26	3,90-4,62	2,83-5,69
T10	2002	2,2km	5	0	0	-	-	-	0,16667	255,5	28,76	26,31-31,21	19,14-38,38
T11	2002	4,4km	10	0,22800	1397,4	4,81	4,40-5,22	3,20-6,42	0,50000	3064,5	1,22	1,12-1,32	0,81-1,63
T11	2002	2,2km	5	0,33250	509,7	13,18	12,06-14,30	8,77-17,59	0,45833	702,6	5,31	4,86-5,76	3,53-7,09
T1	2003	4,4km	13	0	0	-	-	-	0,07143	437,8	10,66	9,75-11,57	7,09-14,23
T1	2003	2,2km	9	0	0	-	-	-	0,08333	127,7	36,54	33,42-39,66	32,97-40,11
T2	2003	4,4km	13	0	0	-	-	-	0,17857	1094,5	3,42	3,13-3,71	2,28-4,56
T2	2003	2,2km	5	0	0	-	-	-	0,16667	255,5	14,64	13,39-15,89	9,74-19,54
T3	2003	4,4km	15	0,03563	218,4	16,36	14,96-17,76	10,89-21,83	0,15625	957,6	5,13	4,69-5,57	3,41-6,85
T3	2003	2,2km	7	0	0	-	-	-	0,06250	95,8	51,27	46,90-55,64	34,12-68,42
T6	2003	4,4km	12	0,04750	257,0	7,85	7,18-8,52	5,22-10,48	0,08333	450,9	6,71	6,14-7,28	4,46-8,96
T6	2003	2,2km	6	0,03563	54,6	36,95	33,80-40,06	24,59-49,31	0,06250	95,8	31,59	28,90-34,28	21,02-42,16
T8	2003	4,4km	10	2,05200	12576,7	0,51	0,47-0,55	0,34-0,68	0,45000	2758,1	1,02	0,93-1,11	0,68-1,36
T8	2003	2,2km	5	5,55750	8519,7	0,75	0,69-0,81	0,50-1,00	0,25000	383,3	7,38	6,75-8,01	4,91-9,85
T9	2003	4,4km	9	0	0	-	-	-	0,07500	387,8	11,00	10,06-11,94	7,32-14,68
T9	2003	2,2km	5	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-
T11	2003	4,4km	10	0,62700	3842,9	1,43	1,31-1,55	0,95-1,91	0,60000	3677,4	1,35	1,23-1,47	0,90-1,80
T11	2003	2,2km	5	0,85500	1310,7	4,18	3,82-4,54	2,78-5,58	0,66667	1022,0	4,87	4,45-5,29	3,24-6,50
T1	2004	4,4km	13	0,08143	499,1	10,34	9,46-11,22	6,88-13,8	0,14286	875,6	5,33	4,88-5,78	3,55-7,11
T1	2004	2,2km	9	0,04750	72,8	70,86	64,82-76,90	47,15-94,57	0,12500	191,6	24,36	22,28-26,44	16,21-32,51
T2	2004	4,4km	13	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-
T2	2004	2,2km	5	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-
T3	2004	4,4km	15	0,12469	764,2	4,68	4,28-5,08	3,11-6,25	0	0	-	-	-
T3	2004	2,2km	7	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-
T8	2004	4,4km	10	1,19700	7336,4	0,71	0,65-0,77	0,47-0,95	0,35000	2145,2	3,05	2,79-3,31	2,03-4,07
T8	2004	2,2km	5	1,52000	2330,2	2,24	2,05-2,43	1,49-2,99	0,08333	127,7	51,14	46,78-55,50	34,03-68,25
T9	2004	4,4km	9	0,02850	147,4	33,79	30,91-36,67	22,48-45,10	0,15000	775,7	4,99	4,56-5,42	3,32-6,66
T9	2004	2,2km	5	0	0	-	-	-	0,16667	255,5	15,16	13,87-16,45	10,09-20,23

* Los mínimos y máximos en las tasas de depredación se obtuvieron adjudicando errores del 10% y del 50% a las densidades medias de conejo y perdiz estimadas en el AET (ver texto para más detalles).

Tabla 1.1. Resultados de los censos de presas y tasas de depredación sobre el conejo y la perdiz durante el periodo no reproductor (100 días) en los territorios donde la dieta pudo ser suficientemente estudiada.

Territorio	Radio	Km de transectos	Densidad de conejos (ind./ha) en el territorio	Nº total de conejos en el territorio	% de la población de conejos consumido	% mín. y máx. de tasa de depredación al 10% de error*	% mín. y máx. de tasa de depredación al 50% de error*	Densidad de perdices (ind./ha) en el territorio	Nº total de perdices en el territorio	% de la población de perdices consumido	% mín. y máx. de tasa de depredación al 10% de error*	% mín. y máx. de tasa de depredación al 50% de error*
T1	4,4km	13	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-
T1	2,2km	9	0	0	-	-	0	0	0	-	-	-
T4	4,4km	10	0,10688	655,1	5,64	5,17-6,11	3,75-7,53	0	0	-	-	-
T4	2,2km	5	0,03563	54,6	67,59	61,82-73,36	44,97-90,21	0	0	-	-	-
T5	4,4km	12	1,19700	7336,4	0,69	0,63-0,75	0,46-0,92	0,60000	3677,4	0,41	0,38-0,44	0,27-0,55
T5	2,2km	5	4,13250	6335,1	0,80	0,73-0,87	0,53-1,07	0,75000	1149,8	1,32	1,21-1,43	0,88-1,76

* Los mínimos y máximos en las tasas de depredación se obtuvieron adjudicando errores del 10% y del 50% a las densidades medias de conejo y perdiz estimadas en el IAE [ver texto para más detalles].

4.4. Discusión

4.4.1. Sesgos asociados a la estima del impacto

Los resultados obtenidos son susceptibles de haber sufrido diversos sesgos habitualmente asociados a las estimas de impacto de depredación (Nielsen, 1999; Gilg *et al.*, 2006). El consumo de hembras, machos y pollos de águila perdicera calculado fue probablemente bastante preciso, ya que el control de las variables de las que depende (censos de cada uno de estos grupos de individuos, longitud de los periodos de consumo y requerimientos alimenticios, dependientes éstos de la edad en el caso de los pollos) fue elevado. El error en la proporción de la biomasa de cada presa (conejo o perdiz) en la dieta del águila perdicera, el parámetro potencialmente más influyente en el resultado final de las tasas de captura y depredación (Tabla 10), puede considerarse también de pequeñas dimensiones, ya que la mayor parte de los territorios cuya alimentación fue analizada gozaron de un tamaño de muestra superior al valor mínimo habitualmente propuesto para un cálculo robusto de la dieta (Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez, *et al.*, 2000; Ontiveros *et al.*, 2005). Está normalmente aceptado, además, que el contenido de las egagrópilas es un reflejo fidedigno de la composición alimenticia de esta rapaz (Real, 1996), ya que no parece acusar los inconvenientes de la duplicación de presas (algo que sí ocurre en otras especies; por ej., Rosemberg & Cooper, 1990) y de la sobrestima y subestima, respectivamente, de especies presa grandes y pequeñas (problema habitual en el análisis de restos; por ej., Simmons *et al.*, 1991; Mersmann *et al.*, 1992; Sánchez-Zapata & Calvo, 1998). En adición, los pesos de las presas considerados, especialmente en el caso de aquellas especies más pesadas (conejo, perdiz y palomas; ver Material y métodos), fueron bastante precisos, por lo que el traslado de los valores de frecuencia relativa a términos de biomasa fue probablemente un proceso fiable. En contraste, se comprobó la existencia de error en los censos de presas, ya que en casi todos los territorios estudiados se encontraron evidencias de presencia de conejo y perdiz (cagarruteros y observaciones directas realizadas dentro y/o fuera de los censos, respectivamente; obs. pers.) y, sin embargo, no en todos se registraron conejos o perdices durante los transectos. De manera inversa, cabe esperar también cierto error en el resto de los territorios, que sería particularmente influyente en aquellos en los que se registraron menos contactos. Esta fuente de error fue tenida en cuenta a la hora de calcular el impacto (ver Material y métodos), si bien sería aconsejable realizar muestreos aún más intensivos en los territorios con baja densidad de presas con el fin de confirmar la magnitud de los errores cometidos en la presente aproximación. Por otro lado, este parámetro (densidad de presas), que sólo afecta a la tasa de depredación, no es el más influyente en el resultado final de la estima (Tabla 10).

Varias razones proporcionan a nuestros cálculos de impacto un tinte conservativo. En primer lugar, se consideró a los territorios (radio de 4,4km) solapados de menor tamaño que los no solapados, asumiendo que el espacio "ocupado" por las parejas vecinas no fue compensado. A los machos se les asignaron los mismos requerimientos alimenticios que las hembras, y es probable que, dado su menor tamaño relativo, en realidad necesiten menos alimento que ellas. Las tasas de desperdicio para el conejo (15%) y la perdiz (4,2% para hembras y 6,4% para machos) adoptadas por nosotros fueron menores que las cifras propuestas por otros autores (20-30%) en el caso de una rapaz similar –el águila real– y presas del mismo tamaño y características (Brown & Watson, 1964). Los censos en primavera fueron efectuados a mitad del periodo de 100 días, por lo que la población de perdices censada fue menor que la inicialmente presente, debido a la mortalidad acumulada. Por su parte, aunque la densidad de

conejos fue probablemente algo superior en el momento de los censos que al principio de la época reproductora del águila, hay que considerar que esta especie se reproduce durante todo el periodo primaveral (Soriguer, 1981), circunstancia que compensaría la subestima del censo. Además, diversos autores han señalado que la población potencialmente censable no es la población real de conejos, ya que, por una parte, los individuos de menor edad suelen ser menos detectables (Parer, 1982; Gilbert *et al.*, 1987; Pech *et al.*, 1992; Robson, 1993) y, por otra, la población que aparece en superficie se ha estimado en un 5-57% de la población total, dependiendo del momento del año (Wallage-Dress, 1989) –desde el punto de vista del conejo, lo realmente relevante en cuanto a su dinámica sería el impacto sobre la población total, no sobre la que aparece en superficie–. Por otro lado, los intervalos de error ofrecidos para la tasa de depredación (basados en errores del 10% y el 50% en las densidades de presas) fueron *a priori* generosos.

En contraposición, no consideramos los individuos heridos no consumidos pero finalmente muertos (Oksanen, 1983; Oksanen *et al.*, 1985; Mittler, 1997) ni las crías, pollos o embriones que murieron por haber capturado a alguno de sus progenitores (Mañosa, 1991; Gilg, 2002). No obstante, en el águila perdicera no se ha descrito el comportamiento, frecuente en algunas especies de pequeños mamíferos carnívoros (Oksanen, 1983; Oksanen *et al.*, 1985), de matar cantidades apreciables de presas sin llegar a consumirlas. Aparte, el sex ratio real de las perdices ingeridas en otoño probablemente estuvo más cercano a una razón equilibrada que en primavera (ver capítulo 2), y, dado que los machos contribuyeron en mayor medida a los valores de biomasa ingerida, esto pudo haber provocado una subestima en el número de perdices totales consumidas por las águilas en periodo no reproductor. No obstante, el menor impacto sobre dicha presa en otoño que en primavera haría perder a esta fuente de error importancia relativa.

Con todo, por tanto, es plausible que las estimas de impacto ofrecidas en este capítulo sean en término medio realistas.

4.4.2. Impacto a escala poblacional

Las tasas de depredación del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz a escala poblacional en nuestro área de estudio fueron extremadamente bajas (0,3-3,1%), tanto en periodo reproductor como en otoño. En el caso de la perdiz, estos valores estuvieron en general muy por debajo de los registrados en otros estudios de impacto de depredación de rapaces sobre aves de interés cinegético efectuados en el norte de Europa (Tabla 12). Desafortunadamente, no existen estudios de similares características en ambientes mediterráneos, con la única excepción del trabajo de Mañosa (1991) con azores y perdices rojas en el noreste de España. Este autor encontró que los azores consumieron el 6% de la población otoñal de perdices, y fueron responsables de una reducción del 22% de las perdices disponibles en la temporada cinegética respecto a la primavera precedente –si bien estos valores no parecieron condicionar las densidades reproductoras en los siguientes años–. La baja densidad poblacional del águila perdicera derivada de sus mayores requerimientos territoriales en relación a las citadas aves de presa puede considerarse la principal razón del bajo impacto de depredación sobre la perdiz encontrado en el AEI –la densidad del azor en Finlandia, por ejemplo, fue casi 10 veces superior a la del águila perdicera en el AEI (Lindén & Wikman, 1983), y la de halcones y aguiluchos en Escocia 5-17 y 10-36 veces superior, respectivamente (Redpath & Thirgood, 1999)–. No existen estudios específicos del impacto de aves rapaces sobre el conejo en Europa, y los

escasos trabajos que abordan el efecto de los depredadores en conjunto (mamíferos carnívoros más aves rapaces) sobre esta presa apuntan a que la depredación tiene poca influencia o que puede ser limitante sólo a bajas densidades de conejo (Erlinge *et al.*, 1984; Trout & Tittensor, 1989).

Tabla 12. Tasas de depredación de rapaces sobre poblaciones adultas de aves cinegéticas en estado silvestre.

Depredador	Presa	Periodo	Tasa de depredación	Lugar	Referencia
Halcón peregrino + aguilucho pálido	Lagópodo común	Verano	23%	Escocia	Redpath & Thirgood, 1999
Halcón peregrino + aguilucho pálido	Lagópodo común	Invierno	27%	Escocia	Redpath & Thirgood, 1999
Halcón gerifalte	Lagópodo alpino	Verano	11-32%	Islandia	Nielsen, 1999
Aguilucho pálido	Lagópodo común	Verano	7%	Escocia	Picozzi, 1978
Aguilucho pálido + otras rapaces	Perdiz pardilla (♀)	Primavera + verano	5-46%	Francia	Bro <i>et al.</i> , 2001
Azor	Gallo-lira (♀)	Primavera/verano	25%	Suecia	Widén <i>et al.</i> , 1987
Azor	Gallo-lira (♂)	Primavera/verano	14%	Suecia	Widén <i>et al.</i> , 1987
Azor	Urogallo (♀)	Año completo	50%	Noruega	Wegge, 1984
Azor	Grévol común	Verano	12%	Finlandia	Lindén & Wikman, 1983
Azor	Lagópodo común	Verano	20-32%	Finlandia	Tornberg, 2001
Azor	Gallo-lira (♀)	Verano	17%	Finlandia	Tornberg, 2001
Azor	Gallo-lira (♂)	Verano	9%	Finlandia	Tornberg, 2001
Azor	Urogallo (♀)	Verano	7%	Finlandia	Tornberg, 2001
Ratonero	Gallo-lira	Verano	1%	Finlandia	Valkama <i>et al.</i> , 2005
Ratonero	Lagópodo común	Verano	1%	Finlandia	Valkama <i>et al.</i> , 2005

Si eliminamos el efecto del consumo de los pollos, la tasa de captura del águila perdicera sobre el conejo a escala poblacional (AEI) se mantuvo prácticamente estable entre el periodo no reproductor estudiado (tasa de captura en otoño de 2003: 237,4 conejos) y los periodos reproductores anterior (tasa de captura de las águilas adultas en primavera de 2003: 238,6 conejos) y posterior (tasa de captura de las águilas adultas en primavera de 2004: 250,0 conejos). En el caso de las tasas de depredación, los valores fueron distintos debido a las diferencias interestacionales en el tamaño de la población de conejos, de modo que el impacto de las águilas adultas fue notablemente mayor en época no reproductora (tasa de depredación en otoño de 2003: 1,55% de los conejos) que en las reproductoras anterior (tasa de depredación de las águilas adultas en primavera de 2003: 1,10% de los conejos) y posterior (tasa de depredación de las águilas adultas en primavera de 2004: 0,82% de los conejos). El incremento en el consumo relativo de conejos en otoño, cuando éstos son menos abundantes, puede estar motivado por un deliberado mayor interés de las águilas perdiceras hacia esta especie presa. Esto estaría en consonancia con las hipótesis planteadas en los tres primeros capítulos sobre las preferencias tróficas del águila perdicera, de modo que, durante el periodo no reproductor, las águilas podrían aprovechar de forma más intensa y rentable los parches más ricos en conejos al gozar de una mayor libertad de movimiento. Aún así, el impacto sobre el conejo a nivel poblacional, tanto si tenemos en cuenta el consumo de los aguiluchos como si no, sigue siendo muy bajo, con independencia de la época estudiada.

En el caso de la perdiz, el efecto de su reproducción es menos relevante, aunque los primeros pollos en nacer –a finales del periodo primaveral estudiado (Arias de

Reyna, 1975)– añaden a la estima del impacto en época reproductora un adicional matiz conservativo. Independientemente, la tasa de depredación del águila perdicera sobre la perdiz a nivel poblacional fue muy baja (<3,1%). Al contrario que en el caso del conejo, las tasas de captura y de depredación sobre la perdiz fueron más intensas en primavera que en otoño. Durante la época reproductora del águila perdicera, tal y como se ha documentado en otros lugares de la Península (Palma *et al.*, 2006), la depredación estuvo sesgada hacia los machos (ver apartado 4.2.2.), de modo que las águilas los consumieron en mayor proporción a la esperada en función del sex ratio normalmente presente en poblaciones naturales relativamente saludables (cerca de 1:1; Castién & Zudaire, 1983; Pépin *et al.*, 1985; Nadal *et al.*, 1996). El conspicuo comportamiento de los machos durante el periodo reproductor, momento en el que pasan buena parte del tiempo en posaderos desprotegidos y muy visibles (Cramp & Simmons, 1980), podría hacerlos especialmente vulnerables a los depredadores (Donázar & Castién, 1989). Esta hipótesis, que se ajusta a los resultados encontrados por Sulkava & Rajala (1966) con águilas reales y gallos-lira en Finlandia, podría ser la causante de la mayor presión a la que las perdices se ven sometidas en primavera por parte de las águilas perdiceras, aunque tampoco hay que descartar un efecto sinérgico de la preferencia de las águilas perdiceras por el conejo, de manera que en otoño las águilas tiendan a usar más los parches ricos en conejo en detrimento de los de perdiz (ver capítulos 1, 2 y 3).

La extracción diferencial de sexos debe ser agregada al efecto final de la depredación sobre la población de perdiz, ya que podría actuar incrementando el impacto del águila perdicera sobre esta especie al reducir su potencial reproductor, acontecimiento que se consumaría cuando la pérdida de machos no pudiera ser contrarrestada por el comportamiento ocasionalmente bigamo de esta galliforme (del Hoyo *et al.*, 1994). En cualquier caso, no parece probable que, a niveles tan bajos de tasa de depredación media como los encontrados aquí, se produzca una eliminación de machos de tal magnitud que ocasione una disminución importante en el potencial reproductivo. Además, las hembras de aves que, como la perdiz, nidifican en el suelo son más propensas a ser capturadas por depredadores terrestres durante el periodo reproductor que los machos (Nadal *et al.*, 1996; Donald, 2007), circunstancia que compensaría el sesgo inducido por las águilas perdiceras.

Un último aspecto a tener en cuenta es que la densidad de la población de águila perdicera estudiada es una de las más altas dentro del continente europeo y la productividad la mayor encontrada hasta ahora para la especie (Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Moleón & Gil-Sánchez, 2006), por lo que el impacto en otras áreas con similares o mayores densidades de conejos y perdices, como algunas zonas del centro y sur de la Península Ibérica, podría ser incluso más débil. En zonas marginales del área de distribución europea del águila perdicera, las menores densidades de águilas podrían ser compensadas también por menores densidades de estas presas, por lo que la aplicabilidad de las conclusiones de este estudio en esos lugares es limitada. Esta circunstancia sugiere la conveniencia de realizar estudios similares en esas zonas, que además son las que se mantienen en un peor estado de conservación (Tucker & Heath, 1994; Real *et al.*, 1996; Real & Mañosa, 1997; Real, 2004; del Moral, 2006).

4.4.3. Impacto a escala territorial

A nivel territorial, el escenario sufrió importantes variaciones en función del radio considerado. Según el radio mayor (4,4km), el impacto, tanto sobre el conejo como sobre la perdiz, fue también bajo en promedio, superando solo excepcionalmente la

cifra del 10%, si bien el número de territorios convenientemente estudiados en otoño fue muy escaso. Por el contrario, al analizar el radio menor (2,2km) los valores aumentaron sensiblemente, de modo que la media se situó en torno al 20% y se alcanzaron porcentajes cercanos al 95% y al 70% de tasa de depredación de conejos y perdices, respectivamente. El radio de 4,4km fue obtenido a partir de la distancia mínima media entre parejas, de modo que, en promedio, es indicador de la densidad máxima que puede alcanzar el águila perdicera en el área de estudio. Por tanto, el radio de 4,4km tendría un mayor significado biológico a la hora de establecer máximos niveles de depredación a escalas espaciales amplias. A una escala intraterritorial, sin embargo, la situación es algo más confusa. Los datos de radioseguimiento aquí mostrados indican una mayor permanencia de las águilas dentro del radio pequeño. Por el contrario, la actitud de vuelo fue más frecuente conforme las aves se alejaron del nido. Esta tendencia fue especialmente evidente en periodo reproductor, circunstancia en parte lógica si consideramos que dos de los tres ejemplares radiomarcados fueron hembras y éstas pasan en esa época gran parte del tiempo en el nido o sus inmediaciones, momento en el que son alimentadas principalmente por sus parejas (Arroyo *et al.*, 1977; Pérez-Mellado *et al.*, 1977). Dado que las águilas perdiceras pueden cazar tanto en vuelo como al acecho desde un posadero (Ferguson-Lees & Christie, 2001), hubiera sido sin duda del mayor interés discriminar el comportamiento de caza en relación a nuestros registros. La asociación de los eventos de caza a uno (ave posada) u otro comportamiento (ave volando) podría tener consecuencias muy diferentes sobre la interpretación de nuestros resultados de impacto. Sería, por tanto, recomendable efectuar una aproximación más profunda sobre el comportamiento depredatorio de las águilas en relación a la distancia al nido, algo que no fue posible en nuestro caso debido al gran esfuerzo que requiere este tipo de estudios (Ferrer, 1993).

