



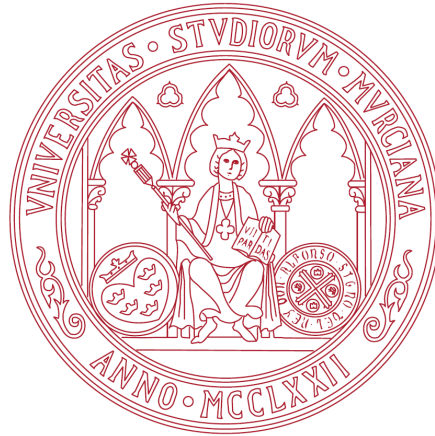
UNIVERSIDAD DE MURCIA

Departamento de Ecología e Hidrología

Estudios ecológicos de poblaciones de búho real (*Bubo bubo*) en el sureste ibérico: ocupación territorial, reproducción, supervivencia, área de campeo y estructura genética.

D. Mario León Ortega

2015



University of Murcia

Faculty of Biology

Department of Ecology and Hydrology

Program of Doctorate Biodiversity and Environmental Management

PhD Thesis

Ecological studies of Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) populations in southe-astern
Iberia: territorial occupancy, reproduction, survival, home range and genetic
structure.

Dissertation submitted by **Mr. Mario León Ortega** to obtain
the PhD degree in Ecology by the University of Murcia

Directors:

Dr. José Francisco Calvo Sendín

Dr. José Enrique Martínez Torrecillas

Murcia 2015

A mis padres y a mi hermano

A Eloy, a José Alfonso y a Tomás

Y a todos los que me han dicho alguna vez:

“He visto un búho”

TABLA DE CONTENIDOS

<i>RESUMEN</i>	<i>11</i>
<i>Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL</i>	<i>19</i>
<i>Capítulo 2: MATERIAL Y MÉTODOS GENERAL</i>	<i>43</i>
<i>Capítulo 3: OCUPACIÓN TERRITORIAL Y ÉXITO REPRODUCTOR: PARÁMETROS Y FACTORES RELACIONADOS</i>	<i>61</i>
<i>Capítulo 4: SUPERVIVENCIA: PARÁMETROS Y FACTORES RELACIONADOS</i>	<i>99</i>
<i>Capítulo 5: EFICACIA DE LAS ÁREAS PROTEGIDAS PARA LA CONSERVACIÓN DE POBLACIONES DE BÚHO REAL</i>	<i>123</i>
<i>Capítulo 6: PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN POBLACIONES MEDITERRÁNEAS DEL BÚHO REAL</i>	<i>153</i>
<i>Capítulo 7: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</i>	<i>179</i>
<i>ABSTRACT</i>	<i>193</i>
<i>CONCLUSIONS</i>	<i>201</i>
<i>AGRADECIMIENTOS</i>	<i>205</i>

RESUMEN



RESUMEN

El búho real (*Bubo bubo*) es una especie de vida larga que ocupa los niveles más elevados de la cadena trófica, siendo una de las especies más representativas de los ecosistemas mediterráneos y en particular de los ambientes semiáridos. En España y en las provincias del sureste peninsular es una especie relativamente común, que alcanza elevadas densidades en algunas localidades con ricas poblaciones de conejo, lo que ha conllevado la designación de estas zonas como áreas protegidas a nivel europeo (Zonas de Especial Protección para las Aves –ZEPA– en la Red Natura 2000).

A finales del siglo pasado el conocimiento de la ecología del búho real era relativamente escaso y los trabajos realizados han tratado diversos aspectos descriptivos de su distribución, reproducción y dieta. Casi dos décadas después no solo se ha visto incrementado la cantidad de investigaciones llevadas a cabo sino que además ha aumentado significativamente la calidad de los trabajos debido a la contribución de prestigiosos grupos de investigación. Como resultado de esta intensa actividad científica se han publicado un nutrido número de artículos en revistas científicas de prestigio internacional, entre las que cabría destacar los trabajos sobre la influencia de la estructura del paisaje en el éxito reproductor, los factores determinantes del comportamiento vocal y la comunicación visual, la organización social, el uso del espacio entre otros. Sin embargo existe escasa información sobre otros aspectos ecológicos relevantes tales como los factores influyentes en la ocupación territorial, el éxito reproductor y la supervivencia, la evaluación de la eficacia de las áreas protegidas en la conservación de poblaciones reproductoras y el estudio de la estructura genética; los cuales se analizan en los diferentes capítulos de esta memoria de Tesis Doctoral.

Especie y área de estudio

El búho real es una gran rapaz nocturna de fuerte comportamiento territorial y hábitos sedentarios. Se distribuye a lo largo de la región paleártica ocupando una amplia variedad de hábitats, desde bosques templados y boreales a terrenos de matorral mediterráneo y estepas, incluyendo desiertos arenosos y pedregosos, aunque su hábitat de caza preferido es el campo abierto. El búho real es una especie que muestra una estructura social jerárquica, en la que la monogamia prevalece socialmente mostrando un dimorfismo sexual inverso, siendo las hembras más grandes que los machos. De esta manera, cada miembro de la pareja muestra un comportamiento diferente en la reproducción, siendo las hembras las encargadas de la incubación y cuidado de los pollos nidícolas, mientras que el macho se encarga de cazar y proveer el alimento al

Resumen

nido. Además, esta especie muestra una elevada tasa reproductiva en la región mediterránea, principalmente debido a las condiciones climáticas favorables y a un elevado consumo local de conejos (*Oryctolagus cuniculus*).

El presente estudio fue realizado en un área mediterránea del Sureste de España (Región de Murcia), comprendida por dos zonas geográficas de paisaje montañoso separadas por una llanura de 40 km (zona N y zona S). Estas zonas presentan marcadas diferencias en las características de paisaje, grado de humanización y disponibilidad de conejo, la presa básica del búho real en el área de estudio. La zona N está formada por paisajes abiertos y colinas de suaves pendientes (46-646 m.s.n.m.), recubiertos por extensiones de matorral (principalmente *Rosmarinus officinalis*, *Stipa tenacissima*, etc.), reducidos rodales de pinar (*Pinus halepensis*) y de llanuras compuestas de cultivos de regadío y secano, con retazos de vegetación natural, que configura un paisaje heterogéneo. En esta zona N existen cuatro áreas protegidas y una de las poblaciones más densas de búhos real (82 territorios y densidades de 40 parejas/100 km²) supuestamente como consecuencia de una elevada disponibilidad de conejos (6 conejos/ha).

En contraste, en la zona S el relieve es abrupto (0-629 m) y su paisaje está formado por vastas extensiones de matorral y árboles dispersos, con escasos y pequeños cultivos de secano en los pies de monte. Esta zona alberga importantes extensiones de terrenos alterados por las actividades humanas, con extensas áreas de minas abandonadas que reemplazan la vegetación natural y muestran contaminación local por metales pesados. En esta zona S existen 9 áreas protegidas, que alberga una población menos densa de búhos reales (45 territorios y densidades de 20 parejas /100 km²) y presenta bajas densidades de conejos. Además, para la realización del capítulo 6, la zona S fue dividida en dos subzonas (sureste SE y suroeste SO), a causa del diferente grado de aislamiento geográfico y del grado de humanización que caracterizan estos conjuntos poblacionales

Trabajo de campo

El trabajo de campo ha sido realizado en dos periodos. Entre los años 1999 y 2005, se localizaron la mayoría de territorios y nidos mediante el empleo de una combinación de métodos de censo (escuchas nocturnas, uso de reclamos sonoros, observación directa de roquedos a distancia y búsqueda de nidos). Posteriormente, entre 2006 y 2014, los territorios detectados fueron

sistemáticamente controlados mediante la observación directa de roquedos potencialmente aptos para la especie y la inspección diurna de posaderos y nidos. En este segundo periodo, una vez localizados los nidos, estos fueron visitados cuatro veces durante el periodo reproductor (del 15 diciembre al 15 de julio) con objeto de evaluar el estado reproductor de la pareja de manera secuencial. En la primera visita se confirmó la ocupación del territorio por la pareja, en la segunda, tercera y cuarta, la incubación, el número de pollos en nido y el número de pollos volantes respectivamente.

Además en este segundo periodo, se llevó a cabo la captura y el marcaje con radio-emisores de 30 individuos adultos, con el fin de estimar su área de campeo y su tasa de supervivencia ($n = 30$). En total se realizaron 183 salidas de campo nocturnas para la localización de los individuos marcados, contabilizándose por término medio una o dos localizaciones por individuo y noche con una frecuencia semanal entre salidas. Para el análisis de supervivencia también fueron considerados 33 búhos adultos radio-marcados de una población sevillana (Sierra Norte) de similares características al área de estudio murciana. Además se tomaron medidas biométricas en adultos y pollos de 25 y 45 días con el fin de determinar la edad y el sexo (solo en adultos). A estos ejemplares se les marco individualmente con anillas metálicas y se les extrajo una cantidad de suero sanguíneo para genética y otros estudios toxicológicos no tratados en esta Tesis Doctoral. La extracción de sangre se realizó mediante la técnica de punción de la vena braquial con aguja 23 G y jeringuilla para obtener el volumen necesario para los análisis. Las muestras se conservaron en diferentes medios (etanol o heparina) y fueron congeladas a -40°C hasta su análisis.

Ocupación territorial y éxito reproductor: parámetros y factores relacionados

Se estudió la ocupación territorial y el éxito reproductor en poblaciones de búho real durante un periodo de 7 años (2006-2012) en el Sureste de España. Se usaron modelos de ocupación de múltiples estados y años para estimar las probabilidades de ocupación y éxito reproductor en esta especie, evaluando la relativa contribución de cinco tipos diferentes de variables (eventos pasados, año, hábitat, presión humana y zona) y se seleccionaron los mejores modelos en base al criterio de información de Akaike. Además, se modeló las probabilidades de detección de la ocupación y del éxito reproductor. Las estimas de probabilidad de detección de la ocupación fueron elevadas hasta la incubación, pero exhibieron tendencias opuestas conforme avanzaba el periodo reproductor (negativa en los territorios ocupados sin éxito y positiva en los territorios ocupados con éxito). En

Resumen

contraposición, las estimas de probabilidad de detección de la reproducción revelaron un fuerte incremento conforme avanzaba el periodo reproductor, principalmente en la cuarta visita cuando el nido alberga pollos crecidos (45 días de edad) y las señales indirectas de su presencia son más evidentes. Este resultado sugiere que el fracaso al inicio de la reproducción y el desarrollo de los pollos constituye un factor determinante en la probabilidad de detección de la ocupación territorial y la reproducción respectivamente.

Los mejores modelos obtenidos relacionaron la ocupación territorial y el éxito reproductor con el éxito en el suceso previo, que fue el factor más determinante en la probabilidad de reocupación y en el balance reproductor de los búhos reales en el siguiente año. El mejor modelo de ocupación reveló que la probabilidad de ocupación territorial estuvo solo condicionada por el suceso previo, lo que sugiere una posible contribución de la calidad del individuo en la decisión de ocupar un territorio y en el establecimiento de nuevas parejas reproductoras en la población. A diferencia, el mejor modelo de éxito reproductor reveló que la probabilidad de éxito estaba determinada por el factor temporal (año), el suceso previo y la irregularidad topográfica del entorno de anidamiento, que podrían relacionarse con una posible variación en la disponibilidad de alimento o abundancia de presas, con la experiencia y calidad del individuo, y con la selección de zonas de baja altitud, con fácil acceso a elevadas densidades de presas.

Supervivencia: parámetros y factores relacionados

La tasa de supervivencia constituye un parámetro clave en el seguimiento de las poblaciones de especies de larga vida. Por tanto, el análisis de las variaciones en las tasas de supervivencia y los factores influyentes en ellas son esenciales para el entendimiento de la dinámica poblacional. En este capítulo se estudián los factores determinantes de la supervivencia y las causas de mortalidad del búho real en dos poblaciones mediterráneas de España (Murcia y Sevilla), donde se desconocen sus tasas de supervivencia y los factores que afectan a ellas.

Entre 2003 y 2010, 63 búhos reproductores se capturaron y radio-marcaron. Las tasas trimestrales de supervivencia se estimaron usando los modelos de destino conocido con el programa MARK. La tasa media anual de supervivencia fue de 0,77 (95% CI = 076-078), no encontrándose diferencias entre las poblaciones estudiadas. Se encontraron diferencias en la supervivencia entre sexos, y entre el periodo reproductor vs no reproductor, aunque no fue encontrado un abrumador

ajuste para ningún modelo en particular.

Así se concluye que: *a)* las hembras tienen una menor tasa de supervivencia que los machos, debido probablemente a su mayor áreas de campeo, que incrementa el riesgo de mortalidad; *b)* la tasa de supervivencia para ambos sexos fue más baja durante el periodo no reproductor; y *c)* las causas de mortalidad son significativamente diferentes entre las dos poblaciones, siendo la principal causa de mortalidad el disparo para Sevilla y la electrocución para Murcia.

Eficacia de las áreas protegidas para la conservación de poblaciones de búho real

El establecimiento de áreas protegidas ha sido la herramienta más usada para garantizar la preservación de la biodiversidad, entre las que se incluyen las especies representativas. La evaluación de la eficacia de estas áreas protegidas en la conservación de tales especies se perfila fundamental de cara a una gestión adecuada y efectiva de las redes de espacios protegidos y de sus elementos de conservación. En este capítulo se evalúa, por primera vez, la eficacia de áreas protegidas para la conservación de poblaciones de búho real del sureste de la Península Ibérica. El búho real está incluido en el Anexo I de la Directiva Aves y en el Apéndice II del Convenio de Berna, y es una de las especies más importantes en la designación de Áreas de Importancia para las Aves y ZEPA en España y la Región de Murcia. Para ello se establecen dos objetivos específicos: *a)* analizar el tamaño de las áreas de campeo y la supervivencia de individuos territoriales dentro, fuera y periferia de las áreas protegidas, y *b)* evaluar los parámetros demográficos (ocupación, éxito y productividad) de los territorios de esta especie dentro y fuera de las áreas protegidas.