Por otro lado, el uso del hábitat de los territorios por parte del águila perdicera dista mucho de ser homogéneo (no sólo en relación a la cercanía al nido; Fraguás *et al.*, 2001; Sanz *et al.*, 2005; presente estudio), de modo que la actividad se concentra en parches de comparativamente reducido tamaño. Este uso heterogéneo del hábitat reduciría el valor de los radios teóricos circulares considerados por nosotros, al mismo tiempo que restaría utilidad a la generalización de las estimas de impacto aquí ofrecidas. Así, el desigual uso del espacio por parte de las águilas actuaría concentrando la intensidad de depredación en diversos parches cuyo número, tamaño y forma pueden variar ampliamente de un territorio a otro.

No obstante, el tamaño de los territorios obtenido en un reciente estudio en una zona del levante español (Sanz *et al.*, 2005) mediante el estimador de probabilidad Kernel osciló entre 15,8-44,5km² (n=3), valores que se encuentran en una posición intermedia entre los resultantes de los dos radios teóricos considerados en el presente estudio (15,3km² y 61,3km²). Esta información sugiere que, a pesar de todo lo expuesto anteriormente, nuestros datos a nivel territorial pueden resultar aún orientativos. La gran mayoría de las estimas de impacto sobre el conejo y la perdiz estuvieron por debajo del 10% de tasa de depredación en relación al radio mayor. Respecto al radio pequeño, cerca de la mitad de los casos se situaron por debajo de dicho umbral. En consecuencia, el impacto del águila perdicera sobre ambas presas a esta escala solo habría sido aparentemente relevante en una minoría de los territorios y años analizados, y siempre y cuando las densidades de conejo hubieran sido menores de 0,12-0,04 ind./ha (radios de 2,2km y 4,4km, respectivamente) y las de perdiz menores de 0,17 ind./ha (radio de 2,2km; ver Tablas 10 y 11). Hay que tener en consideración, no obstante, que hubo territorios donde no se contabilizaron presas (especialmente conejo) durante los censos. En estos casos y en los que las densidades de presas fueron más bajas la depredación por parte del águila perdicera sí que podría constituir

en potencia una importante limitación de las poblaciones de conejo y/o perdiz. En este punto es necesario precisar que probablemente exista un efecto amortiguador en el tamaño del territorio, de manera que las águilas que ocupan aquellos con menor disponibilidad de recursos tróficos ampliarían sus áreas de campeo (Cabeza & de la Cruz, 2001; J. Real, com. pers.).

Igualmente, es necesario incidir de nuevo en el hecho de que los conejos censados probablemente reflejen solo una parte de la población real, así como en el efecto atenuante de la reproducción de esta especie, circunstancias que podrían influir apreciablemente en los cálculos de impacto. La tasa de depredación estimada es un valor estático y puntual, mientras que la población de conejo fue dinámica en los dos periodos estudiados (más en primavera que en otoño; Soriguer, 1981). El elevado potencial reproductor del lagomorfo (Soriguer, 1981) hace que, tal y como comentamos al comienzo de la discusión, las estimas de impacto sobre esta especie sean particularmente conservativas. En este caso, modelos dinámicos que tengan en cuenta las variaciones temporales en la abundancia de la presa pueden ser especialmente recomendados para dilucidar el poder limitante real del águila perdicera sobre el conejo en aquellos territorios en los que se obtuvieron los mayores valores de tasa de depredación.

Como vemos, las dificultades que encuentra la interpretación de los resultados de impacto a nivel territorial son considerables. Esto, unido al notable esfuerzo que requiere el proceso de recogida de muestras en este tipo de estudios puede haber sido determinante en la carencia casi absoluta de aproximaciones al efecto de los depredadores sobre sus presas a esta escala.

4.4.4. Síntesis y conclusiones

La capacidad del águila perdicera para limitar a los conejos y perdices del área de estudio fue muy débil a escala poblacional. A nivel territorial, en cambio, el escenario fue más ambiguo, aunque es probable que el potencial de limitación del águila fuese importante únicamente en aquellos territorios con menor abundancia de presas. Los resultados ofrecidos en este capítulo apuntan, por tanto, a que el conflicto entre cazadores y águilas perdiceras en el área considerada estaría restringido al espacio ocupado por algunos territorios (en especial dentro de los radios de 2,2km). Esto implicaría que la gran mayoría de los cotos de caza localizados en la zona de estudio estarían libres de la "competencia" ejercida por las águilas, lo que conduce a una reducción significativa del conflicto de intereses entre el colectivo cinagético y el conservacionista. No obstante, sería particularmente interesante desarrollar estudios complementarios que determinen a escala territorial en qué medida la depredación por parte de las águilas perdiceras es aditiva o compensatoria a otras causas de mortalidad, dado que estas propiedades son las que definen finalmente el alcance del potencial de la limitación.

Uno de los factores que podrían amortiguar o acentuar el efecto del águila perdicera es la acción de otros depredadores. A este respecto, la extrapolación de nuestros resultados a otras poblaciones es especialmente arriesgada en el ecosistema mediterráneo debido a la notable diversidad y heterogeneidad de la comunidad de depredadores que lo caracteriza. En este escenario de complejidad y variabilidad ambiental es especialmente conveniente desarrollar estudios encuadrados en diferentes marcos ecológicos y profundizar en las condiciones locales que determinan la magnitud de los efectos de la depredación ejercida por el águila perdicera. Un factor

atenuante probablemente muy importante en las consecuencias de la depredación es el efecto de la reproducción del conejo. Es esperable que modelos que ilustren una relación dinámica entre el águila perdicera y esta presa revelen un impacto considerablemente más bajo que el encontrado por nosotros. Otro de los factores importantes –y particularmente apropiado en el contexto de este capítulo– en el efecto final de la depredación sería la propia caza. En aquellos territorios en los que las densidades de presas son más bajas sería interesante determinar hasta qué punto los cazadores influyen en la dinámica poblacional de dichas especies-presa-cinegéticas, ya que, al menos en determinadas ocasiones, se ha constatado que su efecto es bastante mayor que el de los depredadores (Watson *et al.*, 2007).

En el caso de la perdiz hay un aspecto que merece especial mención, y es que el águila perdicera es el depredador ibérico que, con diferencia, más perdices adultas incluye en su alimentación (Moleón, 2007). En consecuencia, solo aquellas especies de depredadores que puedan alcanzar densidades muy superiores al águila perdicera podrían ser capaces de ejercer una presión mayor sobre las perdices adultas, los individuos de mayor potencial reproductivo de la población. Por otro lado, el hecho de que la perdiz no sea, a pesar de todo, la principal presa del águila perdicera, en conjunción con el moderado impacto de esta rapaz sobre esta especie, sugiere que el nombre común del águila podría en realidad actuar sobrevalorando su papel como limitante de la dinámica poblacional de la perdiz, por lo que es posible que un hecho tan aparentemente trivial como el nombre común de una especie pueda haber tradicionalmente favorecido su persecución.

4.5. Bibliografía

- Aebischer, N. 1991. Sustainable yields: gamebirds as a harvestable resource. *Gibier Faune Sauvage*, 8: 335-351.
- Arias de Reyna, L. 1975. Ciclo anual de la territorialidad en la perdiz roja (*Alectoris rufa*) de Doñana (Aves : Phasianidae). *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 7 : 57-67.
- Arroyo, B., Bueno, J.M., Pérez-Mellado, V. 1977. Biología de reproducción de una pareja de *H. fasciatus* en España Central. *Doñana, Acta Vert.*, 3: 33-45.
- Arroyo B., Ferreiro E., Garza V. 1995. *El águila perdicera (Hieraaetus fasciatus) en España. Censo, reproducción y conservación.* ICONA. Madrid.
- Arroyo B., Redpath S., Viñuela J. 2001. Reconciling bird hunting and biodiversity. *Abstracts in the Raptor Research Foundation Annual Meeting, Winnipeg, Manitoba, Canada.*
- Banks, P.B., Newsome, A.E., Dickman, C.R. 2000. Predation by red foxes limits recruitment in populations of eastern grey kangaroos. *Austral Ecol.*, 25: 283-291.
- Braza F., Álvarez F., Pintos R. 1985. Gregarismo de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en Doñana. *Ardeola*, 32: 39-47.
- Bro, E., Reitz, F., Clobert, J., Migot, P., Massot, M. 2001. Diagnosing the environmental causes of the decline in Grey Partridge *Perdix perdix* survival in France. *Ibis*, 143: 120-132.
- Brown, L.H., Watson, A. 1964. The Golden Eagle in relation to its food supply. *Ibis*, 106: 78-100.
- Cabeza, A., de la Cruz, C. 2001. Territoriality and activity of Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in Extremadura (SW of Spain): differences between breeding period and no reproductive period. *Abstracts of the 4th Eurasian Congress on Raptors, Raptor Research Foundation. Seville, Spain.* 67-68.
- Cadahía, L., Uríos, V., Negro, J.J. 2005. Survival and movements of satellite-tracked Bonelli's eagles *Hieraaetus fasciatus* during their first winter. *Ibis*, 147: 415-419.
- Calderón, J. 1977. El papel de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibéricos. *Doñana, Acta Vertebrata*, 4: 61-126.

- Calzada, J. 2000. *Impacto de depredación y selección de presa del lince ibérico y el zorro sobre el conejo*. Tesis doctoral. Universidad de León. León.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Calvo, J.F. 2002. Factors influencing the decline of a Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* population in southeastern Spain: demography, habitat or competition? *Biodivers. Conserv.*, 11: 975-985.
- Castián, E., Zudaire, I. 1983. Algunos datos para el conocimiento de la estructura y dinámica invernal de la perdiz roja (*Alectoris rufa* L.) en Navarra. *XV Congr. Int. Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo. España*. 647-654.
- Cheyran G. 1972. Le cycle annuel d'un couple d'aigles de Bonelli *Hieraaetus fasciatus* (Vieillot). *Alauda*, 3: 214-234.
- Collopy, M.W. 1984. Parental care and feeding ecology of golden eagle nestlings. *The Auk*, 101: 753-760.
- Collopy, M.W. 1986. Food consumption and growth energetics of nestling golden eagles. *Wilson Bull.*, 98: 445-458.
- Consejería de Medio Ambiente. 2006. *Programa de Actuaciones para la Conservación del Águila Perdicera en Andalucía*. Informe técnico. Egmasa-Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Jaén.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe and the Middle East and North Africa*. Oxford University Press. Oxford.
- Crawley, M.J. 1992. *Natural enemies. The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. (eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Delibes, M., Hiraldo, F. 1981. *The rabbit as prey in the Mediterranean Ecosystem*. Pp. 600-613. En: Myers, K., McInnes, C.D. (eds.): *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph, Ontario.
- del Moral, J.C. (ed.) 2006. *El águila perdicera en España. Población en 2005 y método de censo*. SEO/Birdlife. Madrid.
- Donald, P.F. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149: 671-692.
- Donázar, J.A. 1989. Variaciones geográficas y estacionales en la alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola*, 36: 25-39.
- Donázar, J.A., Castián, E. 1989. Predación del búho real (*Bubo bubo*) sobre la perdiz roja (*Alectoris rufa*): selección de edad y sexo. *Doñana, Acta Vert.*, 16: 219-225.
- Duarte, J., Vargas, J.M. 2001. Survey methods for red-legged partridge (*Alectoris rufa*) in olive groves in Southern Spain. *Game and Wildlife Science*, 18: 141-156..
- Erlinge, S., Göransson, G., Högstedt, G., Jansson, G., Liberg, O., Loman, J., Nilsson, I.N., von Schantz, T., Sylvén, M. 1984. Can vertebrate predators regulate their prey? *Am. Nat.*, 123: 125-133.
- Errington, P.L. 1934. Vulnerability of Bobwhite populations to predation. *Ecology*, 15: 110-127.
- Errington, P.L. 1946. Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology*, 21: 221-245.
- Errington, P.L. 1956. Factors limiting higher vertebrate populations. *Science*, 124: 304-307.
- Errington, P.L. 1963. The phenomenon of predation. *American Scientist*, 51: 180-192.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. 2001. *Rapaces del Mundo*. Barcelona. Omega.
- Ferrer, M. 1993. Reduction in hunting success and settlement strategies in young Spanish imperial eagles. *Anim. Behav.*, 45: 406-408.
- Ferreras, P., Macdonald, D.W. 1999. The impact of American mink *Mustela vison* on water birds in the upper Thames. *J. Appl. Ecol.*, 36: 701-708.
- Fráguas, B., Real, J., Mañosa, S. 2001. Are there home range interactions between golden eagle (*Aquila chrysaetos*) and Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*)? Results from a radio-tracking study in NE Portugal. *Abstracts of the 4th Eurasian Congress on Raptors, Raptor Research Foundation. Seville. Spain*. 67-68.

- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Davies, J.L., Shepherd, P.E.K., Burris, O.E., 1983. Interrelationships of wolves, prey and man in interior Alaska. *Wildlife Monogr.*, 84: 1-50.
- Gilbert, N., Myers, K., Cooke, B.D., Dunsmore, J.D., Fullagar, P.J., Giba, J.A., King, D.R., Parer, I., Wheeler, S.H., Wood, D.H. 1987. Comparative dynamics of Australasian rabbit populations. *Aust. Wildlife Res.*, 14: 491-503.
- Gilg, O. 2002. The summer decline of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in high arctic Greenland. *Oikos*, 99: 499-510.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., Hanski, I. 2006 Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, 113: 193-216.
- Gil-Sánchez J.M. 1998. Selección de presa por el Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante el periodo de nidificación en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 45: 151-160.
- Gil-Sánchez J.M. 2000. Efecto de la altitud y la disponibilidad de presas en la fenología de puesta del Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 47: 1-8.
- Gil-Sánchez J.M., Molino F., Valenzuela G. 1999a. Distribución y estatus de las aves rapaces (Falconiformes y Estrigiformes) de la provincia de Granada. *Zoologica Baetica*, 10: 15-48.
- Gil-Sánchez J.M., Valenzuela G., Sánchez J.F. 1999b. Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriol.*, 44: 421-428.
- Gil-Sánchez J.M., Molino F., Valenzuela G., Moleón M. 2000. Demografía y alimentación del Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Ardeola*, 47: 69-75.
- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Jenkins, D., Watson, A., Miller, G.R. 1963. Population studies on red grouse, *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.) in north-east Scotland. *J. Animal Ecol.*, 32: 317-376.
- Jenkins, D., Watson, A., Miller, G.R. 1964. Predation and red grouse populations. *J. Applied Ecol.*, 1: 183-195.
- Keith L.B., Todd A.W., Brand C.J., Adamcik R.S., Rusch D.H. 1977. An analysis of predation during a cyclic fluctuation of snowshoe hares. *XIII International Congress of Game Biologists*: 151-175.
- Kenward, R. 1999. Raptor predation problems and solutions. *J. Raptor Res.*, 33: 73-75.
- Kenward, R. 2001. *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. Academic Press. London.
- Kenward R.E., Hall D.G., Walls S.S., Hodder K.H. 2001. Factors affecting predation by buzzards *Buteo buteo* on released pheasants *Phasianus colchicus*. *J. Appl. Ecol.*, 38: 813-822.
- Kochert M. 1972. *Population Status and Chemical Contamination in Golden Eagles in Southwestern Idaho*. Tesis doctoral. Universidad de Idaho. Moscow, Idaho.
- Korpimaki, E., Norrdahl, K. 1998. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology*, 79: 2448-2455.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology*: Addison-Wesley Longman. Menlo Park, CA.
- Krebs, C.J. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Res.*, 29: 1-10.
- Krebs, C.J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., Dale, M.R.T., Martin, K., Turkington, R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269: 1112-1115.
- Lindén H., Wikman M. 1983. Goshawk predation on tetraonids: availability of prey and diet of the predator in breeding season. *J. Anim. Ecol.*, 52: 953-968.
- Macdonald, D.W., Mace, G.M., Barretto, G.R. 1999. The effects of predators on fragmented prey populations: a case study for the conservation of endangered prey. *J. Zool.*, 247: 487-506.

- Mañosa, S. 1991. Biología trófica, ús de l'hàbitat i biologia de la reproducció de l'astor *Accipiter gentiles* (Linnaeus, 1758) a la Segarra. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Marcström, V., Kenward, R.E. y Engren, E. 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *J. Anim. Ecol.*, 57: 859-872.
- Mersmann, T.J., Buehler, D.A., Fraser, J.D., Seegar, J.K.D. 1992. Assessing bias in studies of bald eagle food habits. *J. Wildlife Manage.*, 56: 73-78.
- Mínguez, E., Angulo, E., Siebering, V. 2001. Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.*, 35: 228-234.
- Mittler, J. 1997. What happens when predators do not completely consume their prey? *Theor. Popul. Biol.*, 51: 238-251.
- Moleón, M. 2007. *El estudio del impacto de los predadores sobre las presas cinegéticas: un intento de compatibilizar caza y conservación*. Pp. 743-794. En: Barea-Azcón, J.M., Moleón, M., Travesí, R., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J.M., Tierno de Figueroa, J.M. (eds.): *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora en Ambientes Mediterráneos*. Sociedad Granatense de Historia Natural. Granada.
- Moleón, M., Gil-Sánchez, J.M. 2006. *El águila perdicera en Granada*. Pp. 37-40. En: del Moral, J.C. (ed.): *El águila perdicera en España. Población en 2005 y método de censo*. SEO/Birdlife. Madrid.
- Montero J.L., González Rebollar J.L. 1982. *Diagramas bioclimáticos*. ICONA. Madrid.
- Nadal, J., Nadal, J., Rodríguez-Teijeiro, J.D. 1996. Red-legged partridge (*Alectoris rufa*) age and sex ratios in declining populations in Huesca (Spain) applied to management. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51: 243-257.
- Newton I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press. London.
- Nielsen, O.K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional response. *J. Animal Ecol.*, 68: 1034-1050.
- Oksanen, T. 1983. Prey caching in the hunting strategy of small mustelids. *Acta Zool. Fenn.*, 174: 197-199.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Fretwell, S.D. 1985. Surplus killing in the hunting strategy of small predators. *Am. Nat.*, 126: 328-346.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M., Caro, J. 2005. Prey density, prey detectability and food habits: the case of Bonelli's eagle and the conservation measures. *Biol. Conserv.*, 123: 19-25.
- Palma, L., Beja, P., Pais, M., Cancela da Fonseca, L. 2006. Why do raptors take domestic prey? The case of Bonelli's eagle and pigeons. *J. Appl. Ecol.*, 43: 1075-1086.
- Palomares, F. 2001. Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife Soc. B.*, 29: 578-585.
- Palomares, F., Delibes, M., Revilla, E., Calzada, J., Fedriani, J.M. 2001. Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain. *Wildlife Monogr.*, 148: 1-36.
- Parer, I. 1982. Dispersal of the Wild Rabbit *Oryctolagus cuniculus*, at Urana in New South Wales. *Aust. Wildlife Res.*, 9: 427-441.
- Pech, R.P., Sinclair, A.R.E., Newsome, A.E., Catling, P.C. 1992. Limits to predation regulation of rabbits in Australia: Evidence from predator-removal experiments. *Oecologia*, 89: 102-112.
- Pépin, D. 1985. Morphological characteristics and sex classification of red-legged partridge. *J. Wildl. Manage.*, 49: 228-237.
- Pépin, D., Cargnelutti, B., Mathon, J.F. 1985. Démographie de la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*). *Acta Oecol.*, 6: 31-46.
- Pérez-Mellado, V., Bueon, J.M., Arroyo, B. 1977. Comportamiento de *Hieraaetus fasciatus* en el nido. *Ardeola*, 23: 81-102.
- Petty, S.J., Lurz, P.W.W., Rushton, S.P. 2003. Predation of red squirrels by northern goshawks in a conifer forest in northern England: can this limit squirrel numbers and create a conservation dilemma?. *Biol. Conserv.*, 111: 105-114.

- Picozzi N. 1978. Dispersion, breeding and prey of the hen harrier (*Circus cyaneus*) in Glen Dye, Kincardineshire. *Ibis*, 120: 489-509.
- Ratcliffe D. 1962. Breeding density in the Peregrine *Falco peregrinus* and Raven *Corvus corax*. *Ibis*, 104: 13-39.
- Real J. 1987. Evolución cronológica del regimen alimenticio de una población de *Hieraaetus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. *Rapaci Mediterranei III*, Vol. XII: 185-205.
- Real J. 1996. Biases in diet study methods in the Bonelli's eagle. *J. Wildlife Manage*, 60: 632-638.
- Real, J. 2004. *Águila-Azor Perdicera*, *Hieraaetus fasciatus*. Pp. 154-157. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J.C. (eds.): *Libro Rojo de las Aves de España*. DGB-SEO/Birdlife.
- Real J., Mañosa S. 1997. Demography and conservation of western European Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* populations. *Biol. Conserv*, 79: 59-66.
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1996. *Estatus, demografía y conservación del águila perdicera (Hieraaetus fasciatus) en el Mediterráneo*. Pp. 83-90. En: Muntaner, J., Mayol, J. (eds.): *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas*. SEO/Birdlife.
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1998. Post-nestling dependence period in the Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus*. *Ornis Fenn.*, 75: 129-137.
- Real J., Grande J.M., Mañosa S., Sánchez-Zapata J.A. 2001. Causes of death in different areas for Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus* in Spain. *Bird Study*, 48: 221-228.
- Redpath S.M. 1991. The impact of hen harriers on red grouse breeding success. *J. Appl. Ecol.*, 28: 659-671.
- Redpath S.M., Thirgood S.J. 1999. Numerical and functional responses in generalist predators: hen harriers and peregrines on Scottish grouse moors. *J. Anim. Ecol.*, 68: 879-892.
- REGHAB 2002. *Reconciling game bird hunting and biodiversity*. V Forework Program of the European Union. Proposal number: EKV-2000-00637. Geneva.
- Robson, D.L. 1993. Natural mortality of juvenile rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in North Canterbury, New Zealand. *Wildlife Res.*, 20: 815-831.
- Rosenberg, K.V., Cooper, R.J. 1990. Approaches to avian diet analysis. *Stud. Avian Biol.*, 13: 80-90.
- Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J. F. 1998. Importance of birds and biases in diet study methods of Montagu's Harriers *Circus pygargus* in southeast Spain. *J. Raptor Res.*, 32: 254-256.
- Sanz, A., Mínguez, E., Anadón, J.D., Hernández, V.J. 2005. Uso heterogéneo del espacio en tres territorios de reproducción del Águila-azor perdicera (*Hieraaetus fasciatus*). *Ardeola*, 52: 347-350.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J., Strohmeier, K. 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 269-311.
- Simmons, R.E., Avery, D.M., Avery, G. 1991. Biases in diets determined from pellets and remains: correction factors for a mammal and bird-eating raptor. *J. Raptor Res.*, 25: 63-67.
- Sinclair, A.R.E., Pech, R.P. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos*, 75: 164-173.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos*, 61: 401-411.
- Soriguer, R.C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) en Andalucía occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 8 (vol. especial): 1-377.
- Stoddard, H.L. 1951. *The Bobwhite Quail: Its Habits, Preservation and Increase*. Charles Scribner's Sons. New York.
- Sulkava, S., Rajala, P. 1966. Diet of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* during the nesting period in the Finnish reindeer husbandry area. *Suomen Riista*, 19: 7-19.
- Tapper, S.C., Potts, G.R., Brockless, M.H. 1996. The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *J. Applied Ecol.*, 33: 965-978.
- Tellería J.L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raices. Madrid.

- Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Haydon, D.T., Rothery, P., Newton, I. y Hudson, P. 2000a. Habitat loss and raptor predation: disentangling long- and short-term causes of red grouse declines. *P. Roy. Soc. Lond. B*, 267: 651-656.
- Thirgood S.J., Redpath S.M., Newton I., Hudson P. 2000b. Raptors and Red Grouse: Conservation conflicts and managements solutions. *Conserv. Biol.*, 14: 95-104.
- Thirgood S.J., Redpath S.M., Rothery P., Aebischer N.J. 2000c. Raptor predation and population limitation in red grouse. *J. Anim. Ecol.*, 69: 504-516.
- Thomson, D.L., Green, R.E., Gregory, R.D., Baillie, S.R. 1998. The widespread declines of songbirds in rural Britain do not correlate with the spread of their avian predators. *P. Roy. Soc. Lond. B*, 265: 2057-2062.
- Tornberg, R. 2001. Pattern of goshawk *Accipiter gentilis* predation on four forest grouse species in northern Finland. *Wildlife Biol.*, 7: 245-256.
- Trout, R.C., Tittensor, A.M. 1989. Can predators regulate wild Rabbit *Oryctolagus cuniculus* population density in England and Wales? *Mammal Rev.*, 19: 153-173.
- Tucker, G.M., Heath, M.F. (coord.) 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife International. Cambrigde.
- Valkama, J., Korpimäki, E., Arroyo, B., Beja, P., Bretagnolle, V., Bro., E., Kenward, R., Mañosa, S., Redpath, S.M., Thirgood, S., Viñuela, J. 2005. Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biol. Rev.*, 80: 171-203.
- Villafuerte R., Lazo, A., Moreno, S. 1997. Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: conservation and management implications in Doñana Nacional Park (SW Spain). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 52: 345-356..
- Villafuerte R., Viñuela J., Blanco J.C. 1998. Extensive predator persecution caused by crash in a game species: the case of Red Kites and Rabbits in Spain. *Biol. Conserv.*, 84: 181-188.
- Villafuerte R., Gortázar C., Angulo E., Cabezas S., Millán J., Buenestado F. 2000. *Situación del conejo y la perdiz en Andalucía. Evaluación de las medidas de su gestión*. Informe técnico. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Virgós, E., Travaini, A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodivers. Conserv.*, 14: 3475-3486.
- Wallage-Dress, J.M. 1989. A field study of seasonal changes in the circadian activity of rabbits. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 54: 22-30.
- Watson, A. 1964. Aggression and population regulation in red grouse. *Nature*, 202: 506-507.
- Watson, M., Aebischer, N.J., Potts, G.R., Ewald, J.A. 2007. The relative effects of raptor predation and shooting on overwinter mortality of grey partridges in the United Kingdom. *J. Applied Ecol.*, 44: 972-982.
- Wegge, P. 1984. *Naturlig dödelighet hos storfugl gjennom året på Östlandet*. Pp. 76-80. En: Myrberget, S. (ed.): *Skogsfuglprosjektet 1980-1984*. Viltrapport 36.
- Whitfield, D.P., McLeod, D.R.A., Watson, J., Fielding, A.H., Haworth, P.F. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biol. Conserv.*, 114: 157-163.
- Widén P. 1987. Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden. *Holarct. Ecol.*, 10: 104-109.
- Widén P., Andrén P., Angelstam P., Lindtröm E. 1987. The effect of prey vulnerability: goshawk predation and populations of small game. *Oikos*, 49: 233-235.

Anexo 1. Presas pesadas para el cálculo de la biomasa ingerida por las águilas. Las medidas fueron tomadas con una balanza de precisión electrónica (precisión: $\pm 0,5\text{g}$). El peso corregido se refiere al peso del ejemplar sin las partes normalmente desechadas por las águilas, esto es, plumas grandes (primarias y rectrices), patas, quillas y vísceras.

	Peso total (g)	Peso corregido (g)
<i>Alectoris rufa</i> 1 (♀)	344	290
<i>Alectoris rufa</i> 2 (♀)	427	366
<i>Alectoris rufa</i> 3 (♀)	387	331
<i>Alectoris rufa</i> 4 (♀)	409	347
<i>Alectoris rufa</i> 5 (♀)	374	332
<i>Alectoris rufa</i> 6 (♂)	426	359
<i>Alectoris rufa</i> 7 (♂)	451	369
<i>Alectoris rufa</i> 8 (♂)	488	413
<i>Columba palumbus</i> 1	409	340
<i>Columba palumbus</i> 2	428	349
<i>Columba palumbus</i> 3	428	344
<i>Columba palumbus</i> 4	408	322
<i>Streptopelia turtur</i> 1	132	98
<i>Streptopelia turtur</i> 2	160	128
<i>Streptopelia turtur</i> 3	165	126

5



Respuestas funcional y numérica
del águila perdicera hacia el conejo
y la perdiz

Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Gil-Sánchez, J.M., Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Virgós, E.

Los censos de presas en 2002 fueron efectuados por tres de los autores (MM, JMBA y EBD) con el apoyo económico de Egmasa-Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía).





Figura 3.

Respuesta funcional (tipo II) del águila perdicera hacia el conejo en primavera, en función de la tasa de depredación y las densidades de conejo obtenidas en el radio territorial de 4,4km (figura grande) y el de 2,2km (figura reducida).

Figure 3.

Functional response (type II) of the Bonelli's eagle during breeding season to the rabbit, in relation to rabbit densities inside the 4,4km (large figure) and 2,2km eagle territory radii (small figure).

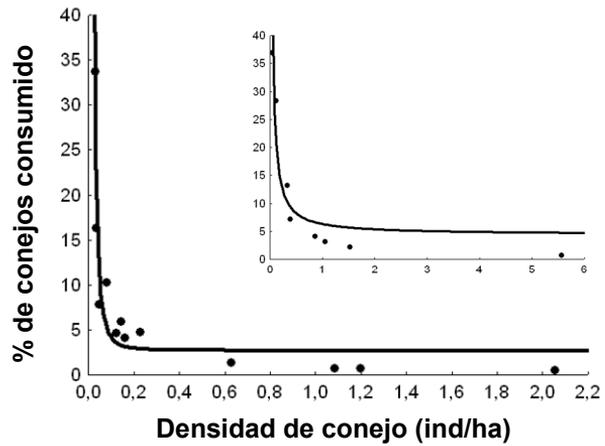
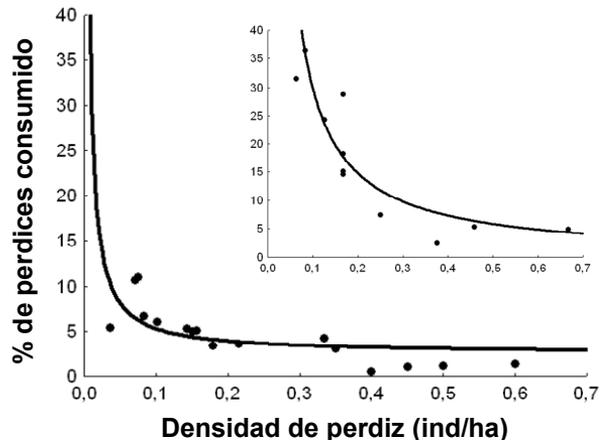


Figura 4.

Respuesta funcional (tipo II) del águila perdicera hacia la perdiz en primavera, en función de la tasa de depredación y los datos de abundancia de perdiz obtenidos en los radios territoriales de 4,4km (figura grande) y 2,2km (figura reducida).

Figure 4.

Functional response (type II) of the Bonelli's eagle during breeding season to the red-legged partridge in relation to partridge densities inside the 4,4km (large figure) and 2,2km eagle territory radii (small figure).





El objetivo principal del presente capítulo fue explorar las respuestas funcional y numérica de un depredador territorial –el águila perdicera– durante el periodo reproductor hacia sus dos presas básicas –el conejo y la perdiz roja– en un área genuinamente mediterránea del sur de España (provincia de Granada). El águila perdicera respondió funcional, aunque no numéricamente, hacia el conejo y la perdiz. Los modelos de mejor ajuste correspondieron a respuestas funcionales de tipo II (típica de especialistas) en ambos casos, escenario que confiere a este depredador un escaso potencial regulador sobre dichas presas. No obstante, no se puede descartar la existencia de una fase de densodependencia directa a bajas densidades de perdiz. Estas dos especies presa parecen ser además las más importantes a nivel local para el águila perdicera, circunstancia que podría reproducirse en otros lugares de su distribución europea. Los resultados obtenidos implican diversas consideraciones en cuanto a la conservación de las tres especies objeto de estudio, particularmente destacables en el contexto del conflicto entre depredadores e intereses cinegéticos. Se evidencia la utilidad y necesidad de la realización de estudios sobre interacciones depredador-presa en sistemas naturales complejos. Las aproximaciones futuras a la respuesta funcional deberían considerar la tasa de depredación en lugar de la tasa de captura o la frecuencia de la presa en la dieta del depredador.

Abstract

Functional and numerical response of Bonelli's eagle to the rabbit and the red-legged partridge.

Here we explore the functional and numerical responses of a territorial predator –the Bonelli's eagle– to its main two prey species –the rabbit and the red-legged partridge– during the breeding period in a characteristic Mediterranean area of southern Spain (Granada province). The Bonelli's eagle responded functionally, but not numerically, to the rabbit/partridge density changes. Type II functional responses (typical of specialist predators) offered the best fitted models for both prey. However, a type III response to the partridge could be still possible. This situation agrees with the fact that these two species seem to be the most important prey for the Bonelli's eagle in the study area. This pattern could also appear in other locations of its European distribution. However, the role of Bonelli's eagles as regulation factors of rabbit and partridge populations seems to be poor. The results reported here lead to conservation implications concerning the three studied species, particularly in the field of the conflict existing between predators and game. There is a need for further research on predator-prey relationships in complex ecosystems. Studies about functional responses should be based on the predation rate, rather than on the kill rate or the frequency of occurrence of prey in the predator's diet.



5

Respuestas funcional y numérica del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz

5.1. Introducción

Los depredadores pueden responder numérica y funcionalmente frente a variaciones en la densidad de sus presas (Solomon, 1949). La respuesta numérica se origina a partir de los procesos de mortalidad, reproducción, emigración e inmigración (por ej., Nielsen, 1999), mientras que la funcional es producto de la frecuencia de consumo (Holling, 1959, 1965). La respuesta funcional tiene una mayor trascendencia, ya que la numérica depende en parte de ella (Keith *et al.*, 1977), aunque sólo una combinación de ambas (la consecuentemente denominada respuesta total) revela cómo puede afectar el depredador a la población de su presa, esto es, si es capaz de regularla o no. No obstante, en ausencia de respuesta numérica la respuesta funcional equivaldría a la respuesta total a nivel individual. La cuestión del papel regulador de la depredación representa un tema recurrente en ecología (Sinclair & Pech, 1996; Krebs, 2002), asumiéndose que el potencial de hacer que la población presa vuelva al nivel de equilibrio después de una perturbación (potencial regulador) depende fundamentalmente de si la depredación es o no un fenómeno directamente densodependiente (Turchin, 2003).

Desde que, primeramente, Solomon (1949) y, después, Holling (1959, 1965) describieran la respuesta funcional como el cambio en la tasa de consumo del depredador sobre una presa en relación a la abundancia de dicha presa, mucho se ha escrito en la literatura científica acerca de las relaciones entre depredadores y presas. Numerosos estudios, tanto teóricos (Murdoch & Oaten, 1975; Hanski *et al.*, 1991; Hanski & Korpimaki, 1995; Turchin & Hanski, 1997) como empíricos (Erlinge *et al.*, 1983; Marcström *et al.*, 1988; Lindtrom *et al.*, 1994; Messier, 1994; Krebs *et al.*, 1995; Reid *et al.*, 1995; Tapper *et al.*, 1996; Boveng *et al.*, 1998; Korpimaki & Norrdahl, 1998; Angerbjörn *et al.*, 1999) sugieren que los depredadores generalistas sí pueden regular a sus presas, aunque a veces el efecto no sea obvio (Newton, 1998). Por el contrario, los especialistas parecen ser incapaces de ello (Murdoch & Oaten, 1975; Hanski *et al.*, 1991; Angerbjörn *et al.*, 1999; Turchin, 2003). Los especialistas mostrarían una respuesta funcional de tipo II, cuya propiedad más notoria es que no existe densodependencia directa en todo el rango de densidades que puede presentar la población presa. Por su parte, los depredadores generalistas exhibirían una respuesta de tipo III, cuya característica clave es la existencia de una fase de densodependencia directa a bajas densidades de la presa (Holling, 1959, 1965).

Paralelamente, los depredadores generalistas favorecen la estabilización de la población de la presa al mostrar una respuesta numérica sin retardo temporal, mientras que los especialistas promoverían la desestabilización respondiendo numéricamente con retardo (por ej., May, 1973; Hanski *et al.*, 1991; Turchin & Hanski, 1997; Nielsen, 1999; Turchin, 2003). Pero no solo las preferencias tróficas pueden condicionar el tipo de respuesta numérica, sino que el comportamiento respecto al lugar de cría también puede ser relevante. Así, las especies nomádicas o móviles tendrían una mayor facilidad para responder numéricamente que aquellas sedentarias que mantienen los mismos territorios a lo largo del tiempo (Hanski *et al.*, 1991; Turchin, 2003). En el caso de estas últimas (si exceptuamos la porción flotante de sus poblaciones), la única forma posible de responder es variando la densidad de parejas reproductoras y/o el éxito reproductor.

Sin embargo, la gran mayoría del conocimiento actualmente existente acerca de las interacciones depredador-presa está fundamentado en estudios realizados en sistemas naturales relativamente simples (ver referencias anteriores). En consecuencia, resulta difícil, cuando no arriesgado, aplicar estas conclusiones a ecosistemas que, como el mediterráneo, se caracterizan por poseer una diversa comunidad de depredadores y un mucho mayor espectro de presas potenciales, además de unas condiciones ambientales marcadamente variables.

La finalidad esencial del presente capítulo fue explorar las respuestas funcional y numérica de un depredador territorial en periodo reproductor hacia sus dos presas principales en un área genuinamente mediterránea del sur de España (provincia de Granada). El sistema de estudio estuvo constituido por el águila perdicera, el conejo y la perdiz roja. Como objetivo complementario se analizaron las preferencias tróficas del águila perdicera en el área de estudio, conjuntando y sintetizando las aportaciones efectuadas en anteriores capítulos.

El águila perdicera en Europa occidental parece comportarse como un especialista facultativo en conejos, de modo que cuando esta presa es relativamente abundante – como en el sur ibérico (Virgós *et al.* en prensa)– es la preferida para el depredador, pero cuando es demasiado escasa el águila persiste alimentándose de otras especies (ver capítulos 1, 2 y 3). Si el patrón encontrado a nivel continental se reproduce a una escala menor, cabe esperar que las águilas perdiceras territoriales de Granada muestren hacia el conejo una respuesta funcional de tipo II, tal y como recientemente se ha descrito en otra localidad del sur peninsular (Palma *et al.*, 2006). En cambio, la perdiz roja no es una presa tan importante como el conejo a nivel continental, aunque parece ser más rentable para el águila perdicera que otras especies presa (ver capítulo 3), y es probable que su especial vulnerabilidad en primavera la haga particularmente apetecible en dicha época (ver capítulos 2 y 4). Por tanto, también es plausible que el águila perdicera responda funcionalmente hacia esta presa, aunque en este caso una respuesta de tipo generalista (III) parece más coherente.

Finalmente, es previsible que las restricciones impuestas por la fuerte territorialidad (del Hoyo *et al.*, 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001; Fraguás *et al.*, 2001) y la baja tasa de fecundidad del águila perdicera (1-2 pollos por pareja y año como norma; Cramp & Simmons, 1980; Real, 2004) confieran a este depredador una pobre capacidad para responder numéricamente, independientemente de la presa.

5.2. Material y métodos

5.2.1. Área de estudio

El trabajo, desarrollado principalmente entre los años 2002 y 2005, se efectuó a escala territorial. En total se estudiaron 11 territorios de águila perdicera, todos situados en la provincia de Granada (sureste de España; Fig. 1). El área de estudio, típicamente mediterránea, pertenece a los pisos bioclimáticos meso- y, en menor medida, supramediterráneo (Montero & González-Rebollar, 1982). El hábitat de los territorios está caracterizado por una mezcla de zonas relativamente naturales (matorral y pinar – *Pinus halepensis*–) y cultivos de secano, fundamentalmente de olivar y cereal (Fig. 1).

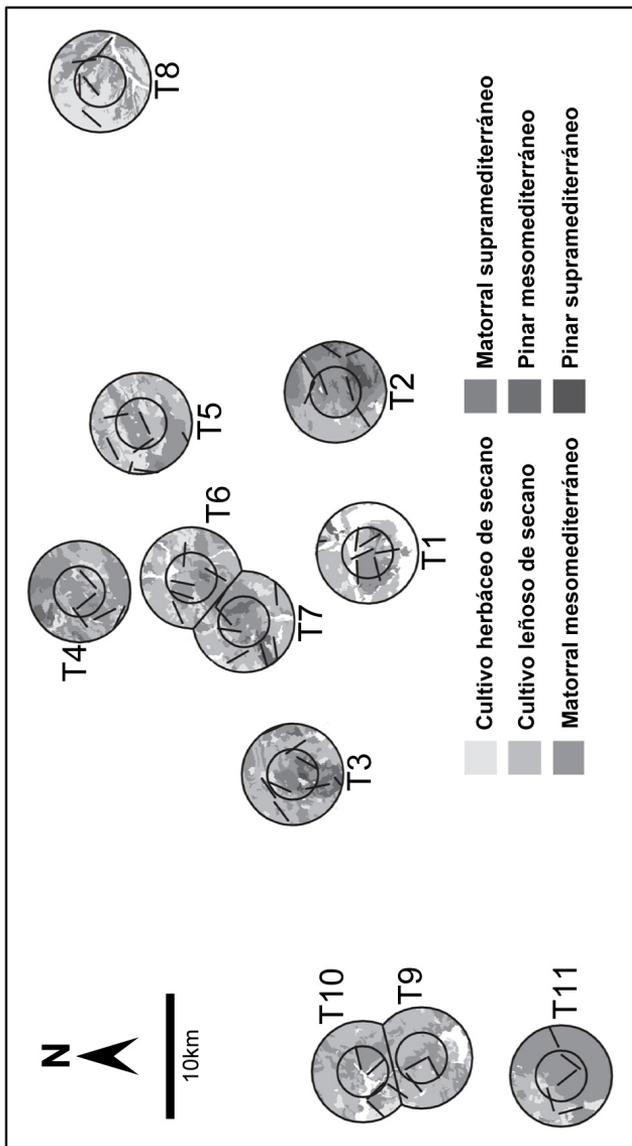


Figura 1. Área de estudio. Los territorios se representan en función de los radios teóricos pequeño –2,2km– y grande –4,4km–. Las líneas rectas negras señalan los transectos de censo. Las zonas en blanco indican otras categorías de hábitat (cultivos de regadío, sotos fluviales, áreas urbanas, etc.).

5.2.2. Dieta, éxito reproductor y territorio del depredador

Se estudió la dieta del águila perdicera en periodo reproductor mediante el análisis de egagrópilas (Real, 1996) recogidas en posaderos situados en o cerca de los cortados de nidificación. La recolección de egagrópilas tuvo lugar en mayo, con objeto de evitar molestias en la reproducción de esta rapaz amenazada (Gil-Sánchez *et al.*, 2004). La alimentación se analizó tanto en términos de frecuencia relativa como de biomasa relativa ingerida (ver capítulo 4 para más detalles sobre los cálculos de la dieta). Las diferentes presas se encuadraron en los siguientes siete grupos presa: conejo, otros mamíferos, perdiz, palomas (*Columba* sp.), córvidos, otras aves y reptiles. En base a la frecuencia relativa de estos grupos se calculó el índice de diversidad trófica de Shannon-Weaver (In; Weaver & Shannon, 1949) para cada territorio y año.

Los datos de dieta así obtenidos sirvieron para inferir, mediante la ecuación empleada por Lindén y Wikman (1983), el número de conejos y perdices consumidos en cada temporada por unidad reproductiva de águilas perdiceras (padres más pollos), parámetro habitualmente llamado tasa de captura (Keith *et al.* 1977). La tasa de captura se calculó para un periodo de 100 días (mediados de febrero-finales de mayo), que incluye 40 de incubación y 60 de estancia de los pollos en el nido (Gil-Sánchez, 2000; ver capítulo 4 para más detalles sobre el cálculo de la tasa de captura).

Se utilizó el éxito reproductor como principal medida de las variaciones poblacionales en el cálculo la respuesta numérica, aunque también se tuvieron en cuenta los posibles cambios en la ocupación de los territorios. Así, todos los territorios se visitaron anualmente para confirmar su ocupación y registrar su productividad (número de pollos/pareja). Los controles de pollos se efectuaron a una distancia prudente mediante el uso de la óptica adecuada (telescopio de 20-60X) para evitar interferencias en el proceso reproductor (Gil-Sánchez *et al.*, 2004). Se consideraron como pollos volados aquellos que fueron observados con >50 días de edad (Real *et al.*, 1996; Carrete *et al.*, 2002; Gil-Sánchez *et al.*, 2004). La edad de los pollos fue determinada en función del desarrollo pterilar, con un error de ± 5 días (Gil-Sánchez, 2000).

Se consideraron territorios de águila perdicera circulares, de radio igual a la distancia mínima media entre parejas en el total de la población granadina de esta especie (Ratcliffe, 1962; Kochert, 1972). El radio así estimado fue de 4417m, lo que dio lugar a un territorio circular de 6129ha. En el caso de 4 territorios con solapamiento intraespecífico, la superficie territorial considerada fue algo menor (5411ha para dos territorios y 5171ha para otros dos; ver Fig. 1), debido a que se asumió que las águilas perdiceras defienden y mantienen territorios exclusivos (Fráguas, *et al.*, 2001; Palma *et al.*, 2006). El mayor tiempo que pasan las águilas en las cercanías de los nidos en época reproductora (Sanz *et al.*, 2005; obs. pers.) hizo considerar un segundo radio más conservativo, la mitad del anterior (radio=2209m; superficie territorio=1533ha). El radioseguimiento entre 2004 y 2007 de tres águilas territoriales (dos hembras y un macho) pertenecientes a tres territorios diferentes (dos incluidos en los 11 estudiados para el cálculo de las respuestas y otro cercano a ellos; Fig. 1) sirvió para validar los territorios teóricos calculados. Una información más completa sobre la metodología empleada y sobre la adecuación de cada uno de los radios puede consultarse en el capítulo 4.

5.2.3. Densidades de presas

Se censaron los conejos y perdices presentes en el interior de los 11 territorios en tres temporadas reproductoras consecutivas (2002-2004). En cada territorio se efectuaron a pie transectos lineales de una longitud comprendida entre 1 y 2km, recorriéndose una media de 5,7km dentro del radio pequeño (rango: 5-9km) y de 11,5km dentro del grande (rango: 9-15km). En total se recorrieron 123km en cada una de las tres temporadas de censo (siempre los mismos transectos). Los censos tuvieron lugar en mitad del periodo de los 100 días de reproducción de las águilas, entre el 15 de marzo y finales de abril. Los transectos se efectuaron de manera estratificada en función del hábitat (Tellería, 1986), a primeras horas de la mañana y últimas de la tarde, y considerando una restrictiva banda lateral de censo de 10m. Se asumió que todas las perdices (o la gran mayoría) dentro de dicha banda fueron contabilizadas. En el caso de los conteos de conejo, especie más difícil de detectar, se empleó el factor de corrección propuesto por Palomares *et al.* (2001) con la finalidad de obtener una estima más realista. Las densidades para cada territorio (ambos radios) y año fueron calculadas dividiendo el número de presas localizadas entre la superficie total censada (ver capítulo 4 para más detalles metodológicos).

En otoño de 2003 (mediados de septiembre-finales de octubre) se repitieron los mismos transectos. Estos resultados se utilizaron exclusivamente para explorar su influencia en la productividad del depredador en la primavera siguiente (ver apartado 5.2.5.).

Las densidades de conejos y perdices obtenidas fueron utilizadas en varios análisis adicionales orientados a explorar las preferencias tróficas del águila perdicera en el área de estudio. En concreto, se relacionaron con la proporción de cada grupo presa en la dieta y con la diversidad trófica.

5.2.4. Respuesta funcional

Las respuestas funcionales fueron calculadas tanto para la tasa de captura (número de presas consumido) como para la tasa de depredación (proporción de la población presa consumida; Keith *et al.* 1977). Esta última se obtuvo dividiendo la tasa de captura entre el tamaño de la población de la presa (conejo o perdiz) en cada territorio (ver capítulo 4 para más detalles metodológicos). Los análisis se efectuaron considerando la densidad de presas tanto en el radio territorial mayor (4,4km) como en el menor (2,2km). De los territorios y años con suficientes datos de dieta (>20 presas; n total=18 territorios; ver resultados) no se utilizaron aquellos en los que no se contaron conejos o perdices durante los censos (ver capítulo 4 para una discusión relacionada con esto).

Para distinguir entre las respuestas funcionales tipo II y tipo III (la tipo I no fue considerada por ser poco realista para nuestro sistema de estudio), se usaron las funciones clásicas de ajuste (Holling, 1965; May, 1973). En particular, para la tasa de captura se utilizaron las siguientes ecuaciones (Angerbjörn *et al.*, 1999; Redpath & Thirgood, 1999; Sundell *et al.*, 2000; Palma *et al.*, 2006):

$$\begin{aligned} \text{Tipo II: } & y = ax/(b+x) \\ \text{Tipo III: } & y = ax^k/(b^k+x^k) \end{aligned}$$

donde y es la tasa de captura y x la densidad de presas (conejo o perdiz). Para la tasa de depredación se utilizaron las ecuaciones siguientes (Calzada, 2000):

$$\begin{aligned} \text{Tipo II: } y &= a + b/x \\ \text{Tipo III: } y &= a + b \ln x / x^2 \end{aligned}$$

donde y es la tasa de depredación y x la densidad de presas (conejo o perdiz).

La constante de saturación media a fue estimada numéricamente en cada caso. Para el ajuste de las diferentes curvas se usó el módulo de regresiones no lineales ("custom functions") de Statistica 6.0 (StatSoft Inc, 2001). Para valorar la capacidad de ajuste de cada uno de los modelos comprobados se utilizó el tamaño del efecto (valor de r en la regresión).

5.2.5. Respuesta numérica

La existencia de respuesta numérica se exploró mediante la relación entre la densidad de conejo y perdiz y la productividad del águila perdicera a escala territorial (radio de 4,4km y de 2,2km). Las comparaciones, efectuadas con cada presa por separado y con las dos en conjunto, se realizaron con las densidades encontradas en el mismo periodo reproductor (sin retardo temporal: densidades y productividad en 2002, 2003 y 2004), con las densidades encontradas un año antes (con desfase temporal de un ciclo reproductor completo: densidades en 2002, 2003 y 2004 y productividad en 2003, 2004 y 2005, respectivamente) y con las densidades en el periodo no reproductor previo a la reproducción (con desfase temporal de unos meses; densidades en periodo no reproductor de 2003 y productividad en 2004). Para este propósito se emplearon correlaciones de Pearson.

Las variaciones en la ocupación territorial no fueron analizadas debido a que no existieron durante el periodo de estudio.

5.3. Resultados

5.3.1. Dieta y éxito reproductor del depredador

La alimentación del águila perdicera en el área de estudio durante el periodo reproductor se basó en el consumo de conejo. La perdiz fue la segunda presa en importancia, seguida de cerca por las palomas. El resto de grupos presa mostraron una menor representación en dieta (Tabla 1).

La productividad media del águila perdicera durante el periodo de estudio osciló entre 1,27–1,64 pollos/pareja, según los años. El número de pollos volados en cada uno de los territorios y años se muestran en la Tabla 1.

Según la productividad registrada y la frecuencia (biomasa relativa) de conejos y perdices en la dieta del águila perdicera, la tasa de captura por unidad reproductora de águilas en los 100 días de reproducción fue de 48,7 conejos (rango: 20,2-67,2) y de 39,9 perdices (rango: 11,8-73,5; Tabla 2).

Tabla 1. Productividad (número de pollos) y frecuencia relativa (N) de conejo y perdiz en la dieta del águila perdicera durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que ésta pudo ser suficientemente estudiada. También se indica el índice de diversidad trófica (H'). En 2005 todas las parejas analizadas sacaron 2 pollos, excepto la número 10 (0 pollos).

Territorio	Año	Productividad	% Con	% O M	% Per	% Pal	% Cor	% O A	% Rep	H'	Nº de presas
T1	2002	2	35,00	3,17	30,16	15,87	4,76	6,35	6,35	1,626	63
T4	2002	1	26,47	0	23,53	14,71	11,76	8,82	14,71	1,722	34
T5	2002	1	39,39	0	9,09	30,30	15,15	3,03	3,03	1,445	33
T8	2002	0	50,00	4,00	16,00	20,00	0	10,00	0	1,321	50
T10	2002	2	38,10	0	52,38	0	0	4,76	4,76	0,996	21
T11	2002	2	41,86	2,33	23,26	0	2,33	4,65	25,58	1,370	43
T1	2003	2	33,93	2,33	33,93	10,71	5,36	5,36	8,93	1,590	56
T2	2003	2	25,93	3,70	22,22	40,74	3,70	3,70	0	1,416	27
T3	2003	1	24,62	1,54	33,85	16,92	1,54	4,62	16,92	1,584	65
T6	2003	2	8,70	4,35	13,04	52,17	0	4,35	17,39	1,394	23
T8	2003	1	62,79	2,33	27,91	2,33	0	2,33	2,33	0,999	43
T9	2003	2	26,47	0	23,53	23,53	2,94	5,88	17,65	1,609	34
T11	2003	0	50,00	0	45,45	0	0	0	4,55	0,846	22
T1	2004	2	18,75	0	40,63	21,88	9,38	3,13	6,25	1,516	32
T2	2004	2	42,86	0	26,19	21,43	0	4,76	4,76	1,334	42
T3	2004	1	23,33	0	16,67	40,00	3,33	3,33	13,33	1,500	30
T8	2004	2	34,78	10,87	43,48	8,70	0	2,17	0	1,266	46
T9	2004	2	29,03	3,23	22,58	29,03	0	6,45	9,68	1,568	31

5.3.2. Densidades de presas

La densidad media de conejo en los territorios de radio igual a 4,4km fue de 0,484 ind./ha (rango: 0,029-2,052), mientras que la de perdiz fue de 0,240 ind./ha (rango: 0,036-0,600). En el radio menor, la densidad media de conejo fue de 1,099 ind./ha (rango: 0,036-5,558) y la de perdiz de 0,218 ind./ha (rango: 0,063-0,667; Tabla 2). Las densidades medias otoñales dentro del radio mayor fueron de 0,303 conejos/ha (rango: 0,041-1,197) y 0,366 perdices/ha (rango: 0,094-1,050), mientras que en el radio pequeño fueron de 0,872 conejos/ha (rango: 0,036-4,133) y 0,640 perdices/ha (rango: 0,188-1,750).

Según las densidades primaverales de conejos y perdices obtenidas y la tasa de captura del águila perdicera sobre estas presas, la tasa de depredación media en el radio territorial mayor fue del 7,61% de la población de conejos (rango: 0,51-33,79%) y del 4,61% de la de perdices (rango: 0,57-11,00%; Tabla 2). En el radio menor, la tasa de depredación media ascendió al 18,54% en el caso de los conejos (rango: 0,75-70,86%) y al 22,44% en el de las perdices (rango: 2,45-51,27%).

Las densidades primaverales de conejo y perdiz estuvieron positivamente relacionadas entre sí en los territorios, aunque la relación sólo fue significativa considerando las densidades obtenidas dentro del radio de 4,4km ($y=0,0685\ln x+0,398$; $r: 0,56$; $n: 18$; $p<0,05$).

Tabla 2. Resultados de los censos de presas, frecuencia (biomasa relativa, B) del conejo y la perdiz en la dieta del águila perdicera, y tasas de captura y de depredación sobre el conejo y la perdiz durante el periodo reproductor (100 días) en los territorios y años en que la dieta pudo ser suficientemente estudiada.

Territorio	Año	Radio	Densidad de conejos (ind./ha) en el territorio	Nº total de conejos en el territorio	% de conejo en dieta (B)	Nº de conejos consumidos	% de la población de conejos consumido	Densidad de perdices (ind./ha) en el territorio	Nº total de perdices en el territorio	% de perdiz en dieta (B)	Nº de perdices consumidas	% de la población de perdices consumido
T1	2002	4,4km	0,14250	873,4	54,74	51,6	5,91	0,21429	1313,4	23,32	46,7	3,55
T1	2002	2,2km	0,11875	182,0	54,74	51,6	28,35	0,16667	255,5	23,32	46,7	18,27
T4	2002	4,4km	0	0	52,78	41,7	-	0,1	612,9	22,09	37,1	6,05
T4	2002	2,2km	0	0	52,78	41,7	-	0	0	22,09	37,1	-
T5	2002	4,4km	0,16286	998,2	64,45	50,9	4,18	0,03571	218,9	7,00	11,8	5,37
T5	2002	2,2km	0,38000	582,5	64,45	50,9	7,16	0	0	7,00	11,8	-
T8	2002	4,4km	1,08300	6637,7	69,03	44,0	0,77	0,40000	2451,6	10,40	14,1	0,57
T8	2002	2,2km	1,04500	1602,0	69,03	44,0	3,18	0,37500	574,9	10,40	14,1	2,45
T10	2002	4,4km	0	0	56,70	53,5	-	0,33333	1723,7	36,71	73,5	4,26
T10	2002	2,2km	0	0	56,70	53,5	-	0,16667	255,5	36,71	73,5	28,76
T11	2002	4,4km	0,22800	1397,4	71,26	67,2	4,81	0,50000	3064,5	18,64	37,3	1,22
T11	2002	2,2km	0,33250	509,7	71,26	67,2	13,18	0,45833	702,6	18,64	37,3	5,31
T1	2003	4,4km	0	0	57,87	51,6	-	0,07143	437,8	27,25	46,7	10,66
T1	2003	2,2km	0	0	57,87	51,6	-	0,08333	127,7	27,25	46,7	36,54
T2	2003	4,4km	0	0	46,31	43,7	-	0,17857	1094,5	18,69	37,4	3,42
T2	2003	2,2km	0	0	46,31	43,7	-	0,16667	255,5	18,69	37,4	14,64
T3	2003	4,4km	0,03563	218,4	45,21	35,7	16,36	0,15625	957,6	29,27	49,1	5,13
T3	2003	2,2km	0	0	45,21	35,7	-	0,06250	95,8	29,27	49,1	51,27
T6	2003	4,4km	0,04750	257,0	21,41	20,2	7,85	0,08333	450,9	15,12	30,3	6,71
T6	2003	2,2km	0,03563	54,6	21,41	20,2	36,95	0,06250	95,8	15,12	30,3	31,59
T8	2003	4,4km	2,05200	12576,7	80,52	63,6	0,51	0,45000	2758,1	16,85	28,3	1,02
T8	2003	2,2km	5,55750	8519,7	80,52	63,6	0,75	0,25000	383,3	16,85	28,3	7,38
T9	2003	4,4km	0	0	50,90	48,0	-	0,07500	387,8	21,31	42,7	11,00
T9	2003	2,2km	0	0	50,90	48,0	-	0	0	21,31	42,7	-
T11	2003	4,4km	0,62700	3842,9	69,34	54,8	1,43	0,60000	3677,4	29,68	49,8	1,35
T11	2003	2,2km	0,85500	1310,7	69,34	54,8	4,18	0,66667	1022,0	29,68	49,8	4,87
T1	2004	4,4km	0,08143	499,1	37,17	51,6	10,34	0,14286	875,6	37,93	46,7	5,33
T1	2004	2,2km	0,04750	72,8	37,17	51,6	70,86	0,12500	191,6	37,93	46,7	24,36
T2	2004	4,4km	0	0	64,41	60,7	-	0	0	18,54	37,1	-
T2	2004	2,2km	0	0	64,41	60,7	-	0	0	18,54	37,1	-
T3	2004	4,4km	0,12469	764,2	45,30	35,8	4,68	0	0	15,24	25,6	-
T3	2004	2,2km	0	0	45,30	35,8	-	0	0	15,24	25,6	-
T8	2004	4,4km	1,19700	7336,4	55,44	52,3	0,71	0,35000	2145,2	32,63	65,3	3,05
T8	2004	2,2km	1,52000	2330,2	55,44	52,3	2,24	0,08333	127,7	32,63	65,3	51,14
T9	2004	4,4km	0,02850	147,4	52,83	49,8	33,79	0,15000	775,7	19,35	38,7	4,99
T9	2004	2,2km	0	0	52,83	49,8	-	0,16667	255,5	19,35	38,7	15,16

La proporción de conejo en la dieta del águila se correlacionó positivamente con la densidad de perdiz en los territorios, aunque no ocurrió lo mismo en el caso inverso. Las frecuencias de los restantes grupos presa en la dieta estuvieron en general negativamente correlacionadas con las densidades de conejo y de perdiz, aunque sólo tres grupos (palomas, córvidos y reptiles) alcanzaron el nivel de significación mínimo en algunos casos. Particularmente interesante fue la relación negativa detectada entre la proporción de palomas en la dieta del águila perdicera y la densidad de conejo y de perdiz en los radios territoriales grandes (Tabla 3).

Tabla 3. Correlaciones de Pearson (r) entre las densidades de conejo y perdiz y la proporción (frecuencia relativa, N) en la dieta del águila perdicera de cada uno de los restantes grupos presa.

Grupo presa	Densidad de conejo		Densidad de perdiz	
	r (radio de 4,4km) (g.l.: 11)	r (radio de 2,2km) (g.l.: 8)	r (radio de 4,4km) (g.l.: 15)	r (radio de 2,2km) (g.l.: 12)
Conejo	-	-	0,729**	0,631*
Otros mamíferos	0,374 (ns)	0,110 (ns)	0,155 (ns)	-0,319 (ns)
Perdiz	0,211 (ns)	0,107 (ns)	-	-
Palomas	-0,556*	-0,433 (ns)	-0,674**	-0,472 (ns)
Córvidos	-0,381 (ns)	-0,360 (ns)	-0,558*	-0,268 (ns)
Otras aves	-0,139 (ns)	-0,227 (ns)	-0,320 (ns)	-0,195 (ns)
Reptiles	-0,573*	-0,363 (ns)	-0,181 (ns)	0,004 (ns)

ns: no significativo; *: p<0,05; **: p<0,01

Finalmente, tanto la densidad de conejos como la de perdices y la de ambas presas en conjunto en el radio mayor se relacionó negativamente con la diversidad trófica del águila perdicera (Fig. 2). Este patrón se repitió al considerar el radio territorial menor, aunque aquí el nivel de significación mínimo sólo fue superado –levemente– en la relación existente con la densidad de perdiz (r: 0,594; n: 13; p<0,05).

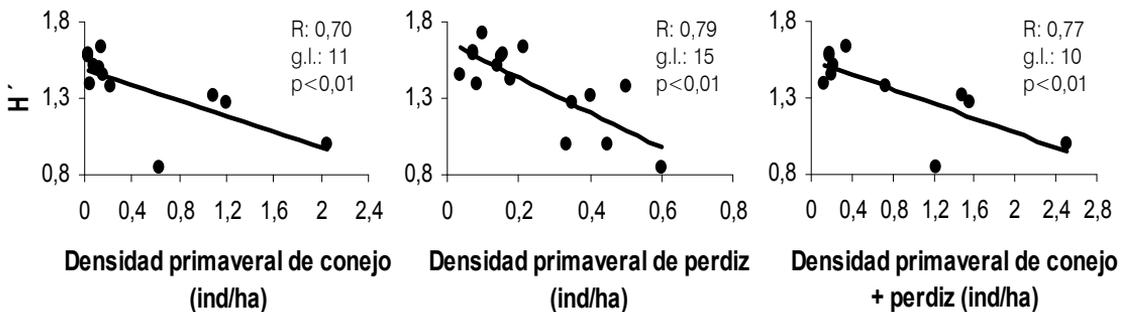


Figura 2. Relación entre la diversidad trófica del águila perdicera (H') y la densidad en el radio territorial mayor (4,4km) de conejos, perdices y ambas especies en conjunto en primavera.

5.3.3. Respuesta funcional

En relación al radio de 4,4km, el águila perdicera mostró una respuesta funcional de tipo II hacia el conejo, tanto considerando la tasa de captura como la de depredación (Fig. 3; Tabla 4). No obstante, las curvas de tipo II y tipo III obtenidas resultaron similares en su capacidad de ajuste. En el caso de la perdiz no se pudieron estimar con los datos actuales las curvas de ajuste para la tasa de captura, mientras que con la tasa de depredación el mejor modelo fue también el de tipo II (Fig. 4; Tabla 4).

En cuanto al radio menor, los datos no pudieron ser ajustados a ninguno de los dos modelos para la tasa de captura del conejo, si bien en relación a la tasa de depredación el modelo de mayor ajuste correspondió nuevamente a una respuesta funcional de tipo II (Fig. 3; Tabla 4). En el caso de la perdiz tampoco fue posible encontrar un modelo satisfactorio para la tasa de captura; en cambio, la tasa de depredación proporcionó un buen ajuste para los dos tipos de respuesta considerados, aunque de nuevo la de tipo II resultó más consistente (Fig. 4; Tabla 4).