Las áreas de campeo de los búhos reales que se encontraban dentro de las áreas protegidas fueron significativamente menores ($P = 0,01$) que las áreas de campeo de búhos de fuera y periferia, no encontrándose diferencias significativas entre estas dos últimas ($P = 0,65$). El área de campeo media de individuos dentro de las áreas protegidas fue de $400,3 \pm 216,0$ ha, en la periferia fue de $1115,5 \pm 712,9$ ha y fuera de ZEPA fue de $1248,8 \pm 695,7$ ha. Sin embargo, solo la ocupación territorial del conjunto de los parámetros estudiados mostró diferencias significativas ($P = 0,040$) con respecto a su localización en áreas protegidas, siendo mayor en los territorios localizados fuera de las áreas protegidas. No obstante el 75% de los nidos se localizaban dentro de las áreas protegidas, por lo que se puede considerar que la red de áreas protegidas muestra una aceptable eficacia en la conservación de las poblaciones de búho real. El menor tamaño de las áreas de

Resumen

campeo dentro las áreas protegidas podría deberse a una mayor calidad de los territorios protegidos con respecto a los no protegidos que cuentan con hábitats más humanizados y menores ofertas de conejos. La mayor tasa de ocupación de los territorios enclavados fuera de las áreas protegidas podría estar determinada por un elevado reclutamiento de individuos flotantes proveniente de cercanas áreas de asentamiento temporal y una disponibilidad considerable de conejo y/o especies presa alternativas.

Patrones espaciales de diversidad genética en poblaciones mediterráneas del búho real

La capacidad de multiplicación, la variación y la herencia son las propiedades evolutivas más importantes a la hora de definir la vida, las cuales por selección natural adquieren complejas adaptaciones para la supervivencia y reproducción de los seres vivos. La diversidad genética es fundamental para mantener el potencial y flexibilidad evolutiva de poblaciones salvajes, por lo que su pérdida inducida por el hombre (por ejemplo, la fragmentación de los hábitats) puede comprometer la supervivencia a largo plazo de una especie. Además, existe escasa información disponible sobre los patrones de conectividad genética en rapaces nocturnas.

En este capítulo se estudia la estructura genética del búho real a dos diferentes escalas espaciales en el sureste de España. Para alcanzar este objetivo se usaron siete microsatélites previamente descritos para esta especie, aunque sólo seis loci amplificaron correctamente. La escasa diversidad genética observada podría ser explicada por la reducida distancia de dispersión de la especie, la alta tasa de mortalidad y el alto grado de monogamia mostrada por este gran depredador nocturno. Como se esperaba, el mayor aislamiento genético fue detectado en la población geográficamente más aislada. Se detectó diferenciación genética significativa entre las unidades de estudio separadas por menos de 50 km. El análisis territorial mostró interesantes patrones de conectividad relacionados con el flujo génico y la tasa de renovación de los reproductores. La menor diversidad genética se encontró en el núcleo de mayor tamaño poblacional, lo que podría implicar una incipiente endogamia.

CAPÍTULO 1
INTRODUCCIÓN GENERAL



1 INTRODUCCIÓN GENERAL

La preservación de la biodiversidad constituye uno de los mayores desafíos para la sociedad occidental debido al creciente desarrollo de las actividades humanas (Primack 1993, Mills 2007, Sodhi & Erhlich 2010). Con el fin de estudiar los efectos de las actividades humanas sobre los ecosistemas, las comunidades y especies, y desarrollar métodos interdisciplinarios encaminados a la preservación y recuperación de la diversidad biológica, en la década de los años 80 del siglo pasado se consolidó una nueva ciencia multidisciplinar, la biología de la conservación. Esta disciplina científica surge como respuesta a la actual crisis de la diversidad biológica (Simberloff 1988) y especialmente porque ninguna de las disciplinas aplicadas tradicionales tiene por sí mismo el alcance necesario para afrontar con garantías buena parte de las problemáticas medioambientales que suponen una amenaza para la biodiversidad (Mills 2007, Sodhi & Erhlich 2010). La biología de la conservación es una disciplina de síntesis que aglutina diversas disciplinas académicas como la etología, la genética, la biogeografía, la economía, la taxonomía y sobre todo la ecología, que a su vez juega un papel fundamental, puesto que es la ciencia que estudia las interacciones de los organismos vivos entre sí y con su medio, y por tanto en ella se fundamenta el marco teórico en el que se encuadran la mayor parte de las medidas de gestión que se aplican para mitigar la pérdida de biodiversidad. Estas estrategias de conservación se dirigen principalmente hacia la preservación de ecosistemas, comunidades, especies y poblaciones amenazadas. Para ello esta investigación multidisciplinar precisa de series temporales largas de datos con objeto de evaluar cambios en composición, procesos y dinámica en ecosistemas, comunidades, poblaciones e individuos así como su relación con actividades humanas a diferentes escalas.

Las aves de presa son uno de los grupos faunísticos que ha suscitado mayor interés en el ámbito de la conservación animal (Sergio *et al.* 2006). Estas aves son especialmente vulnerables a los cambios producidos en el medio ambiente por las actividades humanas, por lo que se han considerado como buenos indicadores de la calidad del hábitat (Newton 1979, Mikkola 1994, Herremans & Herremans-Tonnoeyr 2000). Como depredadores, tienen una serie de rasgos característicos: suelen ser animales grandes, exhiben una tasa de reproducción relativamente baja, tienen una vida relativamente larga, suelen anidar en bajas densidades (en comparación con otros grupos de aves), están en lo más alto de la cadena trófica, su número está limitado por la disponibilidad de presas y con frecuencia precisan de requerimientos especiales de hábitats (por

Introducción general

ejemplo, grandes dominios vitales) y lugares de anidamiento (Newton 1979, Martínez *et al.* 2007). Estos rasgos unidos al hecho de que estas aves han despertado la admiración de personas de todo el mundo, ha determinado que hayan sido consideradas como especies insignia a las que se les asocia un efecto paraguas en la conservación de otras especies o grupos taxonómicos (Simberloff 1998, Sergio *et al.* 2006).

De manera general, estas aves se caracterizan por exhibir un fuerte comportamiento territorial (una de las expresiones más claras de competencia entre los animales) (Newton 1998). Este comportamiento social involucra el control de lugares específicos, los territorios, así como su defensa frente a congéneres o individuos de otra especie (territorialidad interespecífica), y conduce con frecuencia a un espaciamiento regular de los territorios (Newton 1979, Berryam 2002, Carrete *et al.* 2006). Así pues, un territorio se define como el área ocupada exclusivamente por un individuo o una pareja reproductora, que es defendido de otros competidores mediante la exhibición de comportamientos agresivos y la emisión de vocalizaciones (Wilson 1980, Adams 2001, Formica *et al.* 2004). La frecuencia de ocupación de un territorio guarda relación estrecha con su calidad (Sergio & Newton 2003), donde los territorios que más se ocupan son en general los más productivos, y por tanto los que más contribuyen al crecimiento de las poblaciones (Kostrzewa 1996).

En las aves de presa, la ocupación territorial está determinada por diversos factores. Estudios previos han mostrado que las características del hábitat junto con la disponibilidad de alimento representan los factores determinantes de la calidad de un territorio (Penteriani *et al.* 2001, 2002b, 2004, Martínez *et al.* 2003, Di Vittorio *et al.* 2012, Di Vittorio & López-López 2014, Sovern *et al.* 2014), aunque existen otros muchos factores que pueden influir en la decisión de ocupar un territorio, tales como la presencia de coespecíficos y depredadores, el grado de humanización, el grado de filopatría a la zona natal y la fidelidad territorial (Martínez *et al.* 2008, Brambilla *et al.* 2010, Jiménez-Franco *et al.* 2013, Yackulic *et al.* 2014). Para este último factor, en muchas especies la fidelidad depende fundamentalmente del suceso reproductor del año anterior, de este modo los éxitos suelen condicionar la reocupación en años sucesivos, mientras que los fracasos determinan con más frecuencia el abandono. Este factor está muy relacionado con la experiencia y calidad reproductiva del individuo, en la que influyen la edad (Serrano *et al.* 2001, Sedgwick 2004), el sexo (Espie *et al.* 2004, Sedgwick 2004, Meyburg *et al.* 2007) e incluso la pérdida de alguno de los

miembros de la pareja (Forero *et al.* 1999).

La fidelidad territorial de los individuos con mayor experiencia reproductora determina en muchas poblaciones de rapaces un modelo de distribución despótica ideal (IDD) (Morris 2003), que presupone que los individuos tienen la capacidad de reconocer la calidad de los territorios, ocupando los individuos dominantes (de mayor calidad y más experimentados) los mejores territorios (Sutherland 1996, Newton 1998, Zimmerman *et al.* 2003). La existencia de un mosaico heterogéneo de hábitats, con territorios de diferente calidad, unido al modelo de distribución despótica puede generar una dinámica fuente-sumidero (Pulliam & Danielson 1991) en la que la supervivencia y la natalidad son menores en los territorios de menor calidad. Por tanto, en especies estrictamente territoriales la calidad del territorio puede condicionar el éxito reproductor, la supervivencia y otros parámetros demográficos de la población. De hecho, una de las etapas más estudiadas del ciclo de vida de los individuos es el período reproductivo, ya que proporciona información directa sobre la descendencia y la evolución del tamaño poblacional. Por esta razón, dentro de la ecología de poblaciones, se enfatizan los estudios básicos que influyen en este periodo y sirven de guía para realizar acciones y medidas de gestión adoptadas en esta etapa, que principalmente se centran en evitar las perturbaciones humanas.

La supervivencia es un parámetro clave para el seguimiento y la gestión de poblaciones de especies de larga vida (Wisdom *et al.* 2000, Hernández-Matías *et al.* 2011). Considerada como indicador de tasa de crecimiento poblacional, la supervivencia es uno de los parámetros más importantes en la evolución demográfica de una población (Sibly & Hone 2002, Grande *et al.* 2009, Margalida *et al.* 2014). Sin embargo, la tasa de supervivencia está influenciada por muchos factores, tanto intrínsecos como extrínsecos, desde factores climáticos y ambientales que afectan en gran medida en ambientes extremos (Thomson *et al.* 1996, Francis & Saurola 2004, Descamps *et al.* 2008), a factores ecológicos y etológicos relacionados con el ciclo de vida y la organización social, tales como la edad y el sexo (Martin 1995, Hernández-Matías *et al.* 2011, Lambertucci *et al.* 2012, Rymešová *et al.* 2012), la reproducción y la disponibilidad de alimento (Krüger 2002, Daunt *et al.* 2007, Authier *et al.* 2012), la dispersión y migración (Dinsmore *et al.* 2003, Reid *et al.* 2006, Grande *et al.* 2009) y variaciones temporales (Thorup *et al.* 2013, Varmer *et al.* 2014). Así, la comprensión de los patrones de variación en la supervivencia es un requisito necesario para interpretar las variaciones en las estrategias vitales, así como los mecanismos de

Introducción general

cambios y las dinámicas poblacionales (Robinson *et al.* 2010, Smith *et al.* 2014).

La creación de áreas protegidas, constituye una de las herramientas de conservación más utilizadas para garantizar la supervivencia de las especies y favorecer la conservación de los recursos naturales y de la diversidad biológica (Margules & Pressey 2000, Chape *et al.* 2005). La designación y delimitación de áreas protegidas constituye un tema de actualidad que está suscitando un enorme interés entre los biólogos de la conservación, puesto que el establecimiento de áreas protegidas genera muchas discrepancias sobre su efectividad o eficacia a la hora de conservar los distintos grupos de organismos (Sutherland *et al.* 2004, Gaston *et al.* 2006, Kapos *et al.* 2008). Los criterios para evaluar la eficacia de las áreas protegidas en los elementos naturalísticos suelen ser muy diversos y comprenden distintas perspectivas, desde enfoques taxonómicos o multiespecíficos hasta estudios sobre rasgos ecológicos en especies concretas (Bouchet *et al.* 1999, Thompson *et al.* 2001, Jackson *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2007, Guixé & Arroyo 2011). En este sentido, las rapaces también han tenido un fuerte protagonismo, puesto que muchas de las áreas protegidas existentes a nivel europeo (IBA, Natura 2000, Red Estatal de Espacios Protegidos), sobre todo terrestres, se han designado en función de la presencia y los tamaños de población de estas aves. Tomadas como especies representativas, todas ellas están incluidas en las principales legislaciones europeas sobre conservación de la biodiversidad (Directiva de Aves 2009/47/CEE y la Directiva de Hábitats 92/43/CEE), por lo que tales especies y sus hábitats pueden beneficiarse de la ejecución de acciones de conservación. En dichas acciones de conservación se intenta eliminar o mitigar aquellos factores limitantes que constituyen una amenaza para su preservación a largo plazo. Por tanto, la evaluación de la eficacia de estas áreas protegidas, en la preservación de estas aves, resulta de gran interés tanto para los investigadores como para los gestores y responsables del medio natural.