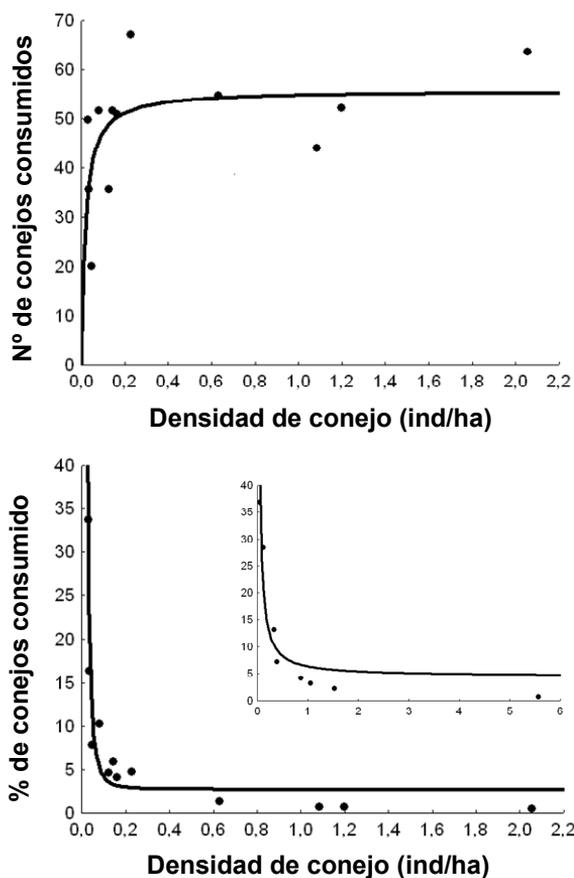


Figura 3. Respuesta funcional (tipo II) del águila perdicera hacia el conejo en primavera, en función de la tasa de captura (figura de arriba) y la tasa de depredación. Esta última se representa según las densidades de conejo obtenidas en el radio territorial de 4,4km (figura grande) y el de 2,2km (figura reducida).

Tabla 4. Resultados de los modelos de respuesta funcional del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz. Sólo se muestran los modelos significativos. En negrita se indican los modelos de mejor ajuste.

Presa	Respuesta funcional	Variable de depredación	Radio territorial	gl (regresión)	gl (total)	F	p	r
Conejo	Tipo II	Tasa de captura	4,4km	2	12	109	<0,000001	0,53
Conejo	Tipo II	Tasa de depredación	4,4km	2	12	93,38	<0,000001	0,96
Conejo	Tipo II	Tasa de depredación	2,2km	2	9	17,34	0,001943	0,84
Conejo	Tipo III	Tasa de depredación	4,4km	2	12	52,2	0,000005	0,92
Conejo	Tipo III	Tasa de depredación	2,2km	2	9	8,16	0,014821	0,7
Perdiz	Tipo II	Tasa de depredación	4,4km	2	16	31,6	0,000006	0,62
Perdiz	Tipo II	Tasa de depredación	2,2km	2	13	72,44	<0,000001	0,89
Perdiz	Tipo III	Tasa de depredación	4,4km	2	16	19,22	0,000097	0,31
Perdiz	Tipo III	Tasa de depredación	2,2km	2	13	39,43	0,00001	0,8

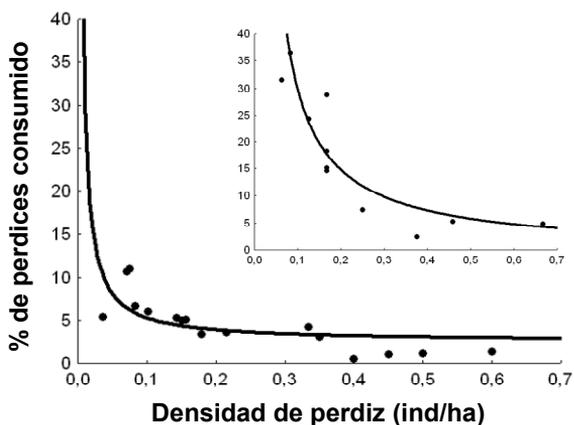


Figura 4. Respuesta funcional (tipo II) del águila perdicera hacia la perdiz en primavera, en función de la tasa de depredación y los datos de abundancia de perdiz obtenidos en los radios territoriales de 4,4km (figura grande) y 2,2km (figura reducida).

5.3.4. Respuesta numérica

No se encontró ninguna respuesta numérica del águila perdicera hacia el conejo, la perdiz o las dos presas a la vez en ninguno de los contextos espaciales (radios de 2,2km y 4,4km) y temporales (sin retardo temporal, con retardo de un año y con retardo de unos meses) analizados ($r: 0,087-0,443$; $p > 0,05$ para todos los casos).

5.4. Discusión

5.4.1. Respuesta funcional y preferencias tróficas del águila perdicera

Dada la ausencia de respuesta numérica, el potencial regulador del águila perdicera hacia sus presas en el área de estudio durante el periodo considerado descansó por completo en la respuesta funcional. De acuerdo con la primera de las predicciones efectuadas en la introducción, el águila perdicera respondió funcionalmente como un consumidor especialista en conejos, lo que significa que este depredador sería incapaz de regular las poblaciones de esta presa. La estabilización de las curvas tuvo lugar a una densidad cercana a los 0,2 conejos/ha (Fig. 3). A esas densidades, por tanto, el consumo de conejos por parte del águila perdicera llega a su máximo nivel teórico, que equivaldría a una tasa de captura de unos 55 conejos (31 adultos, 9 subadultos y 15 juveniles; ver proporciones de edades en la dieta del águila en capítulo 4) por unidad reproductiva (padres más pollos) en los 100 días del periodo reproductor. Dicho de otro modo, durante ese periodo una pareja de águilas perdiceras necesitaría para alimentarse a sí misma y a sus pollos un máximo de poco más de medio conejo diario o uno cada dos días.

La capacidad de ajuste entre un modelo de respuesta hacia el conejo de tipo II y otro de tipo III fue, no obstante, muy similar en el caso de la tasa de depredación, tanto a escala del radio territorial grande como del radio pequeño. Un mayor número de puntos en la franja de bajas densidades de conejo probablemente aclararía definitivamente el tipo de curva más adecuado para esta relación depredador-presa (Trexler *et al.*, 1988). A este respecto, los datos de los territorios no incluidos en el cálculo de la respuesta por haber dado resultado negativo en los conteos de conejo (ver Material y métodos) podrían, pese a todo, ayudar a resolver el dilema. Las tasas de captura en esos territorios (rango: 42-61 conejos, $n=9$ territorios) estuvieron dentro del rango o ligeramente por encima de las tasas de captura encontradas en los territorios con las densidades de conejos más bajas ($<0,1$ conejos/ha; rango: 20-52 conejos, $n=4$ territorios). Asumiendo que las densidades de conejos en los primeros territorios son también muy bajas ($<0,1$ conejos/ha), tanto la tasa de captura como la de depredación resultante se ajustarían bastante bien a la forma de las respuestas funcionales mostradas en la Fig. 3. Es poco probable, por tanto, que exista una fase de densodependencia directa en la respuesta funcional del águila perdicera al conejo en nuestro área de estudio, y, de haberla, estaría confinada a densidades extremadamente bajas de conejo. No obstante, aunque la información aportada por el radioseguimiento en época reproductora no fue concluyente (ver Tabla 2, Fig. 3 y discusión del capítulo 4), no es de descartar que las águilas, especialmente las que habitan en territorios pobres en presas, utilicen cazaderos fuera de los territorios circulares teóricos, lo cual distorsionaría en parte las anteriores conclusiones.

En cuanto a la perdiz, la respuesta provocada en el águila perdicera (tipo II) no coincide con lo esperado (tipo III), aunque de nuevo ambos modelos mostraron en general ajustes parecidos. Sin embargo, los datos de los territorios no considerados (aquellos en los que no se contabilizaron perdices) no permiten adivinar aquí la forma de la curva a bajas densidades de perdiz, de manera que no se puede descartar la existencia de una fase inicial de densodependencia directa. Independientemente, también parece haber en el caso de esta especie presa una estabilización de la tasa de depredación a partir de densidades en torno a las 0,2perdices/ha (Fig. 4), lo que

equivaldría a un consumo máximo por unidad reproductiva de 74 perdices a lo largo de todo el periodo reproductor (ver Tabla 2).

Bien si posteriores estudios confirman un tipo de respuesta bien si apoyan el otro, parece obvio que el águila perdicera muestra un notable grado de especialización en la perdiz. Esta circunstancia podría guardar relación con la historia evolutiva global del depredador, cuya distribución mayoritaria se da en las regiones tropicales y subtropicales de Asia (del Hoyo *et al.*, 1994; Ali & Ripley, 2001; Ferguson-Lees & Christie, 2001). El águila perdicera se encuadra taxonómicamente en el grupo de las “águilas-azor” (del Hoyo *et al.*, 1994), caracterizadas por incluir importantes cantidades de aves en general y galliformes en particular en su alimentación (por ej., Brown, 1952; 1955; Smeenk, 1974; Steyn, 1975; Debus, 1984; Nevado *et al.*, 1988; Martínez, 2002). De hecho, la propia águila perdicera parece basar su dieta en galliformes y otras aves de hábitos terrestres en aquellos ecosistemas donde no habita el conejo (Ali & Ripley, 2001; Ferguson-Lees & Christie, 2001; Izequier *et al.*, 2004), lo cual estaría en consonancia con la morfología en principio adecuada de las águilas-azor para la captura de este tipo de presas (Clouet & Goar, 1984; Parellada *et al.*, 1984). La coincidencia geográfica circunstancial con el conejo –especie probablemente mucho más abundante que cualquier otra presa potencial de similares hábitos y tamaño– en el extremo occidental de la distribución geográfica del águila perdicera, pudo haber favorecido la especialización local sobre dicha presa y consecuentemente distorsionado la posible tendencia ornitófaga de esta rapaz. Este patrón de alteración de los hábitos alimenticios “normales” parece haber sido un fenómeno común en diversas especies de depredadores ibéricos de mediano-gran tamaño (Fedriani *et al.*, 1998; Calzada, 2000; Lozano *et al.*, 2006), y es probable que incluso desencadenara la especiación del lince ibérico y el águila imperial ibérica (Ferrer & Negro, 2004). Otra explicación plausible, aunque no necesariamente excluyente, sería que la mayor vulnerabilidad de los machos de perdiz en periodo reproductor debido a su conspicuo comportamiento en celo los hiciera especialmente apetecibles a los ojos del águila perdicera (ver capítulos 2 y 4). Para discernir entre las dos hipótesis sería interesante, por tanto, contar con estudios similares a éste durante la época no reproductora, aunque la excesiva dificultad para obtener datos de alimentación de las águilas en esa estación (ver capítulos 2 y 4; obs. pers.) complica esta posibilidad. También resultaría esclarecedora la realización de trabajos exhaustivos de ecología trófica en el ámbito asiático y norteafricano, donde el conejo está prácticamente ausente.

La poca consistencia que mostraron los resultados (tanto para el conejo como para la perdiz) con las predicciones efectuadas en la introducción podría revelar la dificultad de establecer patrones claros de comportamiento en sistemas naturales como el mediterráneo, comparativamente más complejos en especies, interacciones y condiciones ambientales que los ecosistemas septentrionales donde tradicionalmente se han desarrollado los principales estudios sobre depredación.

Una llamativa consideración es que la respuesta funcional sólo se reveló o fue más consistente al considerar la tasa de depredación en lugar de la de captura. Trexler *et al.* (1988) recomiendan precisamente el uso de la tasa de depredación, ya que muestra de forma más inmediata y clara los intervalos de densodependencia positiva y negativa. Teniendo en cuenta que muchos de los estudios empíricos publicados sobre respuesta funcional la calculan en base a la tasa de captura o la frecuencia de la presa en la dieta del depredador (por ej., Redpath, 1991; O’Donoghue *et al.*, 1998; Angerbjörn *et al.*, 1999; Gil-Sánchez *et al.*, 1999a; Redpath & Thirgood, 1999; Palma *et al.*, 2006), es posible que respuestas más realistas hayan quedado habitualmente inexploradas. El notable esfuerzo que requiere realizar una estima fiable de la población presa (requisito

indispensable para el cálculo de la tasa de depredación) puede haber motivado en parte la escasez de respuestas funcionales analizadas en función de esta variable (tasa de depredación).

En consonancia con la existencia de respuesta funcional hacia ambas presas está el hecho de que, a nivel territorial, las densidades de conejo y perdiz –tanto por separado como en conjunto– estuvieron negativamente relacionadas con la diversidad trófica del águila perdicera. La teoría clásica de depredación predice que la presa preferida es aquella cuya presencia reduce la diversidad trófica del depredador (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977; Stephens & Krebs, 1986; Futuyama & Moreno, 1988). Por tanto, estos resultados sugieren que, al menos a la escala del área estudiada, conejos y perdices son presas óptimas para el águila perdicera. Los resultados alcanzados en otros estudios sugieren que esta conclusión puede también ser extrapolada a otras zonas del oeste de Europa –ya mencionamos anteriormente las consecuencias negativas de la escasez de conejo en el éxito reproductor en el norte de España (Real, 1991; Fernández *et al.*, 1998) y el sur de Francia (Cheylan, 1981)–.

La relación negativa detectada entre la abundancia de conejos y perdices y la frecuencia en la dieta del águila de la mayoría del resto de grupos presa, en conjunción con las respuestas funcionales aquí descritas, sugiere que ninguna de las otras presas es más rentable para el águila perdicera en el área de estudio que el conejo y la perdiz. Particularmente destacable fue el significativo menor consumo de palomas conforme aumentó la abundancia de conejos y perdices en los territorios. Esto coincidiría con la selección negativa hacia esta presa encontrada anteriormente en Granada (Gil-Sánchez, 1998) y las ideas expuestas en los capítulos 2 y 3 de la presente tesis, que apuntaban la posibilidad de que las palomas fueran menos apetecibles para el águila perdicera que los conejos y las perdices. La respuesta funcional de tipo II recientemente encontrada hacia las palomas por Palma *et al.* (2006) en el sur de Portugal –donde también hubo una respuesta, aunque más fuerte, del mismo tipo hacia el conejo– respondería, más que a una preferencia absoluta sobre las palomas, a la mayor escasez relativa de conejo y, sobre todo, de perdiz.

5.4.2. Respuesta numérica

La ausencia de respuesta numérica del águila perdicera hacia el conejo y la perdiz en el área de estudio coincide con los resultados de diversos trabajos efectuados previamente en Granada, en los que se analizó –con un menor esfuerzo de censo– la influencia de la abundancia de estas presas en el éxito reproductor del águila (Ontiveros & Pleguezuelos, 2000; Gil-Sánchez *et al.*, 2004). Probablemente, las densidades en Granada de conejo y perdiz son, aunque bajas en algunos territorios, en general suficientes –al menos en conjunto– para los requerimientos reproductivos del águila perdicera, circunstancia que no ocurriría en otras áreas donde la disponibilidad de estas presas es menor, como el norte de España o el sur de Francia (Blanco & Villafuerte, 1993; Martí & del Moral, 2003; Virgós *et al.*, en prensa), lugares donde sí se ha registrado un efecto negativo de la escasez de conejo en la productividad (Cheylan, 1981; Real, 1991; Fernández *et al.*, 1998). Por otro lado, la población reproductora del águila perdicera en la provincia de Granada parece encontrarse cercana a la saturación, de modo que, tras unos años de ligero incremento, apenas existen en la actualidad lugares propicios para el establecimiento de nuevos territorios (Gil-Sánchez *et al.*, 2004; Moleón & Gil-Sánchez, 2006). Esta circunstancia limitaría aún más la escasa capacidad de respuesta numérica de este depredador en el área de estudio. Además, durante el periodo de seguimiento (2002-2005) no se detectó ningún

reemplazo de individuos territoriales en los 11 territorios examinados, lo cual supone otro argumento a favor de la estabilidad poblacional del águila perdicera en la zona. No obstante, no hay que descartar que la tendencia poblacional positiva anterior estuviera facilitada en parte por una disponibilidad adecuada de presas (Gil-Sánchez *et al.*, 2004), lo cual implicaría que la escala temporal empleada en el presente estudio no es la adecuada para evaluar la respuesta numérica de una especie estratégica de la *k* como el águila perdicera.

De acuerdo con esta idea, Gil-Sánchez (2000) señaló una influencia positiva cercana a la significación estadística de la abundancia de perdiz y, sobre todo, de conejo en el adelanto de la fecha de puesta de esta rapaz en Granada, lo que significaría que estas presas contribuirían de forma notable a la mejora del estado fisiológico de las hembras previo a la puesta (Dijkstra *et al.*, 1982; Korpimäki, 1987; Newton, 1979, 1998). Este fenómeno podría conducir al incremento del éxito reproductor individual a largo plazo, lo cual podría interpretarse como una forma de respuesta numérica.

Es probable también que la escala espacial no sea la más apropiada para examinar la respuesta numérica de una especie territorial. Efectivamente, la heterogeneidad en la densidad y el éxito productivo del águila perdicera parece acontecer a escalas espaciales mayores (Real *et al.*, 1996; Real & Mañosa, 1997); recientes trabajos sobre diferencias en la reproducción y la densidad asociadas a procesos de competencia intra e interespecífica revelaron la existencia de importantes variaciones en distintas áreas geográficas (provincias; Carrete *et al.*, 2005; Carrete *et al.*, 2006). De este modo, es posible que a escalas más amplias a la utilizada por nosotros pueda encontrarse una relación entre la abundancia de conejos/perdices y distintas variables demográficas del águila perdicera.

Finalmente, la importancia de estas dos especies presa no parece circunscribirse a la porción reproductora de la población de águilas perdiceras, sino que también se ha comprobado su influencia, en especial del conejo, en la regulación de la longitud del periodo de dependencia juvenil en Andalucía occidental (Mínguez *et al.*, 2001) y en la selección de las áreas de asentamiento temporal en el noreste (Mañosa *et al.*, 1998) y el suroeste de España (Balbontín, 2005). Estos dos últimos representarían ejemplos de respuesta numérica de la población flotante de este depredador hacia estas presas.

5.4.3. Síntesis y conclusiones

En el área de estudio el águila perdicera respondió funcional, aunque no numéricamente, hacia el conejo y la perdiz. Además, estas dos especies presa parecieron ser las más importantes a nivel local para este depredador. Aunque estos resultados fueron obtenidos en un área relativamente reducida, hay pruebas a favor de que el patrón encontrado se reproduzca en otros lugares de la distribución europea de este depredador. Aún así, es probable que un estudio comparativo de la demografía del águila perdicera a gran escala revelara una respuesta numérica, de forma que se podría predecir una menor distancia entre parejas y una mayor producción de pollos en aquellas áreas con mayor disponibilidad de conejos y perdices.

Bajo los resultados obtenidos en este capítulo subyacen diversas implicaciones de cara a la conservación de esta ave de presa. Por un lado, la escasa rentabilidad de las palomas respecto al conejo y la perdiz supone una adversidad para las águilas que ocupan territorios pobres en estas dos presas, contratiempo que, como ya se ha dicho

anteriormente, puede desembocar en consecuencias demográficas negativas (Cheylan, 1981; Real, 1991, Fernández *et al.*, 1998). Así, las parejas que basan su alimentación en palomas tendrían una dieta subóptima respecto a las que lo hacen en conejos y/o perdices (ver también capítulo 3), con lo que los esfuerzos de conservación destinados a incrementar las densidades de estas especies son deseables en aquellos hábitats donde sean escasas.

Por otro lado, el águila perdicera parece tener, cuando menos, una baja capacidad reguladora sobre las poblaciones de estas dos especies presa, a lo que hay que sumar el moderado potencial como factor limitante (capítulo 4). Por consiguiente, la percepción de una parte representativa del colectivo cinegético del sur de España de que la presencia de esta rapaz es incompatible en general con sus intereses económicos (Gil-Sánchez *et al.*, 1999b; obs. pers.) parece carecer de argumentos sólidos. Este escenario es aún más evidente cuando se considera el consumo máximo de conejos y perdices calculado a partir del punto de estabilización de las respuestas funcionales (ver más arriba). En el peor de los casos, un coto de caza que incluyera la totalidad del área de campeo de una pareja de águilas perdiceras vería reducida su bolsa de caza en un máximo de únicamente 55 conejos y 74 perdices a lo largo de todo el periodo reproductor (cuando las necesidades alimenticias por territorio son mayores). Considerando el espaciamiento de los territorios de este depredador en la población granadina (una de las más densas de Europa) y el tamaño medio de los cotos en el área de estudio (850ha), la materialización de este extremo sería altamente improbable o, cuando menos, reveladoramente puntual. Aún así, no puede descartarse que este impacto en época reproductora repercutiera significativamente, debido a la eliminación de individuos reproductores, en la reducción de la bolsa de caza previa al periodo de caza. Este supuesto, no obstante, sería prácticamente despreciable en el caso del conejo, dado su elevado potencial reproductor.

En otras zonas con menores densidades de presas cabe, sin embargo, la posibilidad de que el bajo potencial de impacto mostrado por el águila perdicera sea suficiente por sí sólo o en conjunción con otros depredadores para dejar a conejos y perdices sumidos en el denominado “pozo de la depredación” (Newton, 1998), sin capacidad para recuperarse de fuertes declives provocados por otros factores, ya que una de las propiedades clásicamente atribuidas a los depredadores especialistas es la de alargar las fases de bajas densidades en aquellas poblaciones presa con dinámicas cíclicas (Hanski *et al.*, 1991; Turchin & Hanski, 1997). Por otra parte, este escenario insinúa la particular mayor dificultad de aislar el efecto de un depredador sobre sus presas en medios como el mediterráneo, donde existe una amplia gama de depredadores que pueden actuar sinérgicamente. Esto significaría un argumento adicional a la necesidad de implementar estudios sobre depredación en ecosistemas complejos. En relación a estos posibles futuros estudios, sería especialmente valioso tener en cuenta la tasa de depredación en lugar de otros parámetros (tasa de captura, frecuencia de la presa en dieta, etc.) a la hora de investigar las respuestas funcionales.