Por otro lado, estudios recientes, avalan la incorporación del estudio de los patrones de variación, estructura y diversidad genética de las especies existentes. La dotación genética de cada individuo o conjunto de individuos que caracteriza una población, nos puede ayudar a entender los patrones de conectividad entre distintas subunidades poblacionales o conjunto de metapoblaciones. El estudio de la variabilidad genética y su relación con las características ambientales, así como los patrones temporales de diversidad proporcionará información de los procesos del pasado, presente y futuro que describen el potencial evolutivo y viabilidad de las especies y poblaciones (Reed & Frankham, 2003, Bourke *et al.* 2010). Como caso representativo, una reducción pasada o reciente

del tamaño poblacional de una especie causada por una alta mortalidad natural o por causas antrópicas, podría dar lugar a cuellos de botella que conducirían a una pérdida de diversidad genética, que en los casos más severos implicaría un proceso de endogamia o pérdida de potencial genético adaptativo, lo que provocaría a su vez una disminución de la supervivencia de las especies implicadas (Brook *et al.* 2002). Si además se tienen en cuenta los procesos de pérdida de hábitat o fragmentación del paisaje, (que reducen la conectividad entre poblaciones produciendo un aumento de aislamiento geográfico y por tanto la reducción del flujo génico entre unidades poblacionales), podría generar una disminución de la capacidad de adaptación a cambios ambientales o climáticos así como producirse extinciones locales (Delaney *et al.* 2010, Athrey *et al.* 2012).

En este sentido el búho real (*Bubo bubo*) se perfila como un excelente candidato como especie modelo de estudio puesto que se trata de un ave de vida larga que ocupa los niveles más elevados de la cadena trófica, y es una de las especies más representativas de los ecosistemas mediterráneos y en particular de los ambientes semiáridos (Calvo *et al.* 2000). En España y en las provincias del sureste peninsular es una especie relativamente común, alcanzando elevadas densidades en localidades con ricas poblaciones de conejo (Penteriani *et al.* 2010b, Pérez-García *et al.* 2012), lo que ha conllevado a la designación de estos núcleos como áreas protegidas de acuerdo con criterios nacionales y europeos (Red Natura 2000 y Espacios Naturales Protegidos).

Hasta finales del siglo pasado, los trabajos sobre la ecología y conservación del búho real eran relativamente escasos, la mayor parte de la información recabada procedía de diversos países europeos donde existía una mayor tradición de investigación en la biología de éste y otros búhos (véase Mikkola 1994). En España, a comienzos del presente siglo, y a pesar de contar ya con un importante número de centros de investigación y de investigadores cuyas líneas de trabajo se enmarcan dentro de la biología de la conservación de vertebrados terrestres (por ejemplo, la Estación Biológica de Doñana –CSIC–), el número de estudios y el grado de conocimiento sobre la especie era relativamente modesto. Esta situación contrasta de forma relevante con el hecho de que se trata de una especie común y ampliamente distribuida en España (Martínez & Zuberogoitia 2003b). La dificultad añadida de trabajar con una especie rupícola de hábitos nocturnos y de comportamiento poco conspicuo, que nidifica habitualmente en lugares escarpados, de difícil acceso, y sobre todo por el hecho de gozar de un estatus favorable, son probablemente algunas de las razones por las que este depredador no había sido objeto de un mayor número de

Introducción general

investigaciones.

Las primeras aportaciones científicas sobre la especie han tratado aspectos básicos relacionados con el patrón de distribución y la reproducción (Blondel & Badan 1976, Olsson 1979, Donázar 1989b, Martínez *et al.* 1992, Mikkola 1994), la selección de hábitats (Donázar 1988, Martínez & Calvo 2000, Martínez *et al.* 2003), la alimentación, (Hiraldo *et al.* 1975, 1976, Pérez-Mellado 1978, Donázar 1987, 1989a, Serrano 1998, 2000a,b, Martínez & Calvo 2001, Lourenço 2006), los estudios descriptivos sobre su papel como superdepredador (Donázar & Ceballos 1989, Donázar & Castián 1989, Real & Mañosa 1990, Tella & Mañosa 1993, Fernández-Llario *et al.* 1995, Fernández & Pinedo 1996) y las causas de mortalidad no natural de la especie (González *et al.* 1980, Hernández 1989). Durante la última década, el grado de conocimiento de la especie se ha visto incrementado por la paulatina publicación de un nutrido número de investigaciones que abordan aspectos ecológicos no tratados anteriormente o de los que se tienen pocos datos. La mayor parte de estos trabajos se han llevado a cabo en poblaciones de búho real mediterráneas, principalmente de Italia, Francia, España y Portugal. En este contexto, cabe destacar los estudios que analizan la relación entre la estructura del paisaje y el rendimiento reproductor (Penteriani *et al.* 2002a, 2002b, 2004, 2010b, Martínez *et al.* 2003, Ortego & Díaz 2004, Ortego 2007, Penteriani & Delgado 2008a, 2008b, Pérez-García *et al.* 2012, Bionda & Brambilla 2012, Brambilla & Bionda 2013), los rasgos fenotípicos y el desarrollo juvenil (Delgado & Penteriani 2004, Delgado *et al.* 2010, Penteriani *et al.* 2005, 2006a, 2007, Bettega *et al.* 2011), el comportamiento vocal y la comunicación visual (Penteriani *et al.* 2000, 2006b, 2010, 2014, Martínez & Zuberogoitia 2002, 2003a, Penteriani 2002, 2003, Delgado & Penteriani 2007, Penteriani & Delgado 2009, Grava *et al.* 2008, Bettega *et al.* 2013, Delgado *et al.* 2013), la evaluación del éxito de reforzamientos poblacionales de programas de reintroducción (Zuberogoitia *et al.* 2003, Dalbeck & Heg 2006), el efecto de las actividades e infraestructuras humanas (Marchesi *et al.* 2002, Sergio *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2006), la organización social, el dominio vital y uso del espacio (Campioni *et al.* 2012, 2013, Lourenço *et al.* 2015, Penteriani *et al.* 2015), los patrones de movimientos y la dispersión postnatal (Delgado & Penteriani, 2005, 2008, Delgado *et al.* 2009a, 2009b, 2010, Aebischer *et al.* 2010, Penteriani *et al.* 2011), los factores relacionados con la dinámica predador-presa (Penteriani *et al.* 2008, Fernández-de-Simón *et al.* 2014), la superpredación intragremio (Lourenço & Rabaça 2006, Sergio *et al.* 2007, Lourenço *et al.* 2011a, 2011b), y la exposición de la especie a contaminantes ambientales (Ortego *et al.* 2006, Lourenço *et al.* 2011c, Gómez Ramírez *et*

al. 2011, 2012, Espín *et al.* 2014a, 2014b) y parásitos (Ortego & Espada 2007, Ortego *et al.* 2007). En contraposición, hasta la fecha, existe una carencia de información sobre otros aspectos ecológicos relevantes tales como los factores influyentes en la ocupación territorial, el éxito reproductor y la supervivencia, la evaluación de la eficacia de las áreas protegidas en la conservación de poblaciones reproductoras y la descripción de la estructura genética de la especie.

1.1 Estructura de la Tesis y Objetivos

La presente tesis doctoral queda estructurada en siete capítulos:

A modo introductorio, en el capítulo 1, se establecen los antecedentes y objetivos de esta Tesis Doctoral, justificando y exponiendo cada uno de los rasgos que se estudian sobre la ecología del búho real. Seguidamente, el capítulo 2 describe la especie y el área de estudio y expone la metodología del trabajo de campo (seguimiento y control de la población), así como la toma de datos con los que se han abordado los estudios descritos en los siguientes capítulos.

En el capítulo 3 se describen los parámetros reproductivos y se evalúan los factores determinantes en la ocupación y el éxito reproductor en poblaciones de búho real en el sureste de la Región de Murcia. Para ello se elaboran modelos de ocupación de múltiples estados y años para estimar las probabilidades de ocupación y éxito reproductor en esta especie, evaluando la relativa contribución de cinco tipos de variables (suceso previo, año, hábitat, presión humana y área geográfica) y seleccionando los mejores modelos en base al criterio de información de Akaike.

En el capítulo 4 se estudian los factores determinantes de la supervivencia y las causas de mortalidad del búho real en dos poblaciones mediterráneas del sur de la Península Ibérica. Con este objetivo, se analizan los efectos en la supervivencia del sexo, la edad, la localidad, la variación interanual entre los periodos reproductor y no reproductor mediante el modelo de destino conocido (*known fate model*) y aves radio-marcadas. También se describen las causas de mortalidad y analizadas mediante regresiones multinominales con los factores que influyen en ellas.

En el capítulo 5 se evalúa la eficacia de las áreas protegidas en la conservación de poblaciones de búho real del sureste de la Región de Murcia. Para ello se analizan las áreas de campeo y cuatro parámetros demográficos (supervivencia, ocupación, productividad y éxito

Introducción general

reproductor) de poblaciones de la especie dentro y fuera de las áreas protegidas, considerando la red Natura 2000 y la red de Espacios Naturales Protegidos de la Región de Murcia.

En el capítulo 6 se estudian los patrones de estructura, conectividad y diversidad genética a dos escalas espaciales distintas (territorios y poblaciones) del sureste de la Península Ibérica. Para ello se analizan mediante 7 microsatélites *loci*, los patrones de variación espacial y los patrones genéticos de conectividad entre las distintas subunidades poblacionales estudiadas, así como los efectos de la aparente monogamia del búho real en su estructura genética.

Finalmente, en el capítulo 7, se realiza una discusión general, en la que se exponen las conclusiones más relevantes de la presente tesis doctoral, con el objetivo de ampliar el grado de conocimiento y la conservación del búho real en ambientes mediterráneos, así como proponer líneas de investigación futuras.

REFERENCIAS

- Aebischer A, Nyffeler P, Arlettaz R (2010) Wide-range dispersal in juvenile eagle owls (*Bubo bubo*) across the European Alps calls for transnational conservation programmes. *J Ornithol* 151:1–9
- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annu Rev Ecol Syst* 32: 277–303
- Athrey G, Barr KR, Lance RF, Farias IP (2012) Birds in space and time: Genetic changes accompanying anthropogenic habitat fragmentation in the endangered black-capped vireo (*Vireo atricapilla*). *Evol Appl* 5: 540–552
- Authier M, Bentaleb I, Ponchon A, Martin C, Guinet C (2012) Foraging fidelity as a recipe for a long life: foraging strategy and longevity in male Southern elephant seals. *PLoS ONE* 7(4): e32026 doi:10.1371/journal.pone.0032026
- Berryman AA. (2002). Population regulation, emergent properties, and a requiem for density-dependence. *Oikos* 99:600–606
- Bettega C, Delgado MM, Campioni L, Pedrini P, Penteriani V (2011) The quality of chicks and breeding output do not differ between first and replacement clutches in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ornis Fennica* 88: 217–225
- Bettega C, Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Penteriani V (2013) Brightness features of visual signaling traits in young and adult Eurasian eagle owls. *J Raptor Res* 47(2):197–207
- Bionda R, Brambilla M (2012) Rainfall and landscape features affect productivity in an alpine population of eagle owl *Bubo bubo*. *J Ornithol* 153: 167–171
- Blondel J, Badan O (1976) La biologie du Hibou grand-duc en Provence. *Nos Oiseaux* 33:189–219
- Bouchet P, Falkner G, Seddon MB (1999) List of protected land and freshwater molluscs in the Bern Convention and European Habitats Directive: are they relevant to conservation?. *Biol Conserv* 90: 21–31
- Bourke BP, Frantz AC, Lavers CP, Davison A, Dawson DA, Burke TA (2010) Genetic signatures of population change in the British golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *Conserv Genet*, 11: 1837–1846.
- Brambilla M, Bassi E, Ceci C, Rubolini D (2010) Environmental factors affecting patterns of distribution and co-occurrence of two competing raptor species. *Ibis* 152: 310–322
- Brambilla M, Bionda R (2013) Variation in productivity and territory occupancy in an eagle owl *Bubo bubo* population. *Ornis Fennica* 90: 50–56

Introducción general

- Brook BW, Tonkyn DW, O'Grady JJ, Frankham R (2002) Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conserv Ecol* 6: 16
- Calvo JF, Esteve MA, López-Bermúdez F (2000) Biodiversidad Contribución a su conocimiento y conservación en la Región de Murcia. Universidad de Murcia
- Campioni L, Lourenço R, Delgado MM, Penteriani V (2012). Breeders and floaters use different habitat cover: should habitat use be a social status-dependent strategy?. *J Ornithol.* 153 (4): 1215–1223
- Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Bastianelli G, Fernández N, Penteriani V (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived territorial species. *Oecologia* 172: 371–385
- Carrete M, Sánchez-Zapata JA, Tella JL, Gil-Sánchez JM, Moleón M (2006) Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos* 112: 680–690
- Chape S, Harrison J, Spalding M, Lysenko I (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philos Trans R Soc B* 360:443–455
- Dalbeck L, Heg D (2006) Reproductive success of a reintroduced population of eagle owls *Bubo bubo* in relation to habitat characteristics in the Eifel Germany. *Ardea* 94: 3–21
- Daunt F, Wanless S, Harris MP, Money L, Monaghan P (2007) Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Funct Ecol* 21: 561–567
- Delaney KS, Riley SPD, Fisher RN (2010) A rapid strong and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *PLoS ONE* 5 (9): e12767
- Delgado MM, Penteriani V (2004) Gender determination of Eurasian eagle owls (*Bubo bubo*) by morphology. *J Raptor Res* 38: 375–377
- Delgado MM, Penteriani V (2005) Eagle owl *Bubo bubo* dispersal patterns and the importance of floaters for the stability of breeding populations. *Ornithol Anz* 44: 153–158
- Delgado MM, Penteriani V (2007) Vocal behaviour and neighbour spatial arrangement during vocal displays in eagle owls (*Bubo bubo*). *J Zool (Lond)* 271: 3–10
- Delgado MM, Penteriani V (2008) Behavioral states help translate dispersal movements into spatial distribution patterns of floaters. *Am Nat* 172: 475–485

- Delgado MM, Penteriani V, Nams VO (2009a) How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal A case study with eagle owls *Bubo bubo*. *Ardea* 97: 7–15
- Delgado MM, Penteriani V, Nams VO, Campioni L (2009b) Changes of movement patterns from early dispersal to settlement. *Behav Ecol Sociobiol* 64: 35–43
- Delgado MM, Penteriani V, Revilla E, Nams VO (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *J Anim Ecol* 79: 620–632
- Delgado MM, Caferri E, Méndez M, Godoy JA, Campioni L, Penteriani V (2013) Population characteristics may reduce the levels of individual call identity. *PLoS ONE* 8(10): e77557doi:101371/journalpone0077557
- Descamps S, Boutin S, Berteaux D, McAdam AG, Gaillard JM (2008) Cohort effects in red squirrels: the influence of density food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *J Anim Ecol* 77 (2) : 305–314
- Dinsmore SJ, Collazo JA (2003) The influence of body condition on local apparent survival of spring migrant sanderlings in coastal North Carolina. *Condor* 105: 465–473
- Di Vittorio M, Sarà M, López-López P (2012) Habitat preferences of Bonelli's eagles *Aquila fasciata* in Sicily. *Bird Study* 59: 207–217
- Di Vittorio M, López-López P (2014) Spatial distribution and breeding performance of golden eagles *Aquila chrysaetos* in Sicily: implications for conservation. *Acta Ornithol* 49: 33–45
- Donázar JA (1987) Geographic variations in the diet of the eagle owls in western Mediterranean Europe. Pp 220–224 En: Nero RW Clark RJ Knapton RJ Hamre RH (Eds) *Biology and conservation of northern forest owl: symposium proceedings General Technical Report RM-142 USDA Forest Service Fort Collins USA*
- Donázar JA (1988) Selección del hábitat de nidificación por el búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola* 35: 233–245
- Donázar JA (1989a) Variaciones geográficas y estacionales en la dieta del búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola* 36: 25–36
- Donázar JA (1989b) Fecha de puesta y tasas reproductoras del búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola* 36: 226–230
- Donázar JA, Castién E (1989) Predación del búho real *Bubo bubo* sobre la perdiz roja *Alectoris rufa*. Selección de edad y sexo. Doñana *Acta Vertebr* 16: 219–225
- Donázar J A Ceballos O (1989) Selective predation by eagle owls *Bubo bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: Age and sex preferences. *Ornis Scand* 20: 117–122

Introducción general

- Espie RHM, James PC, Oliphant LW, Warkentin IJ, Lieske DJ (2004) Influence of nest-site and individual quality on breeding performance in merlins *Falco columbarius*. *Ibis* 146: 623–631
- Espín S, Martínez-López E, León-Ortega M, Calvo JF, García-Fernández AJ (2014a) Factors that influence mercury concentrations in nestling eagle owls (*Bubo bubo*). *Sci Total Environ* 470–471C:1132–1139
- Espín S, Martínez-López E, León-Ortega M, Martínez JE, García-Fernández AJ (2014b) Oxidative stress biomarkers in Eurasian eagle owls (*Bubo bubo*) in three different scenarios of heavy metal exposure. *Environl Res* 131:134–144
- Fernández JM, Pinedo X (1996) Un cas de predation du grand-duc d'Europe *Bubo bubo* sur une ecrevisse rouge de Louisiane *Procambarus clarkii* (Crustacea Decapoda). *Alauda* 64(4): 396
- Fernández-Llario P, Hidalgo de Trucios SJ (1995) Importancia de presas con limitaciones físicas en la dieta del búho real *Bubo bubo*. *Ardeola* 42: 205–207
- Fernández-de-Simón J, Díaz-Ruiz F, Cirilli F, Tortosa FS, Villafuerte R, Ferreras P (2014) Role of prey and intraspecific density dependence on the population growth of an avian top predator. *Acta Oecol* 60: 1–6
- Forero MG, Donazar JA, Blas J, Hiraldo F (1999) Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology* 80:1298–1310
- Formica VA, Gonser RA, Ramsay S, Tuttle EM (2004) Spatial dynamics of alternative reproductive strategies: The role of neighbors. *Ecology* 85:1125–1136
- Francis CM, & Saurola P 2004 Estimating components of variance in demographic parameters of Tawny Owls *Strix aluco* *Anim Biodivers Conserv* 27: 489–502
- Gaston KJ, Charman K, Jackson SF, Armsworth PR, Bonn A, Briers RA, Callaghan C, Catchpole R, Hopkins J, Kunin WE, Latham J, Opdam P, Stoneman R, Stroud DA, Tratt R (2006) The ecological effectiveness of protected areas: the United Kingdom. *Biol Conserv* 132: 76–87
- Gómez-Ramírez P, Martínez-López E, María-Mojica P, León-Ortega O, García-Fernández AJ (2011) Blood lead levels and δ -ALAD inhibition in nestlings of Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) to assess lead exposure associated to an abandoned mining area. *Ecotoxicology* 20: 131–138
- Gómez-Ramírez P, Martínez-López E, García-Fernández AJ, Zweers AJ, Van den Brink NW (2012) Organohalogen exposure in a Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) population from Southeastern Spain: Temporal-spatial trends and risk assessment. *Chemosphere* 88: 903–911
- González JL, Lobón-Cerviá J, González LM, Palacios F (1980) Datos sobre la evolución de la

mortalidad no natural del búho real (*Bubo bubo* L 1758) en España durante el periodo 1972–1980. Bol Estación Central Ecol 9: 63–66

Grande JM, Serrano D, Tavecchia G, Carrete M, Ceballos O, Díaz-Delgado R, Tella JL, Donazar JA (2009) Survival in a long-lived territorial migrant: efectos of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. Oikos 118: 580–590

Grava T, Mathevon N, Place E, Balluet P (2008) Individual acoustic monitoring of the european eagle owl *Bubo bubo*. Ibis 150:279–287

Guixé D, Arroyo B (2011) Appropriateness of Special Protection Areas for wideranging species: the importance of scale and protecting foraging not just nesting habitats. Animal conservation 14: 391 – 399

Hernández M (1989) Mortalidad del búho real en España. Quercus 40: 24–25

Hernández-Matías A, Real J, Pradel R, Ravayrol A, Vincent-Martin N (2011) Effects of age territoriality and breeding on survival of bonelli's eagle *Aquila fasciata*. Ibis 153: 846–857

Herremans M, Herremans-Tonnoeyr D (2000) Land use and the conservation of raptors in Botswana. Biol Conserv 94:31–41

Hiraldo F, Andrada J, Parreno FF, (1975) Diet of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. Doñana Acta Vertebr 2: 161–177

Hiraldo F, Parreno FF, Andrada V, Amores F (1976) Variations in the food habits of the European eagle owl *Bubo bubo*. Doñana Acta Vertebr 3: 137–156

Jackson SF, Kersah M, Gaston KJ (2004) The buffer effect and the selection of protected areas for waterbirds in Britain. Biol Conserv 120: 137–143

Jiménez-Franco MV, Martínez JE, Pagán I, Calvo JF (2013) Factors determining territory fidelity in a migratory forest raptor the booted eagle *Hieraaetus pennatus*. J Ornithol 154: 311–318

Kapos V, Balmford A, Aveling R, Bubb P, Carey P, Entwistle A, Hopkins J, Mulliken T, Safford R, Stattersfield A, Walpole M, Manica A (2008) Calibrating conservation: new tools for measuring success. Conserv Letters 1: 155–164

Kostrzewa A, (1996) A comparative study of nest-site occupancy and breeding performance as indicators for nesting habitat quality in three European raptor species. Ethol Ecol & Evol 8:1–18

Krüger O (2002) Dissecting Common Buzzard lifespan and lifetime reproductive success: the relative importance of food competition weather habitat and individual attributes. Oecologia 133: 474 – 482

Introducción general

- Lambertucci SA, Carrete M, Donázar JA, Hiraldo F (2012) Large-scale age-dependent skewed sex ratio in a sexually dimorphic avian scavenger. PLoS ONE 7: e46347
- Lourenco R (2006) The food habits of Eurasian eagle owls in Southern Portugal. J Raptor Res 40 (4): 297–300
- Lourenço R, Rabaça J E (2006) Intraguild predation by eagle owls in Europe. Airo 16:63–68
- Lourenço R, Penteriani V, Delgado MM, Marchi–Bartolozzi M, Rabaça JE (2011a) Kill before being killed: an experimental approach supports the predator–removal hypothesis as a determinant of intraguild predation in top predators. Behav Ecol Sociobiol 65:1709–1714
- Lourenço R, Santos S, Rabaça JE, Penteriani V (2011b) Superpredation patterns in four large European raptors. Popul Ecol 53: 175–185.
- Lourenço R, Tavares PC, Delgado MM, Rabaça JE, Penteriani V (2011c) Superpredation increases mercury levels in a generalist top predator, the eagle owl. Ecotoxicology 20:635–642
- Lourenço R, Delgado MM, Campioni L, Korpimäki E, Penteriani V (2015) Evaluating the influence of diet related variables on breeding performance and home range behaviour of a top predator. Pop Ecol 57 (4): 625–636
- Marchesi L, Sergio F, Pedrini P (2002) Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the eagle owl *Bubo bubo*. Ibis 144: E164–E177
- Margalida A, Colomer MA, Oro D (2014) Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. Ecol Appl 24: 436–444
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. Nature 405:243–253
- Martin K (1995) Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. Amer Zool 35: 340–348
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2002) Factors affecting the vocal behaviour of eagle owl *Bubo bubo*: Effects of sex and territorial status Ardeola 49: 1–9
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2003a) Factors affecting the vocal behaviour of eagle owl *Bubo bubo*: effects of season density and territory quality. Ardeola 50 (2): 255–258
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2003b). El búho real (*Bubo bubo*). In R, Martí & JC Del Moral (Eds.), Atlas de las Aves Reproductoras de España: 316–317. DGCN-SEO, Madrid.
- Martínez JA, Serrano D, Zuberogoitia I (2003) Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. Ecography 26: 21–28
- Martínez JA, Mañosa S, Zuberogoitia I, Calvo JF, Martínez JE (2006) How to manage human-induced mortality in the eagle owl *Bubo bubo*. Bird Conserv Int 16 (3): 265–278

- Martínez JE, Sánchez MA, Carmona D, Sánchez JA, Ortuño A, Martínez R (1992) The ecology and conservation of eagle owl (*Bubo bubo*) in Murcia southeast Spain Pp 84–88 En: Galbraith C A Taylor I R Percival S (eds) The Ecology and conservation of European owls Nature Conservation no 5 UK
- Martínez JE, Calvo JF (2000) Selección de hábitat de nidificación por el búho real *Bubo bubo* en ambientes mediterráneos semiáridos. *Ardeola* 47: 215–220
- Martínez JE, Calvo JF (2001) Diet and breeding success of eagle owl in Southeastern Spain: effect of Rabbit Haemorrhagic Disease. *J Raptor Res* 35: 259–262
- Martínez JE, Pagan I, Palazón JA, Calvo JF (2007) Habitat use of booted eagles (*Hieraaetus pennatus*) in a Special Protection Area: implications for conservation. *Biodivers Conserv* 16 3481–3488
- Martínez JE, Martínez JA, Zuberogoitia I, Zabala J, Redpath S, Calvo JF (2008) The effect of intra- and interspecific interactions in the large-scale distribution of cliff-nesting raptors. *Ornis Fennica* 85: 13–21
- Meyburg BU, Meyburg C, Franck-Neumann F (2007) Why do female lesser spotted eagles (*Aquila pomarina*) visit strange nests remote from their own?. *J Ornithol* 148:157–166
- Mikkola H (1994) Eagle owl. In Tucker GM & Heath MF (eds) Birds of Europe: their conservation status Cambridge University Press Cambridge pp 326–327
- Mills LS (2007) Conservation of Wildlife Populations. Demography, Genetics and Management. Blackwell, Oxford.
- Morris DW (2003) Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136:1–13
- Newton I (1979) Population ecology of raptors. T & A D Poyser Berkhamsted
- Newton I (1998) Population limitation in birds. Academic Press London
- Olsson V (1979) Studies on a population of eagle owls *Bubo bubo* in southwest Sweden. Swedish Wildlife Research, Viltrevy 11
- Ortego J (2007) Consequences of eagle owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. *Ornis Fennica* 84: 78–90
- Ortego J, Díaz M (2004) Habitat preference models for nesting eagle owls *Bubo bubo* in central Spain: how much can be inferred from changes with spatial scale. *Ardeola* 51: 385–394

Introducción general

- Ortego J, Jiménez M, Díaz M, Rodríguez RC (2006) Mercury in feathers of nestling eagle owls *Bubo bubo* L and muscle of their main prey species in Toledo province central Spain. *B Environ Contamination & Toxicology* 76 (4): 648–655
- Ortego J, Espada F, Baquero RA (2007) Ecology of parasitism of nestling Eurasian eagle owls (*Bubo bubo*) by *Leucocytozoon ziemanni*. *J Raptor Res* 41: 247–251
- Penteriani V (2002) Variation in the function of eagle owl vocal behaviour: territorial defence and intra-pair communication?. *Ethol Ecol Evol* 14: 275–281
- Penteriani V (2003) Breeding density affects the honesty of bird vocal displays as possible indicators of male/territory quality. *Ibis* 145 (on-line): E127–E135
- Penteriani V, Delgado MM (2008a) Brood-switching in eagle owl *Bubo bubo* fledglings. *Ibis* 150: 816–819
- Penteriani V, Delgado MM (2008b) Owls may use faeces and prey feathers to signal current reproduction. *PLoS ONE* 3: e3014
- Penteriani V, Delgado MM (2009) The dusk chorus from an owl perspective: eagle owls vocalize when their white throat badge contrasts most. *PLoS ONE* 4: e4960
- Penteriani V, Delgado MM (2011) Birthplace-dependent dispersal: are directions of natal dispersal determined a priori? *Ecography* 35(5):729–737
- Penteriani V, Gallardo M, Cazassus H (2000) Diurnal vocal activity of young eagle owls and its implications in detecting occupied nests. *J Raptor Res* 34: 232–235
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P, Cazassus H (2001) Effects of landscape spatial structure and composition on the settlement of the eagle owl *Bubo bubo* in a Mediterranean habitat. *Ardea* 89: 331–340
- Penteriani V, Gallardo M, Cazassus H (2002a) Conspecific density biases passive auditory surveys. *J Field Ornith* 73: 387–391
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P (2002b) Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *J Zool (Lond)* 257: 365–372
- Penteriani V, Delgado MM, Gallardo M, Ferrer M (2004) Spatial heterogeneity and structure of bird populations: a case example with the eagle owl. *Popul Ecol* 46: 185–192
- Penteriani V, Delgado MM, Maggio C, Aradis A, Sergio F (2005) Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 147: 155–168
- Penteriani V, Alonso-Alvarez C, Delgado MM, Sergio F, Ferrer M (2006a) Brightness variability in