Finalmente, el declive de las poblaciones europeas de conejo causado por la mixomatosis y la neumonía hemorrágica vírica (NHV; Fa *et al.*, 1999; Fenner & Fantini, 1999; Calvete, 2006; Virgós *et al.* en prensa) supondría un motivo de preocupación añadido, dado que los depredadores especialistas –tal y como ha resultado ser el águila perdicera con el conejo– son más vulnerables ante la escasez de su presa preferida que los generalistas por tener más dificultades para aprovechar otros recursos (Turchin, 2003; Ferrer & Negro, 2004). Afortunadamente para el águila perdicera, también responde de manera aparente hacia la perdiz, con lo que esta presa podría amortiguar en parte el efecto de la caída del conejo. Aunque en el área estudiada el

consumo de una presa no fue sustituido por el de la otra ($r: 0,170$; $n: 18$; $p > 0,05$), esto pudo estar motivado por la asociación mostrada a nivel local entre ambas presas (ver Resultados), lo cual, a su vez, pudo estar relacionado con una similar selección del hábitat por parte de las dos especies. Sin embargo, en zonas hipotéticas donde la disminución del conejo fuese más patente y no estuviera acompañada de una baja densidad de perdiz, esta última especie sería potencialmente susceptible de sufrir un fenómeno de hiperdepredación (Courchamp *et al.*, 2000) por parte del águila que podría inducir consecuencias negativas en sus poblaciones.

5.5. Bibliografía

- Ali, S., Ripley, S.D. 2001. *Handbook of the Birds of India and Pakistan. Vol 1. Divers to Hawks*. Oxford University Press. New Delhi.
- Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals of Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarctic Ecol.*, 8: 285-298.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Erlinge, S. 1999. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *J. Anim. Ecol.*, 68: 34-49.
- Balbontín, J. 2005. Identifying suitable habitat for dispersal in Bonelli's eagle: An important issue in halting its decline in Europe. *Biol. Conserv.*, 126: 74-83.
- Blanco, J.C., Villafuerte, R. 1993. *Factores ecológicos que influyen sobre las poblaciones de conejos. Incidencia de la enfermedad hemorrágica*. Informe técnico. TRAGSA.
- Boveng, P.L., Hiruki, L.M., Schwartz, M.K., Bengtson, J.L. 1998. Population growth of Antarctic fur seals: limitation by a top predator, the leopard seal? *Ecology*, 79: 2863-2877.
- Brown, L.H. 1952. On the biology of the large birds of prey of the Embu District, Kenya Colony. *Ibis*, 94: 577-620.
- Brown, L.H. 1955. Supplementary notes on the biology of the large birds of prey of the Embu District, Kenya Colony. *Ibis*, 97: 183-221.
- Calvete, C. 2006. Modeling the effect of population dynamics on the impact of rabbit haemorrhagic disease. *Conserv. Biol.*, 20: 1232-1241.
- Calzada, J. 2000. *Impacto de depredación y selección de presa del lince ibérico y el zorro sobre el conejo*. Tesis doctoral. Universidad de León. León.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Martínez, J.E., Sánchez, M.A., Calvo, J.F. 2002. Factors influencing the decline of a Bonelli's eagle *Hieraetus fasciatus* population in southeastern Spain: demography, habitat or competition? *Biodivers. Conserv.*, 11: 975-985.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J.F., Lande, R. 2005. Demography and habitat availability in territorial occupancy of two competing species. *Oikos*, 108: 125-136.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Tella, J.L., Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M. 2006. Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos*, 112: 680-690.
- Cheyran, G. 1981. Sur le rôle déterminant de l'abondance des ressources dans le succès de reproduction de l'Aigle de Bonelli *Hieraetus fasciatus* en Provence. *Rapaces Méditerranéens*, 1: 95-99.
- Clouet, M., Goar, J.L. 1984. Relation morphologie-ecologie entre l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et l'aigle de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*). Espèces sympatriques dans le midi de la France. *Rapaces Méditerranéens*, 2: 109-119.
- Consejería de Medio Ambiente. 2006. *Programa de Actuaciones para la Conservación del Águila Perdicera en Andalucía*. Informe técnico. Egmasa-Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Jaén.
- Courchamp, F., Langlais, M., Sugihara, G. 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *J. Anim. Ecol.*, 69: 154-164.

- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe and the Middle East and North Africa*. Oxford University Press. Oxford.
- Debus, S.J.S. 1984. Biology of the Little Eagle on the Northern Tablelands of New South Wales. *Emu*, 84: 87-92.
- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. (eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New Vultures to Guineafowl*. Lynx Editions. Barcelona.
- Dijkstra, C., Vuursteen, L., Daans, S., Masman, D. 1982. Clutch size and laying date in the Kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. *Ibis*, 124: 210-213.
- Erlinge, S., Goransson, G., Hansson, L., Hogstedt, G., Liberg, O., Von Nilsson, I., Schantz, T., Sylven, M. 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos*, 50: 347-352.
- Fa, J.E., Sharples, C.M., Bell, D.J. 1999. Habitat correlates of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) distribution after the spread of RVHD in Cádiz province, Spain. *J. Zool.*, 249: 83-96.
- Fedriani, J.M., Ferreras, P., Delibes, M. 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *J. Zool.*, 245: 214-218.
- Fenner, F., Fantini, B. 1999. *Biological Control of Vertebrate Pests. The History of Mixomatosis – an Experiment in Evolution*. CABI Publishing. Wallingford.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. 2001. *Rapaces del Mundo*. Barcelona. Omega.
- Fernández, A., Román, J., de la Torre, J.A., Ansola, L.M., Santa María, J., Ventosa, R., Román, F., Palma, C. 1998. *Demografía y conservación de una población de Águila Perdicera* *Hieraaetus fasciatus en declive*. Pp. 305-322. En: Meyburg, B.U., Chancellor, R.D., Ferrero, J.J. (eds.): *Holarctic Birds of Prey. Proceedings of an International Conference*. ADENEX-WWGBP. Calamonte. España.
- Ferrer, M., Negro, J.J. 2004. The near extinction of two large European predators: super specialists pay a price. *Conserv. Biol.*, 18: 344-349.
- Fráguas, B., Real, J., Mañosa, S. 2001. Are there home range interactions between golden eagle (*Aquila chrysaetos*) and Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*)? Results from a radio-tracking study in NE Portugal. *Abstracts of the 4th Eurasian Congress on Raptors, Raptor Research Foundation. Seville. Spain*. 67-68.
- Futuyma D.J., Moreno G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 207-233.
- Gil-Sánchez J.M. 1998. Selección de presa por el Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante el periodo de nidificación en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 45: 151-160.
- Gil-Sánchez J.M. 2000. Efecto de la altitud y la disponibilidad de presas en la fenología de puesta del Águila-azor Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Granada (SE de España). *Ardeola*, 47: 1-8.
- Gil-Sánchez, J.M., Valenzuela, G., Sánchez, J.F. 1999a. Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriol.*, 44: 421-428.
- Gil-Sánchez J.M., Molino F., Valenzuela G. 1999b. Distribución y estatus de las aves rapaces (Falconiformes y Estrigiformes) de la provincia de Granada. *Zoologica Baetica*, 10: 15-48.
- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Hanski, I., Korpimäki, E. 1995. Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator-prey interaction. *Ecology*, 76: 840-850.
- Hanski, I., Hansson, L., Henttonen, H. 1991. Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle. *J. Animal Ecol.*, 60: 353-367.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.*, 91: 292-320.
- Holling, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Entomol. Soc. Can. Mem.*, 45: 1-60.

- Iezekiel, S., Bakaloudis, D.E., Vlachos, C.G. 2004. *The diet of the Bonelli's eagle Hieraaetus fasciatus, in Cyprus*. Pp. 581-587. En: Chancellor, R.D., Meyburg, B.U. (eds.): *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME.
- Keith L.B., Todd A.W., Brand C.J., Adamcik R.S., Rusch D.H. 1977. An analysis of predation during a cyclic fluctuation of snowshoe hares. *XIII International Congress of Game Biologists*: 151-175.
- Korpimäki, E. 1987. Clutch size, breeding success and brood size experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of hypothesis. *Ornis Scand.*, 18: 277-284.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K. 1998. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology*, 79: 1448-2455.
- Krebs, C.J. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Res.*, 29: 1-10.
- Krebs, C.J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., Dale, M.R.T., Martin, K., Turkington, R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269: 1112-1115.
- Lindén H., Wikman M. 1983. Goshawk predation on tetraonids: availability of prey and diet of the predator in breeding season. *J. Animal Ecol.*, 52: 953-968.
- Lindtrom, E., Andren, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hornfeldt, B., Laderberg, L., Lemnell, P., Martinsson, B., Skold, K., Swenson, J. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation and prey populations. *Ecology*, 75: 1042-1049.
- Lozano, J., Moleón, M., Virgós, E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber 1775, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *J. Biogeogr.*, 33: 1076-1085.
- Macdonald, D.W., Mace, G.M., Barretto, G.R. 1999. The effects of predators on fragmented prey populations: a case study for the conservation of endangered prey. *J. Zool.*, 247: 487-506.
- Mañosa, S., Real, J., Codina, J. 1998. Selection of settlement areas by juvenile Bonelli's eagle in Catalonia. *J. Raptor Res.*, 32: 208-214.
- Marcström, V., Engren, E., Kenward, R.E. 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *J. Animal Ecol.*, 57: 859-872.
- Martí, R., del Moral, J.C. (eds.) 2003. *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. DGCN-SEO.
- Martínez, J. E. 2002. *Ecología del Águila Calzada (Hieraaetus pennatus) en ambientes mediterráneos*. Tesis doctoral, Universidad de Murcia. Murcia.
- May, R. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology*, 75: 478-488.
- Mínguez, E., Angulo, E., Siebering, V. 2001. Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.*, 35: 228-234.
- Moleón, M., Gil-Sánchez, J.M. 2006. *El águila perdicera en Granada*. Pp. 37-40. En: del Moral, J.C. (ed.): *El águila perdicera en España. Población en 2005 y método de censo*. SEO/Birdlife. Madrid.
- Murdoch, W.W., Oaten, A. 1975. Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.*, 9: 2-131.
- Nevado, J.C., García, L., Oña, J.A. 1998. Sobre la alimentación del Águila Calzada (*Hieraaetus pennatus*) en las sierras del Norte de Almería en la época de reproducción. *Ardeola*, 35: 147-150.
- Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*. T & A D Poyser. London.
- Newton I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press. London.
- Nielsen O.K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *J. Animal Ecol.*, 68: 1034-1050.
- O'Donoghue, M., Boutin, S., Krebs, C.J., Zuleta, G., Murria, D.L., Hofer, E.J. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*, 79: 1193-1208.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M. 2000. Influence of prey densities in the distribution and breeding success of Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*): management implications. *Biol. Conserv.*, 93: 19-25.

- Palma, L., Beja, P., Pais, M., Cancela da Fonseca, L. 2006. Why do raptors take domestic prey? The case of Bonelli's eagle and pigeons. *J. Applied Ecol.*, 43: 1075-1086.
- Palomares, F., Delibes, M., Revilla, E., Calzada, J., Fedriani, J.M. 2001. Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain. *Wildlife Monogr.*, 148: 1-36.
- Parellada, X., de Juan, A., Alemany, O. 1984. Ecología de l'aliga cuabarrada (*Hieraaetus fasciatus*): factors limitants, adaptacions morfològiques i ecològiques i relacions interespecífiques amb l'aliga daurada (*Aquila chrysaetos*). *Rapaces Mediterràneas*, 2: 121-141.
- Pyke, G.H., Pulliam, R., Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- Real, J. 1991. *L'aliga perdiguera Hieraaetus fasciatus a Catalunya: status, ecologia tròfica, biologia reproductora i demografia*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Real J. 1996. Biases in diet study methods in the Bonelli's eagle. *J. Wildlife Manage.*, 60: 632-638.
- Real, J. 2004. *Águila-Azor Perdicera, Hieraaetus fasciatus*. Pp. 154-157. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J.C. (eds.): *Libro Rojo de las Aves de España*. DGB-SEO/Birdlife.
- Real, J., Mañosa, S. 1997. Demography and conservation of western European Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* populations. *Biol. Conserv.*, 79: 59-66
- Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1996. *Estatus, demografía y conservación del águila perdicera (Hieraaetus fasciatus) en el Mediterráneo*. Pp. 83-90. En: Muntaner, J., Mayol, J. (eds.): *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas*. SEO/Birdlife.
- Redpath S.M. 1991. The impact of hen harriers on red grouse breeding success. *J. Appl. Ecol.*, 28: 659-671.
- Redpath S.M., Thirgood S.J. 1999. Numerical and functional responses in generalist predators: hen harriers and peregrines on Scottish grouse moors. *J. Anim. Ecol.*, 68: 879-892.
- Reid, D.G., Krebs, C.J., Kenney, A. 1995. Limitation of collared lemming population growth at low densities by predation mortality. *Oikos*, 73: 387-398.
- Sanz, A., Minguéz, E., Anadón, J.D., Hernández, V.J. 2005. Uso heterogéneo del espacio en tres territorios de reproducción del Águila-azor perdicera (*Hieraaetus fasciatus*). *Ardeola*, 52: 347-350.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 2: 369-404.
- Sinclair, A.R.E., Pech, R.P. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos*, 75: 164-173.
- Smeenk, C. 1974. Comparative ecological studies of some East African birds of prey. *Ardea*, 62: 1-97.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal population. *J. Animal Ecol.*, 18: 1-35.
- StatSoft Inc. 2001. *STATISTICA® for Windows. Versión 6.0. (computer program)*. StatSoft Inc. Tulsa, Okla.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Steyn, P. 1975. Observations on the African Hawk Eagle. *Ostrich*, 46: 87-105.
- Sundell, J., Norrdahl, K., Korpimäki, E., Hanski, I. 2000. Functional response of the least weasel, *Mustela nivalis nivalis*. *Oikos*, 90: 501-508.
- Tapper, S.C., Potts, G.R., Brockless, M.H. 1996. The effect of an experimental reduction in predator pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *J. Applied Ecol.*, 33: 965-978.
- Tellería J.L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raíces. Madrid.
- Trexler, J.C., McCulloch, C.E., Travis, J. 1988. How can be the functional response best be determined? *Oecologia*, 76: 206-214.
- Turchin, P. 2003. *Complex population dynamics. Monographs in Population Biology*. Princeton University Press. Princeton.
- Turchin, P., Hanski, I. 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *Am. Nat.*, 149: 842-874.

- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Lozano, J. (en prensa) Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodivers. Conserv.*
- Weaver, W., Shannon, C.E. 1949. *The mathematical theory of communication*. Illinois Univ. Press.

6



Hiperdepredación a gran escala
sobre la perdiz mediada por una
EJE del conejo

Moleón, M., Almaraz, P., Sánchez-Zapata, J.A.

Agradecemos los certados comentarios efectuados por E. Virgós y C. Calvete sobre una versión previa del manuscrito.



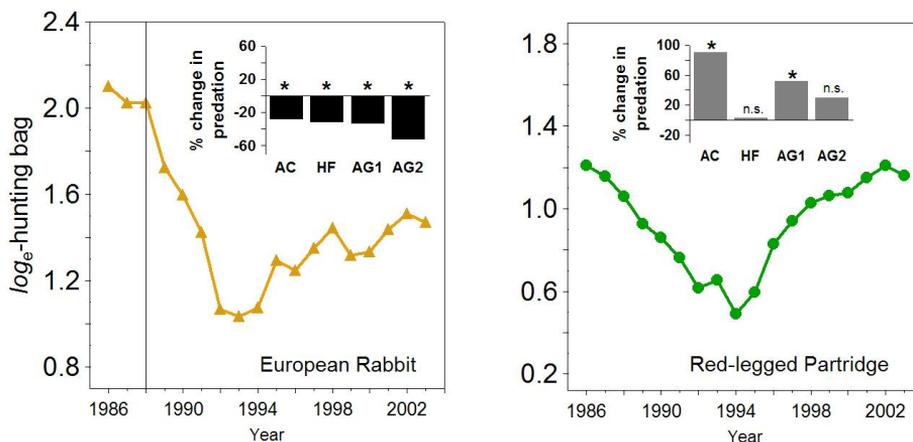


Figura 2.

Series temporales de los registros de caza (\log_e transformados y corregidos por el esfuerzo de caza) para el conejo y la perdiz roja en España continental. La línea vertical en la figura de la izquierda indica el momento de la irrupción epidémica de la NHV. La figura pequeña en el interior de cada diagrama muestra los cambios en la intensidad de depredación provocados por la NHV, definidos como el porcentaje de cambio en la frecuencia relativa de cada especie en la dieta de los tres principales depredadores compartidos. *: $p < 0,005$; n.s.: no significativo; AC: águila real; HF: águila perdicera; AG1: azor común en áreas escasamente forestadas; AG2: azor común en áreas abundantemente forestadas.

Figure 2.

Time series of the \log_e -transformed hunting bag records for the European Rabbit and Red-legged Partridge in continental Spain, corrected for hunting effort. The vertical line in the figure denotes the temporal location of the RHD outbreak. Within each graph, the small figure shows the change in predation after the RHD outbreak, defined as the percentage shift in the relative abundance of each species in the diet of three major shared predators. * $P < 0.05$; n. s. = non-significant. AC represents the golden eagle; HF, Bonelli's eagle; AG1, northern goshawk in scarcely forested areas; AG2, northern goshawk in heavily forested areas.



La hiperdepredación es un mecanismo escasamente documentado por el cual la introducción de una presa foránea puede causar sobreexplotación de las presas nativas mediante la acción de depredadores compartidos. En este capítulo se expone un nuevo tipo de interacción ecológica multiespecie derivado del anterior proceso que enlaza la hiperdepredación con las enfermedades infecciosas emergentes (EIE) y desencadena dinámicas sincronizadas a gran escala entre especies cruzadas. Se muestra cómo el colapso en la población de una especie presa hospedadora infectada –el conejo– induce intensidades de depredación mayores de lo normal sobre una presa secundaria –la perdiz– por medio de los depredadores compartidos –entre otros, el águila perdicera–. Como resultado, la EIE influye tanto en la dinámica poblacional de la presa primaria hospedadora, a través de la mortalidad directa por la enfermedad, como en la presa secundaria, por medio de la hiperdepredación. Este nuevo mecanismo conformaría lo que hemos dado en llamar ‘hipótesis de la hiperdepredación mediada por EIE’.

Abstract

Large scale hyperpredation on partridge mediated by a rabbit' EIE.

Hyperpredation is a scarcely documented mechanism by which the introduction of a feral prey can cause overexploitation of native prey. We report on a novel mechanistic link between hyperpredation and emergent infectious diseases (EIDs) causing synchronic cross-species dynamics at the large scale. We show how the population collapse of an infected host prey –the rabbit– induced higher-than-normal predation intensity on a second prey –the red-legged partridge– from shared predators –the Bonelli's eagle and others–. As a result, the EID left a population dynamic fingerprint both in the primary host prey, through direct mortality from the disease, and in the secondary prey, through hyperpredation, in a process we have called 'EID-mediated hyperpredation'.



Hiperdepredación a gran escala sobre la perdiz mediada por una EJE del conejo

6.1. Introducción general

Los patógenos pueden ejercer una gran influencia en las interacciones ecológicas, desde aquellas que actúan a escala de individuo hasta las que afectan a nivel ecosistémico (Hatcher *et al.*, 2006). En particular, las enfermedades infecciosas emergentes (EIEs) están consideradas como una de las mayores amenazas para la vida silvestre en la actualidad, simbolizando un inquietante paradigma de la interacción entre humanos y biodiversidad (Daszak *et al.*, 2000). Aunque el conjunto de interacciones que son susceptibles de ser perturbadas por los patógenos es realmente diverso (Hatcher *et al.*, 2006), no hemos hecho más que empezar a entender el papel de las EIEs en la dinámica poblacional de los organismos a escalas espaciotemporales amplias (LaDeau *et al.*, 2007).

En 1988 un potente brote epidémico de neumonía hemorrágica vírica del conejo (NHV o RHD) se propagó rápidamente a lo largo de la Península Ibérica (Calvete *et al.*, 2002), en un proceso facilitado por los humanos vía translocación de los hospedadores (Villafuerte *et al.*, 1995). Esto condujo al declive e incluso a la completa extinción de numerosas poblaciones de conejo, lo que derivó en substanciales consecuencias económicas y ecológicas (por ej., Calvete *et al.*, 2002).

Este capítulo final explora, mediante el examen de las tendencias poblacionales del conejo y la perdiz roja y la alimentación de sus depredadores en la España continental, las consecuencias de la acción facilitada por los humanos de un patógeno sobre las interacciones ecológicas entre depredadores y presas.

Conejos y perdices son las especies cinegéticas de caza menor más apreciadas en España y, al mismo tiempo, son importantes presas para una diversa comunidad de depredadores, incluyendo al águila perdicera (ver capítulos 1-5) y algunas especies críticamente amenazadas (Calderón, 1977; Delibes & Hiraldo, 1981; Moleón, 2007). Debido a su semejanza en tamaño, preferencias de hábitat y comportamiento fundamentalmente terrestre (ver capítulo i), la perdiz es potencialmente una presa alternativa para los depredadores compartidos (aquellos que consumen ambas especies) cuando los conejos se vuelven escasos (Angelstam *et al.*, 1985). Aquí se muestra cómo la irrupción de la NHV tuvo consecuencias a gran escala espaciotemporal no sólo en las poblaciones de conejo a través de la mortalidad directa provocada por la enfermedad, sino también en las poblaciones de perdiz a través de la

hiperdepredación (Courchamp *et al.*, 2000) resultante del incremento en la presión ejercida por parte de los depredadores compartidos.

6.2. Historia natural del sistema y origen de la información

La neumonía hemorrágica vírica del conejo (NHV) es una enfermedad infecciosa causada por un virus y fue detectada por primera vez en España en 1988 (Villafuerte *et al.*, 1995). La NHV es altamente virulenta y afecta tanto a ejemplares adultos como a jóvenes, principalmente durante el periodo reproductor (Calvete *et al.*, 2002). La tasa de diseminación espacial de la enfermedad fue espectacularmente elevada después de haberse producido el primer brote, por lo que es muy probable que la intervención humana favoreciera el proceso mediante la accidental translocación con propósitos cinegéticos de individuos infectados (Villafuerte *et al.*, 1995). Como resultado, en un corto periodo de tiempo la epidemia causó en gran parte de la Península Ibérica numerosas extinciones locales y fragmentaciones en poblaciones de conejo originalmente nutridas y continuas (Villafuerte *et al.*, 1995; Calvete *et al.*, 2002; Virgós *et al.*, en prensa). Debido a este rápido aumento en la prevalencia y la distribución geográfica de la enfermedad, la NHV puede englobarse dentro del grupo de las enfermedades infecciosas emergentes (EIEs; Morse, 1995).

El conejo y la perdiz roja son las dos especies de caza menor más importantes en España (ver capítulo 4). Al mismo tiempo, es bien sabido que un gran número de depredadores ibéricos se alimentan simultáneamente de ambas especies (ver capítulos 1-5; Calderón, 1977; Delibes & Hiraldo, 1981; Moleón, 2007).

Con el fin de modelar las dinámicas de las poblaciones de estas dos especies presa, utilizamos las estadísticas de caza proporcionadas por el Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación de España. Los datos están disponibles libremente para las 50 provincias españolas y para el periodo comprendido entre 1986 y 2003. No obstante, el conejo es autóctono únicamente en las 45 provincias continentales, por lo que sólo se utilizó la información correspondiente a dichas áreas. Debido a que la intensidad de la caza puede afectar al número de conejos y perdices finalmente cazados (Bostford *et al.*, 1983; Cattadori *et al.*, 2003), los registros de piezas cobradas fueron divididos por el número de licencias de caza en cada año. Los datos así transformados ofrecen estimas fiables del tamaño poblacional relativo, especialmente adecuadas cuando se pretende establecer comparaciones interanuales (Cattadori *et al.*, 2003; Virgós *et al.*, en prensa). Una discusión más detallada sobre la adecuación del método puede consultarse en Virgós *et al.* (en prensa).

Para explorar el papel cuantitativo del conejo y la perdiz como presas de los depredadores ibéricos (aves rapaces y mamíferos carnívoros), se realizó una revisión bibliográfica de los trabajos publicados sobre la ecología trófica de sus potenciales depredadores (Anexos 1 y 2). En el caso del águila perdicera, se utilizó información propia inédita (ver capítulo 1). La depredación de huevos no fue considerada en esta revisión. Todos los depredadores que incluyeron >5% (frecuencia relativa) de conejo/perdiz en su dieta fueron definidos como consumidores de conejo/perdiz. Posteriormente se examinó cuáles de estos depredadores eran al mismo tiempo consumidores de conejo y consumidores de perdiz (depredadores compartidos). Finalmente, se recopiló la información disponible sobre la dieta de los tres principales depredadores compartidos (Anexo 1), comparando las cifras registradas antes

(considerando un periodo de tres años inmediatamente antes de la NHV, en la fase de alta densidad de presas) y después (considerando un periodo de seis años inmediatamente después de la NHV, en la fase de baja densidad de presas) de la irrupción de la NHV (Fig. 1). Sólo se utilizaron aquellos trabajos que efectuaron las comparaciones en el mismo ámbito geográfico. La fecha concreta de la irrupción de la NHV en cada localidad fue obtenida a partir de la literatura científica (ver capítulo 1). Este procedimiento permitió determinar el impacto de la NHV en la composición alimenticia de los principales depredadores compartidos (Fig. 1).

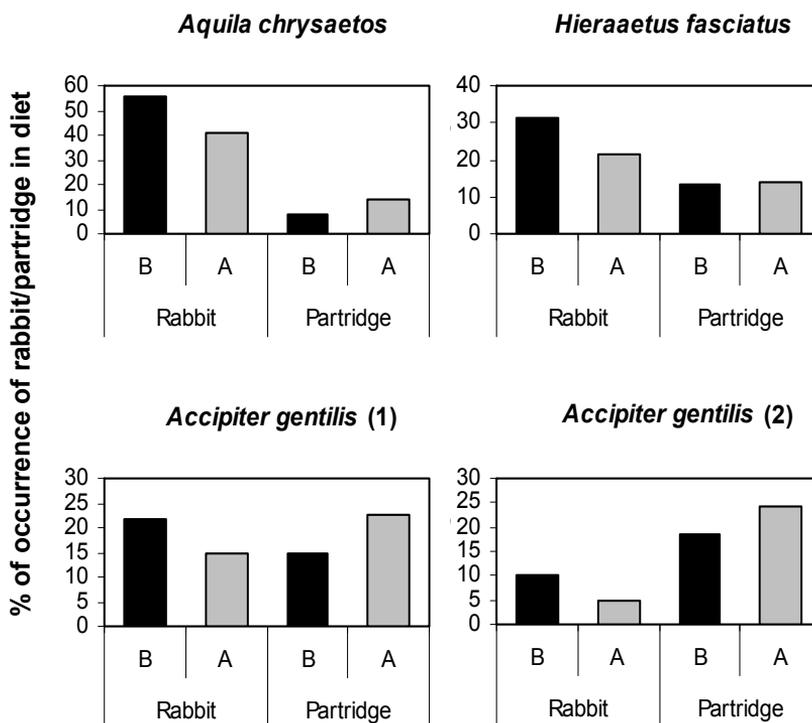


Figura 1. Comparación de la contribución del conejo y la perdiz en la dieta de los tres principales depredadores ibéricos compartidos entre antes (B) y después (A) de la irrupción de la NHV. La dieta del azor se ofrece separadamente para medios escasamente forestados (1) y fuertemente forestados (2).

La Fig. 2 muestra la evolución de la población relativa de conejos y perdices en el periodo de estudio (1986-2003) y sintetiza el porcentaje de cambio en la frecuencia de ambas presas en la dieta de cada uno de los tres principales depredadores compartidos.

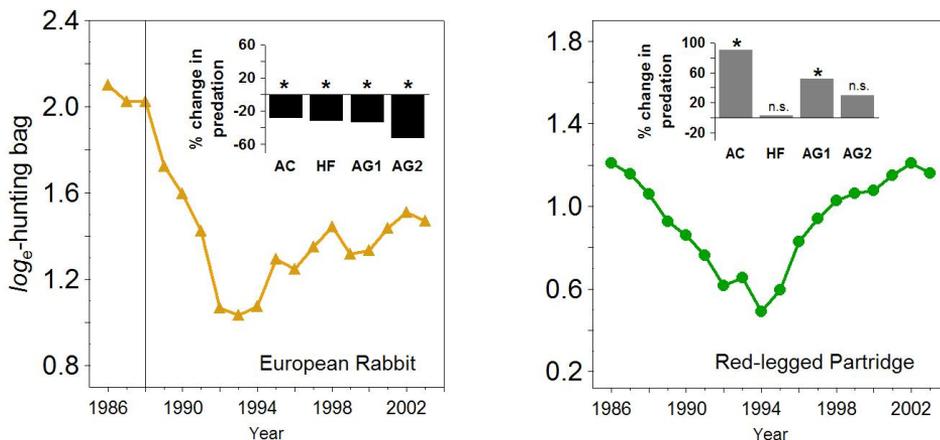


Figura 2. Series temporales de los registros de caza (\log_e transformados y corregidos por el esfuerzo de caza) para el conejo y la perdiz roja en España continental. La línea vertical en la figura de la izquierda indica el momento de la irrupción epidémica de la NHV. La figura pequeña en el interior de cada diagrama muestra los cambios en la intensidad de depredación provocados por la NHV, definidos como el porcentaje de cambio en la frecuencia relativa de cada especie en la dieta de los tres principales depredadores compartidos. *: $p < 0,005$; n.s.: no significativo; AC: águila real; HF: águila perdicera; AG1: azor común en áreas escasamente forestadas; AG2: azor común en áreas abundantemente forestadas.

6.3. La 'hipótesis de la hiperdepredación mediada por EJE'

En base a la teoría de dinámica poblacional de enfermedades infecciosas y de los efectos modelados de la NHV sobre la demografía del conejo (Calvete, 2006), es posible predecir tres fases dinámicas en la interacción existente entre la NHV y el conejo: 1) una 'fase pre-epidémica', con una elevada densidad poblacional en promedio; 2) una 'fase post-epidémica', durante la cual una gran proporción de individuos son infectados y mueren, causando así un derrumbamiento poblacional que conduce a un periodo de baja densidad. La intensidad y duración de esta fase dependen, entre otras cosas, de la tasa de propagación espacial de la enfermedad; 3) una 'fase post-inmunización', en la cual la tasa de mortalidad global decrece debido al proceso de inmunización a gran escala de los conejos, lo que provoca un retorno a niveles de densidad poblacional medios-altos. El considerable número de depredadores compartidos que soportan el conejo y la perdiz en España (Anexo 1) permite hipotetizar que la NHV podría potencialmente impactar de manera indirecta sobre la dinámica de la segunda especie a través del proceso de la hiperdepredación (por ej., Courchamp *et al.*; 2000; Roemer *et al.*, 2001). En sentido amplio, la hiperdepredación puede ser definida como el incremento en la tasa de depredación sobre una presa secundaria debido (a) a un aumento en la población del depredador causada por un aumento previo en la población de su principal presa o (b) a un abrupto descenso en la población de la presa principal (por ej., Courchamp *et al.*; 2000; Roemer *et al.*, 2001; Kristan & Boarman, 2003; Whelan *et al.*, 2003). Evidencias teóricas han puesto de manifiesto que este aumento en la presión de depredación –que no implica necesariamente muy altos, sino más bien 'mayores de lo normal' niveles de consumo–

podría ser suficiente para resultar en efectos demográficos en las poblaciones de las presas hiperdepredadas (Courchamp *et al.*, 2000), con la única condición de que el incremento en la tasa de mortalidad provocada por los nuevos niveles de depredación fuese aditivo a otras causas de mortalidad.

Esta hipótesis, que hemos denominado 'hiperdepredación mediada por EIE' ('EID-mediated hyperpredation hypothesis') es esquematizada en el Anexo 3. En resumen, después de la irrupción de la NHV, la menor disponibilidad de conejos forzó a los depredadores a dedicar una mayor atención a la perdiz, causando también así una reducción numérica en la población de esta última especie. No obstante, después de los primeros años de infección los conejos fueron probablemente adquiriendo una progresiva inmunización con anticuerpos de la NHV (Calvete *et al.*, 2002), lo que vino acompañado subsecuentemente de una cierta recuperación en sus poblaciones. Esto podría haber liberado a la perdiz de la incrementada presión de los depredadores y provocar la paralela recuperación de las poblaciones naturales de esta especie. Por tanto, una predicción evidente de la hipótesis de la hiperdepredación mediada por EIE sería una correlación cruzada significativa entre las dinámicas poblacionales de ambas especies.

6.4. Modelado de las dinámicas poblacionales y correlación cruzada entre especies

Con objeto de examinar la correlación cruzada en la dinámica poblacional de ambas especies presa, se empleó un modelo log-lineal (modelo de Gompertz) que analizó la evolución temporal de la abundancia de cada especie (Dennis *et al.*, 2006). El efecto del error muestral durante la estimación de parámetros fue controlado mediante el uso de una aproximación en espacio de estados (Dennis *et al.*, 2006; Durbin & Koopman, 2001). En ésta aproximación, el proceso ecológico estudiado –la dinámica poblacional en el tiempo– se analiza mediante un modelo para estados latentes (parcialmente observados) indirectamente vinculado a los datos mediante un segundo modelo de observación (ver Durbin & Koopman, 2001). Sea $\mathbf{X}^T = [X_1, X_2, \dots, X_T]$ el vector que representa la serie temporal de las abundancias poblacionales X_t transformadas logarítmicamente, dicho vector contiene además la serie de abundancias ocultas o latentes, que representan los estados del sistema. La ecuación de estados que describe la evolución temporal de ésta secuencia puede ser escrita como

$$\begin{aligned}\hat{X}_t &= X_{t-1} + \alpha + bX_{t-1} \\ \hat{X}_t &\sim \mathcal{N}(X_t, \sigma^2)\end{aligned}\quad (1)$$

donde \hat{X}_t es la abundancia poblacional predicha con un paso temporal (1 año en este caso). La predicción se obtiene de una distribución normal con la abundancia oculta en el tiempo t , X_t como la media y σ^2 como la varianza del proceso de estados de dicha distribución. Mediante una factorización del término X_{t-1} , la ecuación (1) se puede simplificar como

$$\begin{aligned}\hat{X}_t &= \alpha + \beta X_{t-1} \\ \hat{X}_t &\sim \mathcal{N}(X_t, \sigma^2)\end{aligned}\quad (2)$$

donde $\beta=(1+b)$ es el coeficiente para la densodependencia de primer orden, o densodependencia directa (Turchin, 2003; Dennis *et al.*, 2006). La ecuación (2) se denomina modelo auto-regresivo de primer orden (AR1). Dado que las abundancias ocultas, por definición, no han sido observadas, han de ser estimadas indirectamente. Para ello se vinculan a las observaciones (los datos) mediante un modelo de observación:

$$Y_t \sim \mathcal{N}(X_t, \tau^2) \quad (3)$$

donde Y_t representa el número de individuos cazado en el tiempo t y τ^2 se refiere a la varianza muestral, o error de observación. Las ecuaciones (2) y (3) representan el modelo de abundancia de Gompertz en espacio de estados (Dennis *et al.*, 2006).

Para comprobar la existencia de densodependencia retardada (Turchin, 2003), se extendió el modelo de Gompertz en espacio de estados añadiendo un retardo temporal:

$$\begin{aligned}\hat{X}_t &= \alpha + \beta X_{t-1} + \gamma X_{t-2} \\ \hat{X}_t &\sim \mathcal{N}(X_t, \sigma^2)\end{aligned}\quad (4)$$

$$Y_t \sim \mathcal{N}(X_t, \tau^2)$$

donde γ es el coeficiente para la densodependencia de segundo orden. La ecuación (4) es, por lo tanto, un modelo auto-regresivo de segundo orden (AR2).

En cada una de las dos especies presa, se usaron técnicas de Máxima Verosimilitud (ML; Dennis *et al.*, 2006) para obtener estimas de los parámetros α , β , γ y los estados ocultos en \mathbf{X}^T , así como de las varianzas de proceso (σ^2) y observación (τ^2). Se usó el Criterio de Información de Akaike (AIC; Burnham & Anderson, 1998) para comparar la bondad de ajuste del modelo de Gompertz con y sin el retardo temporal. Detalles adicionales sobre el modelado en espacio de estados pueden consultarse en Durbin & Koopman (2001) y Dennis *et al.* (2006).

Se estimó la correlación cruzada en las abundancias poblacionales de ambas especies de presa usando las estimas de Máxima Verosimilitud para los estados ocultos en \mathbf{X}^T . Dado que la interacción numérica entre las poblaciones de depredadores y presas puede dar lugar a retardos temporales en las dinámicas (ver una revisión en Turchin, 2003), los siguientes procedimientos se realizaron con las abundancias poblacionales de las presas retardadas entre sí hasta en tres años. Se realizaron dos tipos de análisis. En primer lugar, se correlacionaron directamente las estimas en \mathbf{X}^T de ambas especies. Esto proporciona estimas de correlación cruzada controlando tanto el error de proceso como el de observación, pero no el efecto de la densodependencia. En segundo lugar, se usaron los residuos de la ecuación de estado, calculados

como $\hat{X}_t - X_t$. Esto proporciona estimas de correlación cruzada controlando tanto el error de proceso como el de observación, además del efecto inducido por la densodependencia. En ambos casos, una correlación cruzada positiva es indicadora de una fluctuación sincrónica en el tiempo entre las abundancias poblacionales de ambas especies presa.

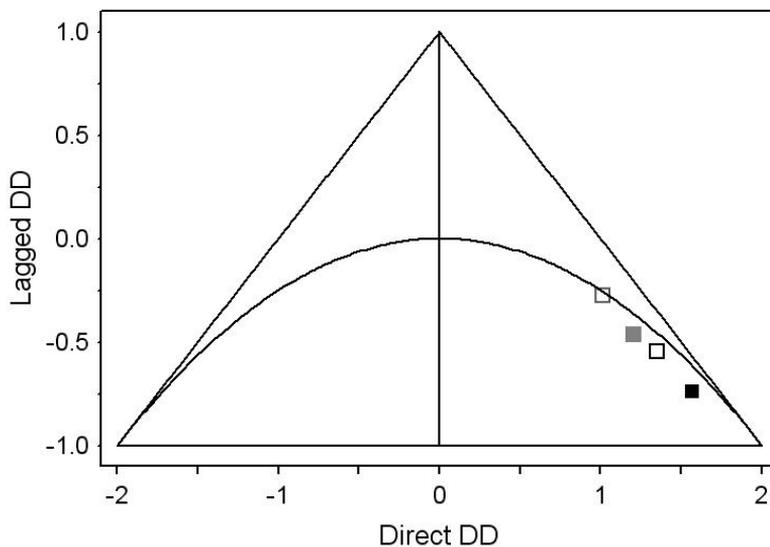
La Tabla 1 muestra las estimas de Máxima Verosimilitud para los parámetros del modelo de Gompertz en espacio de estados en el caso del conejo y la perdiz. Se muestran los valores para el modelo con y sin retardos. De acuerdo con el AIC, el modelo que incluye densodependencia retardada (representado por la ecuación 4) describe la dinámica poblacional de ambas presas algo mejor. El diagrama de Royama (Royama, 1992) sugiere, de hecho, que la dinámica asintótica de cada serie es consistente con la estabilidad atenuada (Fig. 3).

Tabla 1. Estimaciones de Máxima Verosimilitud (± 1 de error estándar) para los parámetros del modelo de Gompertz en espacio de estados simple (AR1) y con 1 retardo temporal (AR2). α : intersección del modelo; β : densodependencia de primer orden; γ : densodependencia de segundo orden; σ^2 : varianza de proceso; τ^2 : varianza muestral. El modelo que minimiza el Criterio de Información de Akaike (AIC) se seleccionó como el modelo final. Los parámetros β y γ en negrita indican significación estadística al nivel del 5%.

Especie y modelo	α (\pm SE)	β (\pm SE)	γ (\pm SE)	σ^2 (\pm SE)	τ^2 (\pm SE)	AIC
Conejo						
AR1	-0.121 (0.106)	-0.242 (0.108)	—	0.187 (0.084)	0.019 (0.036)	1.595
AR2	-0.099 (0.094)	0.208 (0.291)	-0.466 (0.243)	0.104 (0.077)	0.033 (0.040)	1.533
Perdiz						
AR1	-0.019 (0.126)	-0.139 (0.131)	—	0.261 (0.123)	0.013 (0.023)	1.564
AR2	-0.020 (0.083)	0.566 (0.274)	-0.738 (0.260)	0.103 (0.102)	0.041 (0.040)	1.374

Figura 3.

Diagrama de Royama (Royama, 1992), mostrando la dinámica del modelo de Gompertz con densodependencia retardada. Fuera del triángulo, las poblaciones tienden a la extinción, mientras que debajo de la parábola emergen ciclos multianuales. En el área entre el triángulo y la parábola el sistema exhibe estabilidad atenuada (la porción derecha) o ciclos de periodo dos (la porción izquierda). Los cuadrados sólidos representan la combinación de parámetros para el conejo (en gris) y la perdiz (en negro). Los cuadrados abiertos representan la combinación de parámetros para el mismo modelo pero ignorando el componente en espacio de estados (es decir, donde $\tau^2=0$).



Aunque la denso-dependencia de primer orden es estadísticamente significativa sólo en el caso del Conejo Europeo, al denso-dependencia retardada es significativa en la Perdiz Roja pero no en el Conejo. Por lo tanto, se usaron las estimas de estados y los residuos del modelo con retardos para modelar la correlación cruzada (Fig. 4). Como se ve en dicha figura, incluso después de controlar el efecto del error muestral, la varianza de proceso y la denso-dependencia, parecen existir fluctuaciones sincrónicas en las abundancias de ambas poblaciones de presas hasta con 1 año de retardo. No obstante, el máximo valor de correlación cruzada se encuentra en un modelo sin retardos.

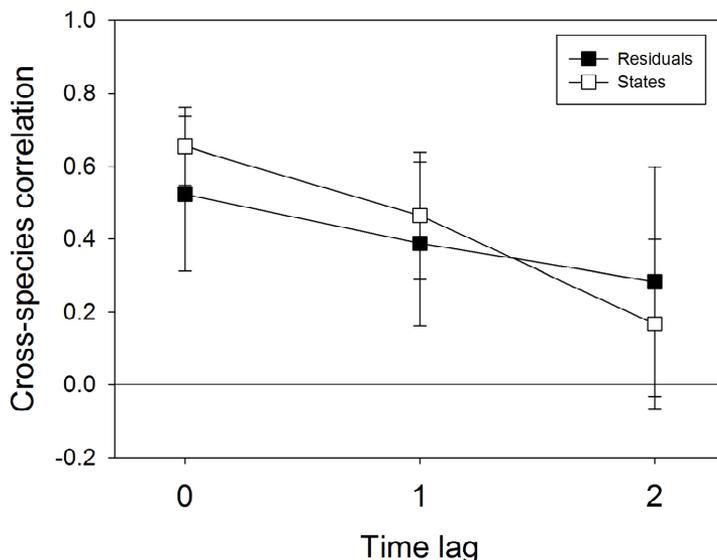


Figura 4. Coeficientes de correlación cruzada entre las series de estados ocultos (cuadrados abiertos) y las series de residuos (cuadrados sólidos) con 0, 1 y 2 retardos temporales. Se utilizaron los resultados para un modelo de Gompertz en espacio de estados con un retardo temporal. Las líneas verticales indican el intervalo de confianza del 95% para cada coeficiente.