- the white badge of the eagle owl *Bubo bubo*. J Avian Biol 37: 110–116
- Penteriani V, Delgado MM, Alonso-Alvarez C, Sergio F (2006b) The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owls signal by badge brightness. Behav Ecol 18: 143–147
- Penteriani V, Delgado MM, Alonso-Alvarez C, Viqueira NP, Sergio F, Bartolommei P, Thompson LJ (2007) The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owl fledglings signal with white mouth feathers. Ethology 113: 934–943
- Penteriani V, Delgado MM, Bartolommei P, Maggio C, Alonso-Alvarez C, Holloway GJ (2008) Owls and rabbits: predation against substandard individuals of an easy prey. J Avian Biol 39: 215–221
- Penteriani V, Delgado MM, Campioni L, Lourenço R (2010a) Moonlight makes owls more chatty. PLoS One 5: e8696
- Penteriani V, Delgado MM, Pérez-García JM, Botella F, García S, Sánchez-Zapata JA, León-Ortega ML, Martínez JE, Calvo JF, Ortego J, Penteriani G, Melletti M, Krugersberg I, Mora O (2010b) Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression. Ornis Fennica 87: 135–143
- Penteriani V, Kuparinen A, Delgado MM, Lourenço R, Campioni L (2011) Individual status, foraging effort and need for conspicuousness shape behavioural responses of a predator to moon phases. Anim. Behav. 82: 413–420.
- Penteriani V, Delgado MM, Stigliano R, Campioni L, Sánchez M (2014) Owl dusk chorus is related to the quality of individuals and nest-sites. Ibis 156:892 –895
- Penteriani V, Delgado MM, Campioni L (2015) Quantifying space use of a long-lived species during the life time scale using individual movement data. Sci Nat (Naturwissenschaften) 102:21
- Pérez-García JM, Sánchez-Zapata JA, Botella F (2012) Distribution and breeding performance of a high-density eagle owl *Bubo bubo* population in southeast Spain. Bird Study 59: 22–28
- Pérez Mellado V (1978) Alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en España Central. Ardeola 25: 93–112
- Primack R (1993). Essentials of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Pulliam HR, Danielson B (1991) Sources sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. American Naturalist 137:550–566

Introducción general

- Real J, Mañosa S (1990) Eagle owl (*Bubo bubo*) predation on juvenile Bonelli's eagles (*Hieraaetus fasciatus*). *J Raptor Res* 24: 69–71
- Reed DH, Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv Biol* 17: 230–237
- Reid JM, Bignal EM, Bignal S, McCracken DI, Monaghan P (2006) Spatial variation in demography and population growth rate: the importance of natal location. *J Anim Ecol* 75: 1201–1211
- Robinson RA, Kew JJ, Kew AJ (2010) Survival of suburban blackbirds *Turdus merula* varies seasonally but not by sex. *J Avian Biol* 41: 83–87
- Rymešová D, Šmilauer P, Šálek M (2012) Sex- and age-biased mortality in wild grey partridge *Perdix perdix* populations. *Ibis* 154: 815–824
- Sedgwick JA (2004) Site fidelity territory fidelity and natal philopatry in willow flycatchers (*Empidonax trailii*). *Auk* 121:1103–1121
- Sergio F, Newton I (2003) Occupancy as a measure of territory quality. *J Anim Ecol* 72:857–865
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Ferrer M, Penteriani V (2004) Electrocution alters the distribution and density of a top predator the eagle owl *Bubo bubo*. *J Appl Ecol* 41: 836–845
- Sergio F, Newton I, Marchesi L, Pedrini P (2006) Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *J Appl Ecol* 43: 1049–1055
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Penteriani V (2007) Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance?. *Anim Behav* 74:1607–1616
- Serrano D (1998) Diferencias inter-hábitat en la alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en el valle medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola* 45: 47–53
- Serrano D (2000a) Use of farm chicken carcasses by the eagle owl *Bubo bubo*. *Ardeola* 47:101–103
- Serrano D (2000b) Relationship between raptors and rabbits in the diet of eagle owls in southwestern Europe: competition removal or food stress?. *J Raptor Res* 34: 305–310
- Serrano D, Tella JL, Forero MG, Donazar JA (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs conspecific cues. *J Anim Ecol* 70: 568–578
- Sibly RM, Hone J (2002) Population growth rate and its determinants: an overview. *Phil Trans R Soc Lond B* 357: 1153–1170

- Simberloff D (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann Rev Ecol Syst* 19: 473–511
- Simberloff D (1998) Flagships umbrellas and keystones: is single-specific management passé in the landscape era?. *Biol Conserv* 83:247–257
- Smith JB, Jenks JA, Grovenburg TW, Klaver RW (2014) Disease and predation: sorting out causes of a bighorn sheep (*Ovis canadensis*) decline. *PLoS ONE* 92: e88271
- Sodhi NS, Erhlich PR (eds) (2010) *Conservation biology for all*. Oxford University Press Inc, New York.
- Sovern SG, Forsman ED, Olson GS, Biswell BL, Taylor M, Anthony RG (2014) Barred owls and landscape attributes influence territory occupancy of northern spotted owls. *J Wild Manage* 78: 1436–1443
- Sutherland WJ (1996) *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press Oxford UK
- Sutherland WJ, Pullin AS, Dolman PM, Knight TM (2004) The need for evidence-based conservation *Trends in Ecology and Evolution* 19: 305–308
- Tella JL, 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
- Thomson DL, Douglas-Home H, Furness RW, Monaghan P (1996) Breeding success and survival in the common swift *Apus apus*: a long-term study on the effects of weather. *J Zool (London)* 239: 29–38
- Thompson PM, Van Parijs S, Kovacs KM (2001) Local declines in the abundance of harbour seals: implications for the designation and monitoring of protected areas. *J Appl Ecol* 38: 117–125
- Thorup K, Pedersen D, Sunde P, Jacobsen LB, Rahbek C (2013) Seasonal survival rates and causes of mortality of little owls in Denmark. *J Ornithol* 154: 183–190
- Varmer DM, Hepp GR, Bielefeld RR (2014) Annual and seasonal survival of adult female mottled ducks in southern Florida USA. *Condor* 116: 134–143
- Wilson DS (1980) *The Natural Selection of Populations and Communities*. Pp xv +186 Benjamin cummings Menlo Park California
- Wisdom MJ, Mills LS, Doak DF (2000) Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81: 628–641
- Yackulic CB, Reid J, Nichols JD, Hines JE, Davis R, Forsman E (2014) The roles of competition and habitat in the dynamics of populations and species distributions. *Ecology* 95: 265–279

Introducción general

Zimmerman GS, LaHaye WS, Gutiérrez RJ (2003) Empirical support for a despotic distribution in a California spotted owl population. *Behav Ecol* 14: 433–437

Zuberogoitia I, Torres JJ, Martínez JA (2003) Reforzamiento poblacional del búho real *Bubo bubo* en Bizkaia (España). *Ardeola* 50: 237–244





CAPÍTULO 2.
MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES

2.1 Especie de estudio

El búho real *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758) es una gran rapaz nocturna de fuerte comportamiento territorial y hábitos sedentarios. Se distribuye a lo largo de la región paleártica ocupando una amplia variedad de hábitats, desde bosques templados y boreales a terrenos de matorral mediterráneo y estepas, incluyendo desiertos arenosos y pedregosos (Mikkola 1994), aunque su hábitat de caza preferido es el campo abierto (Penteriani *et al.* 2002). Los búhos reales son aves crepusculares y nocturnas de plumaje críptico y comportamiento poco conspicuo por lo que resultan difíciles de detectar y monitorizar (como sucede con otras aves de vida larga y hábitos similares) (Camacho 2013). Sin embargo, ciertos rasgos comportamentales (emisión de vocalizaciones de adultos y pollos) y señales indirectas (presencia de deyecciones y restos de presas en posaderos de canto) permiten detectar tanto la presencia de un territorio ocupado y determinar su éxito reproductivo (Penteriani *et al.* 2000, Delgado & Penteriani 2007, Penteriani & Delgado 2008), como la evaluación de la calidad territorial (Penteriani *et al.* 2014).

El búho real es una especie de vida larga (más de 15 años en libertad y más de 60 años en cautividad; Penteriani *et al.* 2010), en la que la monogamia prevalece socialmente mostrando un dimorfismo sexual inverso, siendo las hembras más grandes que los machos (Delgado & Penteriani 2004), por lo que género puede determinarse mediante varias medidas biométricas, como la longitud del antebrazo (machos: $189,1 \pm 5,0$ SE, rango: 181 - 197 mm; hembras: $203,7 \pm 2,8$ rango: 199 - 208 mm) y el peso (machos: $1543,2 \pm 163,6$ SE, rango: 1220-1770 g; hembras: $2026,8 \pm 162,5$ rango: 1750 - 2390 g) (Martínez *et al.* 2002). De este modo, cada miembro de la pareja muestra un comportamiento diferente en la reproducción sobre todo en el periodo de mayor dependencia del nido, siendo las hembras las encargadas de la incubación y cuidado de los pollos nidícolas, mientras que los machos se encargan de cazar y proveer el alimento al nido. Además, esta especie muestra un crecimiento lento, periodos largos de anidamiento (mínimo 30-40 días; Penteriani *et al.* 2005b) y elevada tasa reproductiva en la región mediterránea, principalmente debido a las condiciones climáticas favorables y a un elevado consumo local de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) (Pérez-García *et al.* 2012, Fernández-Simón *et al.* 2014). Aunque algunos estudios han mostrado que la especie es capaz de aportar un amplio abanico de presas a su dieta (Mikkola 1994, Lourenço 2006), incluidas varias especies de rapaces y búhos (Lourenço *et al.* 2011a,b), el búho real se ha considerado junto al Águila imperial ibérica, como uno de los depredadores más especializados en la captura de conejos (Penteriani *et al.* 2002, Fernández-Simón

et al. 2014). Esta relación predador-presa explica que el búho real alcance elevadas densidades en áreas mediterráneas donde los conejos son extraordinariamente abundantes (Donázar 1987, Penteriani *et al.* 2005a). Estudios previos han documentado la existencia de poblaciones de alta densidad de búho real en el Sureste de España (Martínez & Zuberogoitia 2003, Pérez-García *et al.* 2012).

El búho real sufrió una declive demográfico en varios países europeos durante la segunda mitad del pasado siglo (Penteriani *et al.* 2002, Zuberogoitia *et al.* 2003, BirdLife International 2015), llegando incluso a estar completamente erradicado en algunas áreas, principalmente como resultado de la persecución humana y la rarefacción de las poblaciones de conejo (Dalbe & Heg 2006, Schaub *et al.* 2010). En las últimas décadas la implantación de diversas medidas (corrección de tendidos eléctricos y programas de reintroducción) ha posibilitado la recuperación de sus poblaciones en muchas zonas europeas (Martínez & Zuberogoitia 2003). En España, la especie se encuentra ampliamente distribuida y está sujeta a fluctuaciones locales relacionadas con cambios en las densidades de conejos. En las últimas décadas, la especie parece haber experimentado un incremento en sus efectivos poblacionales, al menos en ciertas regiones mediterráneas, aunque se precisa de mayor información con objeto de conocer la tendencia real de la población (Martínez & Zuberogoitia 2003).

2.2 Área de estudio.