6.5. Síntesis de resultados

El método empleado para testar, de acuerdo a diferentes retardos temporales, la sincronía de las fluctuaciones en las dinámicas poblacionales de conejos y perdices permitió controlar las tres principales fuentes de sesgo características de los procedimientos de este tipo: el error de muestreo, la variabilidad del proceso y el efecto de la densodependencia. Incluso después de tener en cuenta estas fuentes de variabilidad, los resultados apoyaron de forma robusta la correlación cruzada entre ambas especies. Aunque la prueba efectuada con un retardo de un año de la dinámica de la perdiz con respecto a la del conejo resultó significativa, el modelo de mejor ajuste fue el que no consideró retardo temporal alguno. Esto sugiere que las dinámicas de los conejos y las perdices estuvieron fuertemente interconectadas a una escala espaciotemporal grande (España continental). Evidencias empíricas sugieren que la prevalencia de la inmunidad adquirida a través de anticuerpos de la NHV incrementó a mediados de la década de 1990, al menos en algunas poblaciones locales de conejo

(Calvete *et al.*, 2002). En la representación de la serie temporal estudiada (Fig. 2) se observa un patrón de cambio muy patente después de este periodo en las dinámicas de ambas especies, lo que sugiere una intervención generalizada a gran escala del proceso de inmunización del hospedador.

Finalmente, comparamos la contribución relativa del conejo y la perdiz en la dieta de sus tres principales depredadores compartidos en diferentes puntos de España peninsular (Fig. 1; Anexo 1) entre antes y después de la irrupción de la NHV. El conejo fue la principal presa en la mayoría de los casos, pero se encontraron descensos significativos en la frecuencia relativa de esta presa en la dieta posterior a la NHV respecto a la precedente en todos los casos analizados (Fig. 2). En contraste, la contribución relativa de la perdiz en la dieta fue en general mayor después de la irrupción de la epidemia; en los casos en que el aumento no fue significativo, es necesario tener en cuenta que la disponibilidad de perdiz después de la NHV fue considerablemente más baja. Esto supondría una evidencia a favor de la hipótesis del incremento de la presión de los depredadores sobre esta especie a partir de la irrupción de la NHV del conejo (Figs. 1 y 2), delatando, además, una plausible fuerza conductora de la dinámica poblacional de la perdiz.

6.6. Discusión sintética

Utilizando datos de dos importantes especies cinegéticas, el presente estudio proporciona pruebas a favor de un mecanismo no descrito hasta el momento por el que las EIEs son capaces de alterar las interacciones depredador-presa, estableciendo una conexión entre el comportamiento individual y la dinámica global de las poblaciones. Los escasos ejemplos de hiperdepredación documentados hasta el momento señalan a la introducción de una presa foránea como el principal factor desencadenante de la sobreexplotación de una presa nativa (por ej., Courchamp *et al.*, 2000; Roemer *et al.*, 2001). Aquí proponemos un nuevo mecanismo de hiperdepredación para explicar la sincronía dinámica encontrada entre dos especies presa a escalas espaciotemporalmente amplias, caracterizado por una intensidad 'mayor de lo normal' (Courchamp *et al.*, 2000) en los niveles de depredación sobre una presa secundaria inducida por el colapso poblacional de la presa principal, colapso causado por una EIE de la que esta última especie es hospedadora (Anexo 3).

Debido a las múltiples introducciones y/o translocaciones de patógenos por parte de los humanos, una de las mayores amenazas que actualmente representan las EIEs es la extremadamente rápida e impredecible tasa de diseminación espacial de la enfermedad (Daszak *et al.*, 2000). Los resultados obtenidos en este capítulo sugieren que la 'hiperdepredación mediada por EIE', a través de la perturbación de interacciones ecológicas multiespecie, puede suponer un adicional motivo de preocupación para la conservación de la biodiversidad, en un proceso que además tiene el potencial de actuar a grandes escalas tanto espaciales como temporales y que puede ser favorecido por los humanos.

6.7. Bibliografía

Angelstam, P., Lindström, E., Widen, P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals of Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarctic Ecol.*, 8: 285-298.

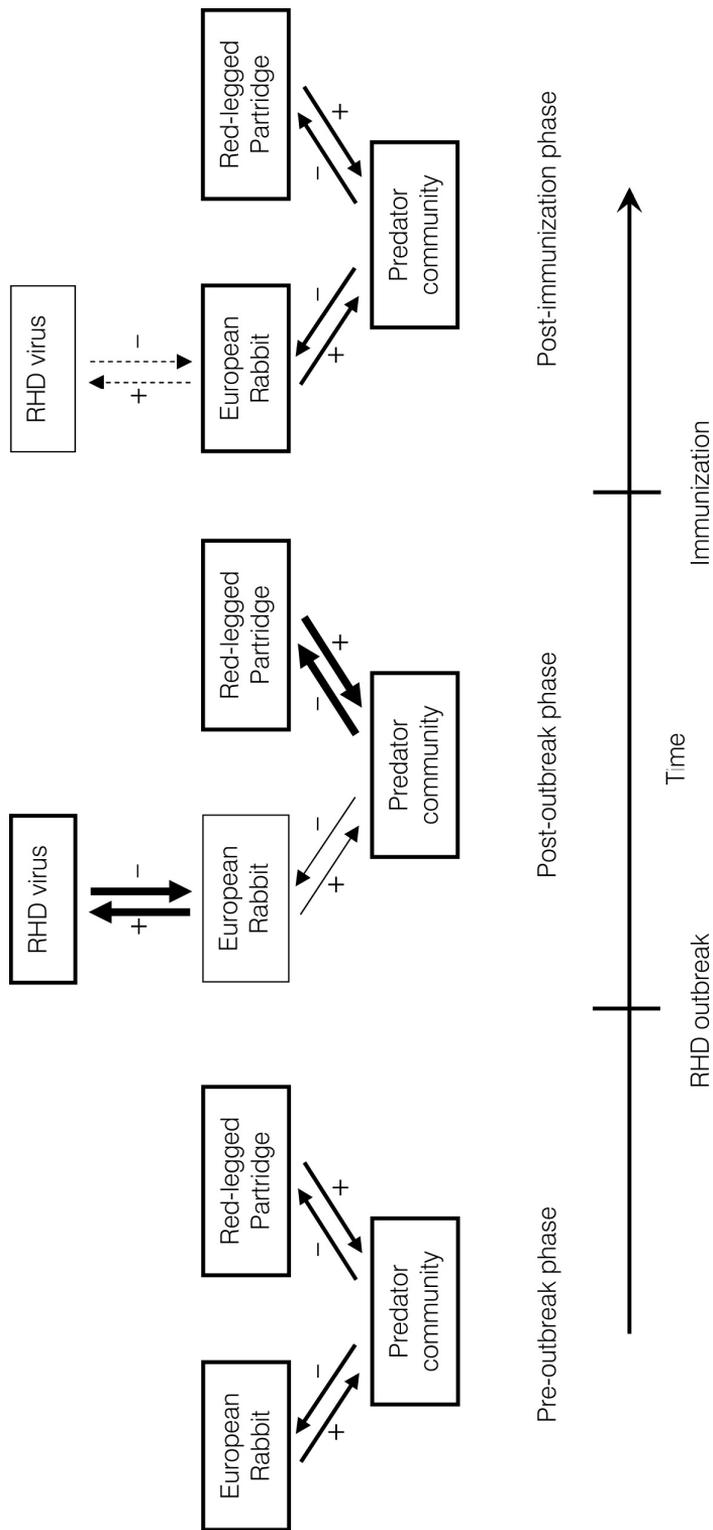
- Bostford, L.W., Methot, R.D.Jr, Johnston, W.E. 1983. Effort dynamics of the northern California Dungeness crab (*Cancer magister*) fishery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 337-346.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. New York.
- Calderón, J. 1977. El papel de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibéricos. *Doñana, Acta Vertebrata*, 4: 61-126.
- Calvete, C. 2006. Modeling the effect of population dynamics on the impact of rabbit haemorrhagic disease. *Conserv. Biol.*, 20: 1232-1241.
- Calvete, C., Estrada, R., Villafuerte, R., Osácar, J.J., Lucientes, J. 2002. Epidemiology of viral hemorrhagic disease (VHD) and myxomatosis in the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the mid-Ebro valley, Spain. *Vet. Rec.*, 150: 776-782.
- Cattadori, I.M., Haydon, D.T., Thirgood, S.J., Hudson, P.J. 2003. Are indirect measures of abundance a useful index of population density? The case of red grouse harvesting. *Oikos*, 100: 439-446.
- Courchamp, F., Langlais, M., Sugihara, G. 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *J. Anim. Ecol.*, 69: 154-164.
- Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife – Threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443-449.
- Delibes, M., Hiraldo, F. 1981. *The rabbit as prey in the Mediterranean Ecosystem*. Pp. 600-613. En: Myers, K., McInnes, C.D. (eds.): *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph, Ontario.
- Dennis, B., Ponciano, J.M., Lele, S.R., Taper, M.L., Staples, D.F. 2006. *Ecological Monographs*, 76: 323-341.
- Durbin, B., Koopman, S.J. 2001. *Time series analysis through state space methods*. Oxford University Press. Oxford.
- Hatcher, M.J., Dick, J.T.A., Dunn, S.D. 2006. *Ecol. Lett.*, 9: 1253.
- Kristan, W.B., Boarman, W.I. 2003. Spatial patterns of risk of common raven predation on desert tortoises. *Ecology*, 84: 2432-2443.
- LaDeau, S.L., Kilpatrick, A.M., Marra, P.P. 2007. West Nile virus emergence and large-scale declines of North American bird populations. *Nature*, 447: 710-713.
- Moleón, M. 2007. *El estudio del impacto de los predadores sobre las presas cinegéticas: un intento de compatibilizar caza y conservación*. Pp. 743-794. En: Barea-Azcón, J.M., Moleón, M., Travesí, R., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J.M., Tierno de Figueroa, J.M. (eds.): *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora en Ambientes Mediterráneos*. Sociedad Granatense de Historia Natural. Granada.
- Morse, S.S. 1995. Factors in the emergence of infectious diseases. *Emerg. Infect. Dis.*, 1: 7-15.
- Roemer, G.W., Coonan, T.J., Garcelon, D.K., Bascompte, J., Laughrin, L. 2001. Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Anim. Conserv.*, 4: 307-318.
- Royama, T. 1992. *Analytical Population Dynamics*. Chapman & Hall. London.
- Turchin, P. 2003. *Complex population dynamics. Monographs in Population Biology*. Princeton University Press. Princeton.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C., Lucientes, J. 1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia*, 59: 651-659.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Lozano, J. (en prensa) Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodivers. Conserv.*
- Whelan, C.J., Brown, J.S., Maina, G. 2003. Search biases, frequency-dependent predation and species co-existence. *Evol. Ecol. Res.*, 5: 329-343.

Anexo 1. Depredadores ibéricos que incluyen >5% de conejo ("consumidores de conejo") y perdiz ("consumidores de perdiz") en su dieta en al menos una localidad o época. Los depredadores compartidos aparecen en negrita. Los asteriscos indican los depredadores que consumen >20% de conejo o perdiz (Anexo 2; datos propios). Los depredadores cuya dieta fue registrada antes y después de la epidemia de NHV para una misma zona de estudio se muestran en rojo.

Consumidores de conejo (47.9% de los depredadores ibéricos)	Consumidores de perdiz (18.8% de los depredadores ibéricos)
<i>Aquila chrysaetos</i> *	<i>Aquila chrysaetos</i> *
<i>Hieraaetus fasciatus</i> *	<i>Hieraaetus fasciatus</i> *
<i>Accipiter gentilis</i> *	<i>Accipiter gentilis</i> *
<i>Circus aeruginosus</i>	<i>Circus aeruginosus</i>
<i>Hieraaetus pennatus</i> *	<i>Hieraaetus pennatus</i>
<i>Buteo buteo</i> *	<i>Buteo buteo</i>
<i>Mustela nivalis</i>	<i>Mustela nivalis</i>
<i>Mustela putorius</i> *	<i>Mustela putorius</i>
<i>Lynx pardinus</i> *	<i>Lynx pardinus</i>
<i>Milvus milvus</i> *	
<i>Milvus migrans</i> *	
<i>Aegypius monachus</i> *	
<i>Neophron percnopterus</i> *	
<i>Aquila adalberti</i> *	
<i>Bubo bubo</i> *	
<i>Strix aluco</i> *	
<i>Canis lupus</i> *	
<i>Vulpes vulpes</i> *	
<i>Martes foina</i>	
<i>Herpestes ichneumon</i> *	
<i>Meles meles</i> *	
<i>Genetta genetta</i>	
<i>Felis silvestris</i> *	

Anexo 2. Referencias bibliográficas consultadas para la elaboración del Anexo 1.

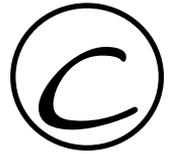
- Corbacho, C., Morán, R., Villegas, A. 2005. La alimentación del aguilucho cenizo *Circus pygargus* en relación a los usos del suelo en áreas pseudoestepáricas de Extremadura (SO Península Ibérica). *Ardeola*, 52: 3-19.
- Fernández, C. 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Rev. Ecol. Terre Vie*, 48: 323-329.
- García-Díaz, I.S. 2006. Dieta del aguililla calzada en el sur de Ávila: importancia de los passeriformes. *Ardeola*, 53: 39-54.
- Gil-Sánchez, J.M., Moleón, M., Otero, M., Bautista, J. 2004. A nine-year study of successful breeding in a Bonelli's eagle population in southeast Spain: a basis for conservation. *Biol. Conserv.*, 118: 685-694.
- Gil-Sánchez, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Bueno-Segura, J. 2006. Feeding ecology of the Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain). *Acta Theriol.*, 51: 85-90 (2006).
- Lozano, J., Moleón, P., Virgós, E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber 1775, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *J. Biogeogr.*, 33: 1076-1085.
- Mañosa, S. 1994. Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. *J. Raptor Res.*, 28: 84-92.
- Martínez, J.E., Calvo, J.F. 2005. Prey partitioning between mates in breeding booted eagles (*Hieraetus pennatus*). *J. Raptor Res.*, 39: 159-163.
- Moleón, M. 2007. *El estudio del impacto de los predadores sobre las presas cinegéticas: un intento de compatibilizar caza y conservación*. Pp. 743-794. En: Barea-Azcón, J.M., Moleón, M., Travesí, R., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J.M., Tierno de Figueroa, J.M. (eds.): *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora en Ambientes Mediterráneos*. Sociedad Granatense de Historia Natural. Granada.
- Zuberogitia, I., Martínez, J.E., Martínez, J.A., Zabala, J., Calvo, J.F., Castillo, I., Azcona, A., Iraeta, A., Hidalgo, S. 2006. Influence of management practices on nest site habitat selection, breeding and diet of the common buzzard *Buteo buteo* in two different areas of Spain. *Ardeola*, 53: 83-98.



Anexo 3. Modelo conceptual ilustrando la hipótesis de la hiperdepredación mediada por EIE. El grosor de cada flecha denota la intensidad numérica de la interacción, mientras que el grosor de cada caja representa la contribución relativa de cada especie/comunidad a la intensidad de la interacción multiespecie. Con anterioridad a la irrupción epidémica de la neumonía hemorrágica del conejo (RHD), la comunidad de depredadores se alimenta diferencialmente de cada una de las dos especies presa de acuerdo a las tendencias “naturales” de cada depredador (preferencias individuales, historia de vida, etc.) y los factores ambientales (disponibilidad de presas local, etc.). Al inicio de la epidemia de RHD, la abundancia de la especie hospedadora –al mismo tiempo la principal presa– decrece abruptamente, por lo que la intensidad de la depredación se inclina hacia la presa secundaria, causando una paralela disminución en la población de ésta. Una vez la frecuencia de hospedadores inmunizados comienza a incrementar, la intensidad de la interacción interespecífica vuelve a los niveles originales (pre-outbreak). El tamaño de las poblaciones de ambas especies presa empieza a recuperarse también en esta etapa. No obstante, una proporción de virus de la RHD puede prevalecer en la población hospedadora.



Conclusiones/Conclusions



Conclusiones

- 1 Los patrones espaciales en la dieta del águila perdicera en la mitad oeste de Europa parecen estar principalmente supeditados al patrón de distribución espaciotemporal del conejo y, en menor medida, a las características ambientales locales (territoriales) condicionantes de la presencia y abundancia de especies presa alternativas.
- 2 El águila perdicera en Europa occidental parece comportarse como un especialista facultativo sobre el conejo, de manera que prefiere esta presa cuando es relativamente abundante pero desvía su atención hacia presas alternativas cuando el conejo es demasiado escaso.
- 3 Las dietas basadas en conejo y/o perdiz parecen ser más rentables para el águila perdicera que las fundamentadas en palomas u otras especies presa propias del oeste europeo, circunstancia que podría derivar en consecuencias demográficas.
- 4 La búsqueda de parches ricos en perdices y, especialmente, conejos puede conducir a un incremento de la vulnerabilidad del águila perdicera ante amenazas de origen antrópico, particularmente en periodo no reproductor (en el caso de águilas territoriales) y en las áreas de dispersión juvenil (en el caso de águilas dispersantes).
- 5 El potencial del águila perdicera como factor limitante de conejos y perdices en la provincia de Granada (sur de España) es aparentemente muy pobre a escala poblacional, y sólo ocasionalmente podría ser relevante a nivel territorial.
- 6 El águila perdicera respondió funcionalmente (respuesta funcional de tipo II, típica de especialistas), aunque no numéricamente, hacia el conejo y la perdiz en la provincia de Granada, lo que confiere a este depredador una escasa capacidad reguladora sobre ambas especies.
- 7 La débil capacidad limitante y reguladora del águila perdicera sobre el conejo y la perdiz sugiere que el conflicto de este depredador con los intereses cinegéticos en el área de estudio es solo relevante de modo puntual. No obstante, es deseable un mayor número de estudios que determinen, entre otras cosas, en qué medida es esta depredación aditiva o compensatoria a otras causas de mortalidad.

- 8 En esta tesis se describe un nuevo tipo de interacción ecológica multiespecie, denominado 'hiperdepredación mediada por enfermedad infecciosa emergente (EIE)', que explica la sincronía dinámica a gran escala espaciotemporal entre dos especies presa diferentes. El mecanismo se fundamenta en una intensidad 'mayor de lo normal' en los niveles de depredación sobre una presa secundaria, inducida por el colapso poblacional de la presa principal –la especie hospedadora de la EIE– y ejecutada por los depredadores compartidos.
- 9 Las EIEs suponen una amenaza para la conservación de la biodiversidad a través de la perturbación de interacciones ecológicas entre depredadores y presas. En particular, pueden causar importantes declives en la población de la especie hospedadora y, de forma indirecta, afectar a la ecología trófica de los depredadores y a la dinámica poblacional de especies presa diferentes. Estos procesos tienen además el potencial de actuar a grandes escalas espaciales y temporales y de ser favorecidos por actividades de origen humano.
- 10 Los resultados de esta tesis confirman la utilidad, tanto en el ámbito ecológico como en el conservacionista, de desarrollar estudios sobre interacciones entre depredadores y presas en sistemas ecológicamente complejos, donde los múltiples depredadores y presas, así como la intervención de otros agentes como los patógenos, complican particularmente el resultado final de las interacciones ecológicas y favorecen la aparición de nuevas formas de interrelación entre especies.





Conclusions

- 1 *The geographic patterns of Bonelli's eagle diet in W Europe seem to be mainly driven by the spatio-temporal distribution pattern of rabbits and, to a lesser extent, by the local (territorial) environmental features conditioning the presence and density of alternative prey species.*
- 2 *The Bonelli's eagle in W Europe can be considered as a facultative specialist, preferring the rabbit when it is relatively abundant but shifting to other prey when the rabbit is too scarce.*
- 3 *Diets dominated by either rabbit or red-legged partridge are probably superior to those featuring a high proportion of pigeons and other prey species of W Europe. This circumstance may lead to demographic consequences in the Bonelli's eagle populations.*
- 4 *The search by eagles for partridge and, particularly, rabbit-rich patches can lead to an increase in the vulnerability of Bonelli's eagles to human-induced risks, particularly in the non-breeding season (in the case of territorial eagles) and in the juvenile dispersal areas (in the case of young birds).*
- 5 *The role of Bonelli's eagles as a limiting factor of rabbit and partridge populations in the province of Granada (southern Spain) appeared to be very low at the population level, and only occasionally relevant at the territorial scale.*
- 6 *The Bonelli's eagle showed a functional type II response (typical of specialist predators) to either the rabbit or the partridge in Granada, but did not show any numerical response. Thus, the Bonelli's eagle seemed to be barely capable of regulating the populations of both prey species, at least in the study area.*
- 7 *The potential of the Bonelli's eagle to both limit and regulate rabbit and partridge populations suggests an isolated relevance for the game-conservation conflict in the study area. However, further research is needed to ascertain, among other things, how additive or compensatory this predation pressure is compared to other mortality causes.*
- 8 *In this PhD thesis we describe a novel mechanistic link between hyperpredation and emergent infectious diseases (EIDs), causing synchronous cross-species dynamics at the large spatiotemporal scale. The mechanism of the so called 'EID-mediated hyperpredation' is based on a 'higher-than-normal' predation intensity by shared predators on the secondary prey, induced by the population collapse of the infected primary prey population.*

9 EIDs can pose a further threat to wildlife through the human-aided disruption of ecological interactions between predators and their prey at large spatial and temporal scales. In particular, EIDs can led to population crashes in the primary host prey and, indirectly, to disturb the predator's trophic ecology and the dynamics of different prey species.

10 The results obtained in the present thesis support the usefulness, either for ecologists or conservationists, of developing studies on predator-prey interactions in ecologically complex natural systems, where the high number of predators and prey species, and the intervention of other factors such as pathogens, make it difficult to predict the final result of ecological interactions and favour the emergence of new relationships among species.



Tesis doctoral
Universidad de Granada



*Interacciones ecológicas
entre depredadores y presas*

Águilas perdiceras, conejos y perdices

Marcos Moleón Paiz