Este estudio se ha llevado a cabo en un área mediterránea del sureste de España (Región de Murcia) (Fig. 2.1). El área de estudio comprendió dos zonas geográficas disyuntas, de paisaje montañoso (en lo sucesivo denominadas zona norte N y zona sur S), separadas entre sí por una extensa llanura de 40 km, en la que solamente se pueden observar individuos jóvenes en dispersión o individuos flotantes durante los meses de otoño e invierno. Las zonas N y S presentan diferencias marcadas en las características de paisaje, grado de humanización (transformaciones del territorio, usos del suelo) y disponibilidad de conejo, la presa básica del búho real en el área de estudio (Martínez-Sánchez *et al.* 2012, León-Ortega *et al.* 2014). La zona N se caracteriza por la presencia de paisajes abiertos y colinas de suaves pendientes (46-646 msnm), cuyos terrenos están recubiertos por amplias extensiones de matorral (principalmente *Rosmarinus officinalis*, *Stipa tenacissima*, etc.) y reducidos rodales de pinar (*Pinus halepensis*) principalmente distribuidos en vaguadas y umbrías. En las llanuras existen cultivos de regadío y secano, y retazos de vegetación natural, formando un

paisaje heterogéneo (Penteriani *et al.* 2010, León-Ortega *et al.* 2014). Esta zona N tiene una extensión aproximada de 36.000 hectáreas y alberga cuatro áreas protegidas: la ZEPA "Monte el Valle y Sierras de Altaona y Escalona" (ES0000269) con 14.814,25 ha, los LIC "Carrascoy y El Valle" (ES6200002) con 11.833,25 ha y el LIC "Cabezo Gordo" (ES6200013) con 229,46 ha, y parte del Parque Regional "El Valle y Carrascoy" con 17.410 ha. En la zona N existe una de las poblaciones europeas más densas de búhos reales (82 territorios y densidades de 40 parejas / 100 km²; León-Ortega *et al.* 2014) y una elevada disponibilidad de conejos (6 conejos/ha; véase Sánchez *et al.* 2004). En contraste, el relieve es abrupto en la zona S (0-629 m) y su paisaje se forma por vastas extensiones de matorral y árboles dispersos, con escasos y pequeños cultivos de secano en los pies de monte. Esta zona alberga importantes extensiones de terrenos alterados por las actividades humanas, con extensas áreas de minas abandonadas que reemplazan la vegetación natural y muestran contaminación local por metales pesados (Gómez-Ramírez *et al.* 2011, 2012, Espín *et al.* 2014a,b). Tiene una superficie de 33.000 hectáreas y presenta 9 áreas protegidas: las ZEPA "Sierra de la Fausilla" (ES0000199) con 899,24 ha y "La Muela-Cabo Tiñoso" (ES0000264) con 10.938,36 ha, los LIC "Sierra de las Victorias" (ES6200044) con 208,8 ha, "Cabezos del Pericón" (ES6200040) con 493,95 ha, "Sierra de la Fausilla" (ES6200025) con 869,38 ha, "Cabezo de Roldan" (ES6200024) con 1.269,27 ha, "Calblanque, Monte de las Cenizas y Peña del Águila" (ES6200001) con 2.959,02 ha y "La Muela y Cabo Tiñoso" (ES6200015) con 7886,04 ha, y el Parque Regional de "Calblanque, Monte de las Cenizas y Peña de Águila" con 2.822,45 ha. En ambas áreas de estudio existe un alto grado de solapamiento en superficie entre las distintas figuras de áreas protegidas (Abellán *et al.* 2011). Esta zona sur alberga una población menos densa de búhos reales (45 territorios y densidad de 20 parejas /100 km²) y presenta bajas densidades de conejos (Sánchez *et al.* 2004).

Además, para la realización del capítulo 6, la zona S se dividió en dos subzonas (Sureste SE y Suroeste SO), debido al diferente grado de aislamiento geográfico y al grado de antropización que caracterizan estos conjuntos poblacionales, (más detalles capítulo 6).

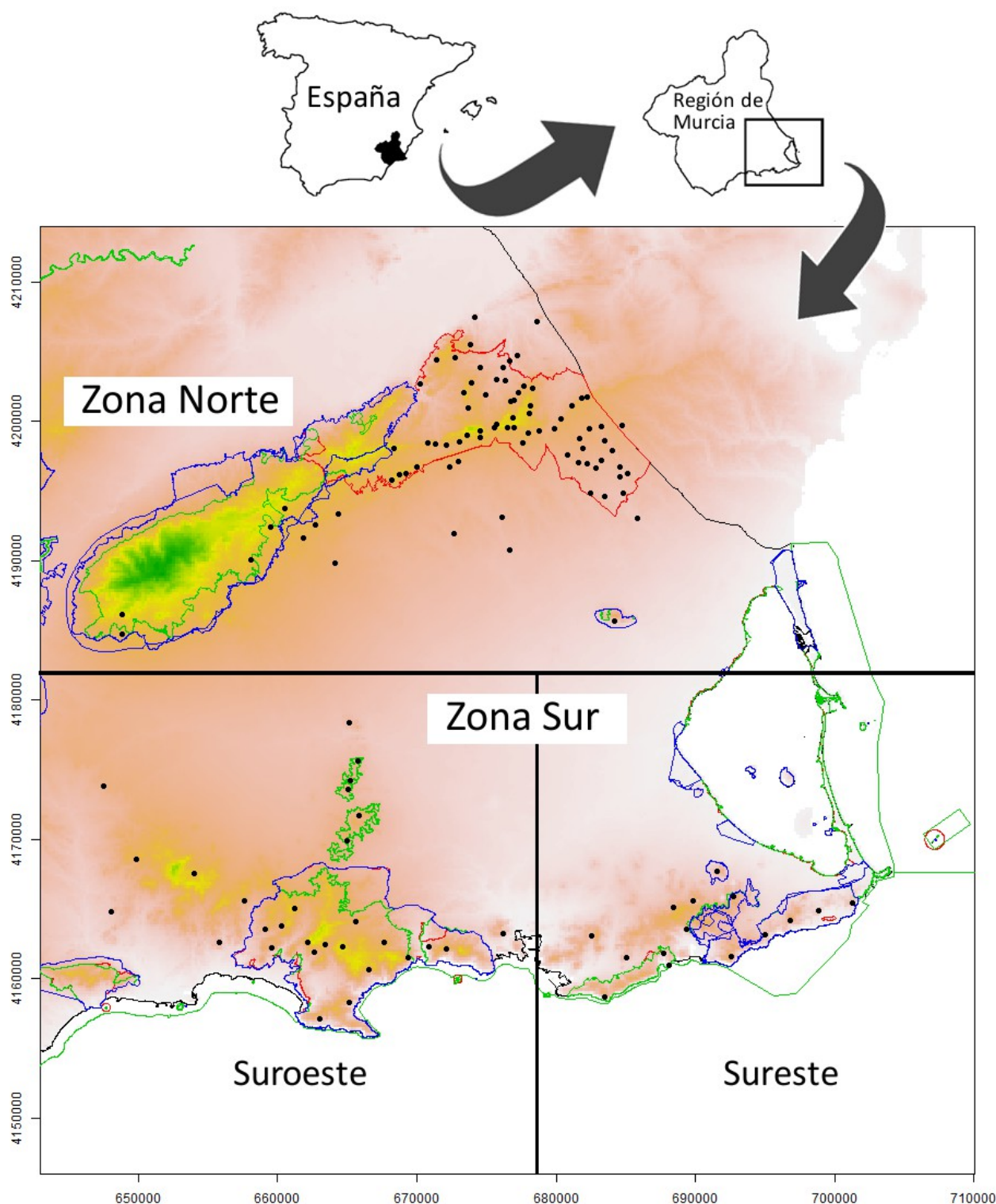


Figura 2.1.- Área de estudio. Los puntos negros representan cada uno de los territorios de búho real muestreados. Las líneas azules representan Parques Regionales, las líneas verdes los Lugares de Interés Comunitario (LIC) y las líneas rojas las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA).



Zona N del Área de estudio *Subzona Sureste*



Zona S del Área de estudio

2.3 Trabajo de campo

2.3.1 Etapa previa

Durante el periodo comprendido entre los años 1999-2005, se realizó un trabajo de campo previo con el fin de localizar la mayoría de territorios y nidos. En esta etapa previa, los búhos reales se localizaron mediante una combinación de métodos que incluyeron: *a)* escucha de vocalizaciones espontáneas de individuos territoriales y *b)* emisión de vocalizaciones grabadas de individuos adultos (desde noviembre hasta febrero, periodo en el que la actividad de los búhos adultos es más intensa (Martínez & Zuberogoitia 2002, Penteriani *et al.* 2002, Marchesi *et al.* 2002)), *c)* visitas a los roquedos y cantiles para detectar posaderos frecuentados y nidos con egagrópilas (octubre-febrero, marzo-julio) (Penteriani *et al.* 2002) y *d)* observación de roquedos potencialmente aptos para la nidificación de la especie durante el día y el atardecer, para ello se utilizaron binoculares de 10 aumentos y telescopios de 20 aumentos con el objetivo de detectar la presencia de individuos en posaderos y nidos (Marchesi *et al.* 2002). Sin embargo, en la fase de estudio de esta tesis doctoral (2006-2014), los territorios de búho real se censaron sistemáticamente mediante la combinación de dos técnicas, la observación directa de roquedos potencialmente aptos para la especie con la ayuda de óptica de campo y la inspección diurna de posaderos y nidos cuando se estaba totalmente seguro de no molestar ni levantar a las hembras de los nidos.

2.3.2 Seguimiento de campo

El presente estudio se ha realizado, principalmente durante el período comprendido entre los años 2006 y 2014. Cada año se visitaron todos los territorios conocidos y se prospectaron todas aquellas zonas cuyas características eran potencialmente aptas para albergar nidos de la especie. Una pareja suele tener más de un nido dentro de su territorio (1-6) y habitualmente el nido suele ser una reciente depresión escarbada en el suelo donde la hembra realiza una puesta de 1-5 huevos (Bettega *et al.* 2011). Una vez que se localizaron los nidos, estos se visitaron al menos cuatro veces durante el periodo comprendido entre el 15 de diciembre y el 15 de julio (ciclo reproductivo central de la especie), este periodo de seis meses se divide en cuatro etapas de un mes y medio cada una: *a)* durante la exhibición del cortejo y la ocupación de un lugar potencialmente apto para la reproducción de una pareja mediante la observación de señales indirectas (deyecciones y plumas de los adultos en posaderos, egagrópilas recientes o restos de presas). Esta visita permitió confirmar el establecimiento de una pareja en un roquedo (ocupación); *b)* durante la incubación de los huevos en el nido para evaluar el número de parejas reproductoras (incubación); *c)* cuando los pollos tenían

una edad de 20-30 días para evaluar la fecha de puesta y el tamaño de pollada (pollos en nido) y *d*) cuando los pollos tenían una edad superior a de 45- 50 días (Steenhof 1987) para cuantificar el número de pollos volantones con éxito por pareja (pollos volantones). Por consiguiente, se consideró “territorio ocupado con éxito” cuando la pareja de búhos tuvo éxito y “territorio ocupado sin éxito” cuando la pareja no se reprodujo o fue comprobado el fracaso durante las inspecciones 2-4 al territorio. En contraposición, se consideró “territorio no ocupado/abandonado” cuando no se detectó la presencia de la pareja en ninguna de las cuatro visitas realizadas al territorio. En cada capítulo se presenta de forma más específica la metodología empleada y el conjuntos de datos seleccionado (territorios y años) para cada correspondiente análisis.

2.3.3 Capturas y marcaje

2.3.3.1 Adultos

Los búhos reales adultos se capturaron mediante tres métodos: *a*) simulación de una intrusión territorial con la combinación de un búho real taxidermizado y una red de caída (Penteriani *et al.* 2007); *b*) usando un cebo-trampa emplazado en el nido cuando los pollos tenían una edad entre 25-35 días de edad (cuando ya son capaces de regular su temperatura corporal, Campioni *et al.* 2013) y *c*) empleo de una red persiana y salabre en nidos y oquedades de fácil acceso (diseño y construcción de José Alfonso Lacalle y Eloy Pérez). A cada ave capturada se le colocó un radio-emisor sujetado al cuerpo del animal con un arnés de pecho con cinta teflón (Biotrack Ltd, Wareham, Dorset, UK), que sitúa el emisor en la espalda del animal en forma de mochila. El emisor contiene un sensor de mercurio que nos permite discriminar la postura del búho y si éste está vivo o muerto, mediante las diferentes frecuencias de emisión del transmisor según la postura o el tiempo transcurrido en una misma posición (Kenward 2001).

Un total de 30 búhos reales fueron capturados y radio-marcados en el área de estudio. Durante el estudio no observamos ningún efecto adverso en el comportamiento y la reproducción de las aves marcadas con radio-emisores. Las mochilas no se eliminaron después del estudio por la dificultad de recapturar el mismo individuo (Penteriani *et al.* 2011). Para localizar los búhos marcados, se realizaban visitas a los territorios ocupados con vehículos todo terreno usando antenas Yagi portátiles de tres elementos conectadas a un receptor de radio seguimiento SIKA (Biotrack; Wareham, Dorset, UK; <http://www.biotrack.co.uk>). En total, se realizaron 183 jornadas nocturnas de radio seguimiento a lo largo de todo el periodo de estudio, recopilando solamente una o dos

Material y métodos generales

posiciones por ave y noche con una frecuencia semanal aproximada entre salidas. Una vez localizadas las aves mediante la técnica de triangulación, se anotaba su posición aproximada y si estaba viva o no.

Del total de búhos radio-marcados (30 en el área de estudio) 22 individuos se consideraron para estimar el área de campeo (capítulo 5). Estos individuos presentaban un número adecuado de radio localizaciones necesarias para su estima (mínimo de 10 radio localizaciones por individuo, ver Kenward 2001). Además de los búhos capturados para el análisis de supervivencia en el área de estudio, se consideraron 33 búhos radio marcados procedentes de la población sevillana de Sierra Norte, que presenta características ecológicas similares, con alta abundancia y densidad poblacional (ver Penteriani *et al.* 2010).

2.3.3.2 Pollos

Los pollos eran capturados en el nido, con una edad de entre 20 a 45 días, edad en la que pueden ser manejados y en la que la entrada al nido no supone una amenaza de abandono por parte de la pareja. El acceso al nido se realizó mediante un descenso previo a pie o por técnicas de escalada (rapel) si el emplazamiento del nido lo requería. En el momento de la llegada al nido se colocó una manta protectora que evitar que los pollos saltasen del nido. Tras tomar las medidas oportunas de seguridad para trabajo en altura, se procedió al descenso de los pollos mediante mochilas de tamaño adecuado. En el suelo se procedió a su análisis (ver apartado 2.3.4. Toma de medidas biométricas y muestras biológicas), para posteriormente se volver a colocar a los pollos en el nido, uno a uno, bajo la manta protectora que se retiró tras una pausa para disminuir el estado de estrés.

2.3.4 Toma de medidas biométricas y muestras biológicas

La toma de medidas biométricas en pollos y adultos se realizó con el fin de determinar la edad y el sexo (sólo para adultos). Las aves se marcaron individualmente mediante anillas metálicas para evitar posibles pseudo-replicaciones en los muestreos, y a su vez se les extrajo sangre para realizar posteriores estudios genéticos y ecotoxicológicos, en colaboración con el grupo de investigación de Biogeografía, Ecología e Evolução del Centro do Ciencias do Mar (CCMAR) y con el Departamento de Ciencias Socio-Sanitarias (Área de Toxicología) de la Universidad de Murcia (Gómez-Ramírez *et al.* 2011, 2012, Espín *et al.* 2014a,b).

La edad de los pollos, en número de días, se determinó en función de las características del crecimiento de las plumas por información previa del registro de medidas biométricas de 15 nidos con pollos donde se conocía la fecha exacta de nacimiento (Penteriani *et al.* 2005b, Ortego 2007), lo que permitió calcular la fenología de puesta de cada pareja.

Los búhos reales pueden empezar a reproducirse en su primer año de vida y la edad de las aves se puede calcular hasta su quinto año (Martínez *et al.* 2002). Por tanto se pudo determinar la edad de los individuos adultos en 4 clases (a1, a2, a3, a>4): el grupo "a1" incluye los individuos en su segundo año de calendario, el grupo "a2" incluye las aves en su tercer año de calendario, el grupo "a3" incluye a las aves en su cuarto año de calendario y el grupo "a>4" que incluye las aves mayores de cinco años de edad. El sexo se determinó usando discriminación por medidas biométricas del cuerpo del animal, que permitió clasificar correctamente el 98,4 % de las aves (Delgado & Penteriani 2004) y además cuando fue posible mediante procesos moleculares con ADN extraído de las muestras de sangre (Griffiths *et al.* 1998).

La extracción de sangre se realizó por investigadores adscritos al Área de Toxicología de la Universidad de Murcia. A cada uno de los ejemplares manipulados se les extrajo sangre mediante la técnica de punción de la vena braquial con aguja 23 G y jeringuilla para obtener de 3 a 4 ml. Todas las muestras se conservaron en diferentes medios, en etanol o con heparina de Litio y se transportaron en refrigeración en bolsas isotérmicas con hielo hasta el laboratorio, donde se almacenaron en congelación a -40°C hasta su análisis.

REFERENCIAS

- Abellán M, Martínez JE, Palazón JA, Esteve MA, Calvo JF (2011) Efficiency of a protected-area network in a Mediterranean region: a multispecies assessment with raptors. *Environ Manage* 47: 983–991.
- Bettega C, Delgado MM, Campioni L, Pedrini P, Penteriani V (2011) The quality of chicks and breeding output do not differ between first and replacement clutches in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ornis Fennica* 88: 217–225
- BirdLife International (2015). Species factsheet: *Bubo bubo*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 12/05/2015
- Camacho C (2013). Early age at first breeding and high natal philopatry in the red-necked nightjar *Caprimulgus ruficollis*. *Ibis* 156: 442–445.
- Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Bastianelli G, Fernández N, Penteriani V (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived territorial species. *Oecologia* 172: 371–385
- Dalbeck L, Heg D (2006) Reproductive success of a reintroduced population of eagle owls *Bubo bubo* in relation to habitat characteristics in the Eifel Germany. *Ardea* 94: 3–21
- Delgado MM, Penteriani V (2004) Gender determination of Eurasian eagle owls (*Bubo bubo*) by morphology. *J Raptor Res* 38: 375–377
- Delgado MM, Penteriani V (2007) Vocal behaviour and neighbour spatial arrangement during vocal displays in eagle owls (*Bubo bubo*). *J Zool (Lond)* 271: 3–10
- Donazar JA (1987) Geographic variations in the diet of the eagle owls in western Mediterranean Europe. Pp 220–224 En: Nero RW Clark RJ Knapton RJ Hamre RH (Eds) *Biology and conservation of northern forest owl: symposium proceedings General Technical Report RM-142 USDA Forest Service Fort Collins USA*
- Espín S, Martínez-López E, León-Ortega M, Calvo JF, García-Fernández AJ (2014a) Factors that influence mercury concentrations in nestling eagle owls (*Bubo bubo*). *Sci Total Environ* 470–471C:1132–1139
- Espín S, Martínez-López E, León-Ortega M, Martínez JE, García-Fernández AJ (2014b) Oxidative stress biomarkers in Eurasian eagle owls (*Bubo bubo*) in three different scenarios of heavy metal exposure. *Environ Res* 131:134–144
- Fernández-de-Simón J, Díaz-Ruiz F, Cirilli F, Tortosa FS, Villafuerte R, Ferreras P (2014) Role of prey and intraspecific density dependence on the population growth of an avian top predator.

Acta Oecol 60: 1–6

- Gómez-Ramírez P, Martínez-López E, María-Mojica P, León-Ortega O, García-Fernández AJ (2011) Blood lead levels and δ -ALAD inhibition in nestlings of Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) to assess lead exposure associated to an abandoned mining area. *Ecotoxicology* 20: 131–138
- Gómez-Ramírez P, Martínez-López E, García-Fernández AJ, Zweers AJ, Van den Brink NW (2012) Organohalogen exposure in a Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) population from Southeastern Spain: Temporal-spatial trends and risk assessment. *Chemosphere* 88: 903–911
- Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJG (1998) A DNA test to sex most birds. *Mol. Ecol.* 7: 1071–1075.
- Kenward RE (2001). *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. 2nd ed. London: Academic Press.
- León-Ortega M, González-Wangüemert M, Martínez JE, Calvo JF (2014) Spatial patterns of genetic diversity in Mediterranean eagle owl *Bubo bubo* populations. *Ardeola* 61: 45–62
- Lourenco R (2006) The food habits of Eurasian eagle owls in Southern Portugal. *J Raptor Res* 40 (4): 297–300
- Lourenço R, Penteriani V, Delgado MM, Marchi-Bartolozzi M, Rabaça JE (2011a) Kill before being killed: an experimental approach supports the predator–removal hypothesis as a determinant of intraguild predation in top predators. *Behav Ecol Sociobiol* 65:1709–1714
- Lourenço R, Santos S, Rabaça JE, Penteriani V (2011b) Superpredation patterns in four large European raptors. *Popul Ecol* 53: 175–185.
- Marchesi L, Sergio F, Pedrini P (2002) Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 144: E164–E177
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2002) Factors affecting the vocal behaviour of eagle owl *Bubo bubo*: Effects of sex and territorial status *Ardeola* 49: 1–9
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2003). El búho real (*Bubo bubo*). In R, Martí & JC Del Moral (Eds.), *Atlas de las Aves Reproductoras de España*: 316–317. DGCN-SEO, Madrid.
- Martínez JA, Zuberogoitia I, Alonso R (2002) *Rapaces Nocturnas. Guía para la determinación de la edad y el sexo en las estrigiformes ibéricas*. Madrid: Monticola.
- Martínez-Sánchez R (2012) Ecología trófica del búho real *Bubo bubo* Linnaeus, 1758) en poblaciones del sureste ibérico. Proyecto Fin de Carrera. Universidad de Murcia. Inedito.
- Mikkola H (1994) Eagle owl. In Tucker GM & Heath MF (eds) *Birds of Europe: their conservation status* Cambridge University Press Cambridge pp 326–327

- Ortego J (2007) Consequences of eagle owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. *Ornis Fennica* 84: 78–90
- Penteriani V, Gallardo M, Cazassus H (2000) Diurnal vocal activity of young eagle owls and its implications in detecting occupied nests. *J Raptor Res* 34: 232–235
- Penteriani V, Gallardo M, Cazassus H (2002) Conspecific density biases passive auditory surveys. *J Field Ornithol* 73: 387–391
- Penteriani V, Delgado MM (2008) Owls may use faeces and prey feathers to signal current reproduction. *PLoS ONE* 3(8): e3014.
- Penteriani V, Sergio F, Delgado MM, Gallardo M, Ferrer M (2005a) Biases in population diet studies due to sampling in heterogeneous environments: a case study with the eagle owl. *J. Field. Ornithol.* 76: 237–244.
- Penteriani V, Delgado MM, Maggio C, Aradis A, Sergio F (2005b) Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 147: 155–168
- Penteriani V, Delgado MM, Alonso-Álvarez C, Sergio F (2007). The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owls signal by badge brightness. *Behav. Ecol.* 18: 143–147.
- Penteriani V, Delgado MM, Pérez-García JM, Botella F, García S, Sánchez-Zapata JA, León-Ortega ML, Martínez JE, Calvo JF, Ortego J, Penteriani G, Melletti M, Krugersberg I, Mora O (2010) Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression. *Ornis Fennica* 87: 135–143
- Penteriani V, Delgado MM, Stigliano R, Campioni L, Sánchez M (2014) Owl dusk chorus is related to the quality of individuals and nest-sites. *Ibis* 156: 892–895.
- Pérez-García JM, Sánchez-Zapata JA, Botella F (2012) Distribution and breeding performance of a high-density eagle owl *Bubo bubo* population in southeast Spain. *Bird Study* 59: 22–28
- Sánchez MA, Sánchez-Zapata JA, Díez de Revenga E (2004) El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en la Región de Murcia. En *Actas del II Congreso de la Naturaleza de la Región de Murcia*: 169–179. ANSE, Murcia.
- Schaub M, Aebischer A, Giménez O, Berger S, Arlettaz R (2010) Massive immigration balances high anthropogenic mortality in a stable eagle owl population: Lessons for conservation. *Biol. Conserv.* 143: 1911–1918.
- Steenhof K (1987) Assessing raptor reproductive success and productivity. In Pendleton G, Millsap BA, Cline KW, Bird DM (eds), *Raptor Management Techniques Manual*: 157–170. National Wildlife Federation, Washington, DC.

Material y métodos generales

Zuberogoitia I, Torres JJ, Martínez JA (2003) Reforzamiento poblacional del búho real *Bubo bubo* en Bizkaia (España). *Ardeola* 50: 237-244.

CAPÍTULO 3.
OCUPACIÓN TERRITORIAL Y ÉXITO REPRODUCTOR: PARÁMETROS Y FACTORES
RELACIONADOS.



3.1 INTRODUCCIÓN

La ecología de la reproducción ha suscitado gran interés entre los investigadores y gestores medioambientales, pues el conocimiento de los parámetros relacionados con la reproducción y la ecología de poblaciones, son de gran utilidad a la hora de estudiar procesos ecológicos que pueden explicar dinámicas y tendencias poblacionales, o incluso indicar cuáles son los factores que pueden determinar estos parámetros y su variación. Además, para especies territoriales de larga vida, la elección y ocupación de un territorio previo a la reproducción es un proceso de vital trascendencia tanto para el éxito reproductor como para el balance demográfico de la población (Carrete *et al.* 2002, Martínez *et al.* 2006). El proceso de elección de un territorio está influenciado por diversos factores ambientales relevantes relacionados con el mecanismo de selección de hábitat a diferentes escalas espaciales de estudio, en la que la disponibilidad de presas, la orografía y las características del paisaje constituyen los principales factores para muchas especies de rapaces (Penteriani *et al.* 2001b, Martínez *et al.* 2003, Brambilla *et al.* 2006, Di Vittorio *et al.* 2012, Di Vittorio & López-López 2014, Sovern *et al.* 2014)). El conocimiento de los factores relacionados con la ocupación territorial en aves de presa resulta primordial de cara al establecimiento de propuestas de conservación en los paisajes mediterráneos, debido a que una buena parte de las especies suelen ser sensibles a la alteración del hábitat y a las molestias (Marchesi *et al.* 2002, Penteriani *et al.* 2004, Ontiveros *et al.* 2004, Brambilla *et al.* 2006).

El comportamiento territorial conlleva una compensación entre los costes de búsqueda y mantenimiento de un territorio y sus beneficios potenciales en la reproducción (Gordon 1997, Adams 2001). Las especies territoriales exhiben interacciones intra e interespecíficas, de manera que la proximidad de competidores puede condicionar la organización espacial de los territorios y por consiguiente la ocupación (Martínez *et al.* 2008, Brambilla *et al.* 2010, Yackulic *et al.* 2014). Es un hecho común que las aves de presa tiendan a espaciar regularmente sus territorios (Solonen 1993, Marchesi *et al.* 2002, Hakkarainen *et al.* 2004) lo que puede interpretarse como una estrategia tendente a minimizar el gasto de tiempo y energía necesario para la defensa y para el aprovechamiento de los recursos tróficos del territorio (Newton 1979). La distancia entre parejas vecinas es denso-dependiente y además una consecuencia de la intensidad de la competencia, considerándose como un factor relevante en la decisión de ocupar un territorio (Krüger 2002) y en el éxito reproductor (Krüger 2004, Sergio *et al.* 2004a).

Las características del hábitat y las relaciones de competencia no son los únicos factores determinantes en la ocupación del territorio. Estudios previos han puesto de manifiesto las relaciones entre la ocupación del territorio y otros factores tales como las perturbaciones naturales (Lee *et al.* 2012), la filopatría (Flynn *et al.* 1999), la dispersión (Wiklund 1996, Boughton 2000), la abundancia de presas (Royle *et al.* 2005, Tempel & Gutiérrez 2013) y el estado reproductivo de la especie en el año previo (Martínez *et al.* 2006, MacKenzie *et al.* 2009, Jiménez-Franco *et al.* 2013). De esta manera, el estudio de la dinámica de ocupación territorial y el éxito reproductivo puede proporcionar información de enorme utilidad sobre el estado y la viabilidad de las poblaciones (Ferrer & Donazar 1996).

Considerando el modelo de distribución despótica ideal (IDD), la calidad del territorio, en especies estrictamente territoriales, puede condicionar el éxito reproductor, la supervivencia y otros parámetros demográficos de la población (Sutherland 1996, Newton 1998), por lo que: *a*) los territorios con mayor tasa de ocupación son los más productivos (Korpimäki 1988, Newton 1991, Sergio & Bogliani 1999) y *b*) las parejas reproductoras que regentan territorios de alta calidad producen un elevado número de descendientes (Newton 1998, Sergio *et al.* 2003, Brambilla & Bionda 2013). De hecho, la frecuencia de ocupación se ha considerado como una medida de calidad territorial (Sergio & Newton 2003).

Las rapaces se encuentran entre los grupos de aves que exhiben fidelidad a sus territorios y nidos (Krüger 2002, Jiménez-Franco *et al.* 2013). En estas especies, normalmente, la fidelidad territorial sigue la regla “ganar y permanecer; perder y cambiar” (*win-stay; lose-switch*; Shields *et al.* 1988, Schmidt 2004), lo que sugiere que los individuos son capaces de evaluar su éxito reproductivo previo para decidir si ocupan o no el mismo territorio al año siguiente. Este patrón atribuido a la calidad del individuo se puede utilizar de cara a la aplicación de medidas de gestión efectivas encaminadas a incrementar la reocupación territorial (Jiménez-Franco *et al.* 2013).

La especie modelo de estudio de esta tesis doctoral, el búho real (*Bubo bubo*), resulta un excelente candidato para evaluar los factores relacionados con la ocupación y el éxito reproductivo considerando sus características ecológicas. Sin embargo, hasta la fecha, las investigaciones realizadas en el búho real sobre este tópico son escasas. Estudios previos en aves territoriales exponen que, la probabilidad de ocupar un territorio, la probabilidad de éxito reproductor y su

productividad, parecen determinadas principalmente por la experiencia reproductiva previa (Martínez *et al.* 2006, MacKenzie *et al.* 2009, 2010). Paralelamente otras investigaciones sobre el búho real han encontrado que la ocupación territorial a largo plazo podría considerarse una medida de calidad de hábitat (Penteriani *et al.* 2001a, 2004, Brambilla & Bionda 2013), ocupándose más frecuentemente los territorios que presentaban un mayor consumo del tipo de presa favorita, sugiriendo que las parejas que regentaban tales territorios eran los de mayor calidad (Marchesi *et al.* 2002). Así pues, cabría esperar que las probabilidades de ocupación y de éxito reproductor de los búhos reales estuvieran determinadas por el éxito en el año previo.

En aves de presa, se ha constatado que las tasas de ocupación permanecen relativamente estables a lo largo del tiempo, incluso cuando la disponibilidad de presas no es suficiente para producir puestas y sacar adelante pollos volantones (Newton 1979, McIntyre 2002). Sin embargo, el éxito reproductor de las especies puede experimentar variaciones temporales inducidas por cambios en las condiciones meteorológicas durante la reproducción (MacKenzie *et al.* 2010, Bionda & Brambilla 2012), por la disponibilidad de presas (Millon *et al.* 2008), por la edad de los progenitores (Ferrer & Bisson 2003) o la calidad del hábitat (Margalida *et al.* 2007), entre otros factores. Por tanto, a largo plazo, predecimos que la tasa de ocupación inter-anual permanecerá relativamente estable pero no el éxito reproductor, que puede sufrir oscilaciones dependiendo de las variaciones en las densidades de conejo (Martínez & Zuberogoitia 2003).

En la región mediterránea, numerosos estudios han señalado que los búhos reales ocupan áreas abruptas con roquedos que les proveen de lugares de nidificación adecuados y oteaderos de defensa territorial y/o alimentación. (Donázar 1988a, Sánchez-Zapata 1999, Martínez & Calvo 2000, Penteriani *et al.* 2001a, Martínez *et al.* 2003), por lo que la irregularidad topográfica es un predictor determinante en la presencia de nidos de esta especie (Martínez *et al.* 2003, Ortego & Díaz 2004). Sin embargo, con el propósito de optimizar los costes energéticos derivados de la actividad de caza, los búhos reales prefieren zonas montañosas de escasa altitud, puesto que el emplazamiento de los nidos en terrenos muy abruptos implica que los traslados de presas puedan resultar limitantes para la especie (Donázar 1988a). Por tanto, cabría esperar que los territorios más abruptos tuvieran mayores tasas de ocupación a escala temporal que los territorios menos abruptos, pero podrían ejercer un efecto negativo sobre el éxito reproductor de los búhos en zonas montañosas.

De esta manera, los territorios de esta especie se encuentran localizados en fondos de valle, a baja altitud, y en las proximidades de la zona de contacto entre los terrenos agro-forestales y las llanuras agrícolas (Penteriani *et al.* 2002b, Marchesi *et al.* 2002). En nuestra área de estudio, las densidades de conejos son elevadas en la zona de contacto entre el pie de monte y los cultivos debido a que en este hábitat encuentra refugio y alimento (Palomares *et al.* 2001, Lombardi *et al.* 2003). Se ha relacionado una elevada productividad del búho real con la heterogeneidad espacial del paisaje, con presencia de áreas abiertas y con la proximidad a los nidos (Donázar 1988a, Penteriani *et al.* 2001a, 2004), por lo que la existencia de paisajes agrícolas extensos, sin disponibilidad de ecotonos, supone una disminución del hábitat de caza idóneo para los búhos. Por tanto, predecimos que existe una relación negativa entre la cantidad de cultivos agrícolas alrededor de los nidos y ambos parámetros.

En contraposición, la ocupación de un territorio por el búho real en ambientes mediterráneos es un proceso jerárquico guiado, a las escalas de paisaje y zonas de campeo, por la disponibilidad de presas (principalmente conejos), estimada a partir de la superficie de matorral mediterráneo (Martínez *et al.* 2003). Además, estas áreas son seleccionadas positivamente por el conejo como lugar de refugio y cría, que combinadas con pequeños parches de cultivo, forman zonas de ecotono que se relacionan con las mayores densidades para la especie (Fa *et al.* 1999, Virgos *et al.* 2003, Calvete *et al.* 2004, Penteriani *et al.* 2015). Así pues cabría esperar, que a mayor superficie de matorral en las inmediaciones de los nidos, la probabilidad de ocupación y éxito fuera mayor debido a una mayor oferta potencial de la presa favorita del búho real.

A su vez, se han atribuido las elevadas densidades de búhos reales en la región mediterránea a la elevada abundancia local de conejos (Pérez-García *et al.* 2012, Fernández de Simón *et al.* 2014), que se ha relacionado con el rendimiento reproductor del búho real (Donázar 1990, Martínez & Calvo 2000, Penteriani *et al.* 2002b, Marchesi *et al.* 2002), como consecuencia de la elevada eficiencia con la que el búho real es capaz de explotar al conejo (Donázar 1988b, Serrano 1998, Penteriani *et al.* 2008). Así pues, la abundancia de conejos puede promover la ocupación y el éxito del búho real, por lo que predecimos que las probabilidades de ocupación y éxito serán mayores en las áreas ricas en conejos respecto a las áreas pobres en conejos.

Por otro lado, se ha demostrado que las actividades humanas llevadas a cabo en las proximidades de los lugares de anidamiento afectan negativamente a las probabilidades de ocupación de nidificación y éxito reproductor de determinadas rapaces (Steidl & Anthony 2000, Martin *et al.* 2009). En el caso del búho real, Martínez *et al.* (2003) han sugerido que las molestias humanas pueden constituir una limitación para el asentamiento de parejas en áreas potencialmente aptas para el anidamiento y determinar fracasos durante la incubación, el periodo más crítico de la reproducción de la especie (Penteriani *et al.* 2005). De hecho, suele ser frecuente que la hembra abandone la puesta si el nido es descubierto accidentalmente por personas (cazadores, trabajadores forestales, senderistas, recolectores, etc.) que transitan fuera de los caminos forestales (Bettega *et al.* 2011), consecuencia que podría condicionar la reocupación de nidos abandonados. Por tanto, cabría esperar una relación negativa entre la proximidad de los caminos y el éxito reproductor de los búhos reales.

En este capítulo se estiman los principales parámetros reproductivos de la población de búho real estudiada y se analizan los factores que influyen en los procesos de elección de un territorio y en el éxito reproductor de las dos zonas del área de estudio, para ello se usan modelos jerárquicos de múltiples años y estados de ocupación territorial. El objetivo principal del capítulo se centra en la elaboración de modelos de estimación que asumen la detección imperfecta y que expliquen la variabilidad en la probabilidad de ocupación y en el éxito reproductor, en función de cinco tipos distintos de variables explicativas: *a)* suceso previo, *b)* factor temporal (año) , *c)* características del paisaje (relieve y usos del suelo), *d)* presión humana (proximidad de caminos a los nidos) y *e)* zona (dos poblaciones de búhos reales con diferentes densidades de conejos).

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Trabajo de campo

Se seleccionaron dos conjuntos de datos con el fin de abordar cada uno de los objetivos propuestos, por lo que, *a*) para estimar los parámetros reproductivos que caracterizan a la población y a las zonas consideradas del área de estudio, se analizaron todos los datos disponibles obtenidos a lo largo del seguimiento de la población de búho real estudiada (periodo 1999-2014), donde el número medio de territorios controlados por año fue de $68,75 \pm 41,10$, rango de 18 -127 territorios para toda la población ($44,56 \pm 28,12$, rango de 12-82 y $24,31 \pm 14,04$, rango 8-45 territorios para zona N y S respectivamente), sin embargo, *b*) para determinar cuáles son los factores relacionados con la ocupación y el éxito reproductor, así como estimar la probabilidades de ocupación y éxito considerando la detección imperfecta de la especie, se consideró un número más acotado de territorios y años, 72 territorios (49 y 23 territorios de las zonas N y S del área de estudio respectivamente) y el periodo comprendido entre 2006 y 2012, en los que se realizó un seguimiento sistemático de los territorios con el fin de incorporar las probabilidades de detección para la especie, en función de las visitas realizadas al territorio. Por tanto, para este segundo conjunto de datos, cuatro visitas de manera sistemática a lo largo del periodo central del ciclo reproductivo de la especie (del 15 de diciembre al 15 de julio) se realizaron cada año, prospectando todas aquellas zonas cuyas características eran potencialmente aptas para albergar nidos de la especie. Las visitas se realizaron en cuatro etapas, coincidiendo con los distintas etapas del ciclo reproductivo: *a*) cortejo, *b*) incubación, *c*) pollos en nido, *d*) pollos volantones (para más detalles del seguimiento ver apartado 2.3.2 del capítulo 2 Material y métodos generales). Siguiendo la terminología propuesta por Steenhof 1987, la ocupación de un territorio se consideró cuando se produjo la observación de señales y evidencias de la presencia de la especie, tales como deyecciones, egagrópilas recientes y restos de presas en posaderos, o cuando se observaban a las aves o sus indicios de reproducción temprana, como son la observación de nidos arreglados, hembras incubando o nidos con pollos pequeños (Martínez et al 2006, Jiménez-Franco et al 2011). El éxito reproductor se determinó cuando se observaban pollos volantones con una edad superior a 45- 50 días. Por consiguiente, se consideró un “territorio ocupado con éxito” cuando la pareja de búhos tuvo éxito y un “territorio ocupado sin éxito” cuando la pareja no se reprodujo o se confirmó el fracaso durante las inspecciones al territorio. En contraposición, se consideró un “territorio no ocupado/abandonado” cuando no fue detectada la presencia de los individuos en ninguna de las cuatro visitas realizadas al territorio. De esta forma, obtenemos los 3 estados de ocupación territorial (no ocupado, ocupado sin

éxito y ocupado con éxito), además de las variables independientes estado previo (*ESTADO*) y año (*AÑO*), para así modelar los parámetros de probabilidad de ocupación territorial (ψ) y probabilidad de éxito reproductivo (R) de los territorios de búho real muestreados.

3.2.2 *Parámetros reproductores y fenología*

A partir del seguimiento de los territorios de búho real, se estimaron los siguientes parámetros:

- Tasa de ocupación territorial: proporción del número de territorios ocupados respecto al número de territorios disponibles.
- Tasa de ocupación media anual: proporción del número medio de territorios ocupados por año.
- Tasa de puesta: proporción del número de parejas que inician la puesta respecto al número de ocupaciones territoriales.
- Fecha media de puesta: día y periodo medio de inicio de incubación.
- Número de pollos volantones.
- Tasa de éxito reproductor: proporción del número de eventos reproductores con éxito respecto del número de ocupaciones territoriales.
- Productividad: número de pollos que vuelan respecto del número de parejas territoriales, parejas reproductoras y parejas con éxito.

La fecha de puesta se estimó de manera indirecta a partir de la estima de la edad de los pollos, considerando un período de incubación medio de 35 días (Mikkola 1994). La edad de los pollos se determinó por diferencias morfológicas y características del desarrollo del plumaje, usando como referencias observacionales personales de pollos en 15 nidos de fecha de nacimiento conocida y las descripciones presentadas en la obra de Penteriani *et al.* (2005).

3.2.3. *Caracterización del entorno de anidamiento y predicciones asociadas*

La localización de los nidos se registró mediante un GPS, y se incorporó a un Sistema de Información Geográfica (GRASS v.5.0.2; Neteler & Mitasova 2002). Se han cuantificado un total de 7 variables (tabla 3.1): las variables *ESTADO* y *AÑO* consideran respectivamente el estado previo del territorio y el factor temporal interanual, ambas covariables son predefinidas en el análisis de MacKenzie *et al.* (2010); las variables *ABRUP*, *MAT* y *CULT*, exponen los aspectos

Ocupación y éxito reproductor

fisiográficos y los usos del entorno del nido; la variable *ZONA* trata de cuantificar posibles diferencias espaciales en la ocupación y el éxito en función de la densidad de conejo; y la variable *DIST* cuantifica la distancia lineal entre el nido y el camino forestal más cercano a él (humanización del entorno del nido). La cuantificación de las variables de orografía, hábitat y humanización para cada nido se ha realizado sobre un círculo de radio de 1 km (Penteriani *et al.* 2002b). El centro de actividad o nido de las parejas se dispuso siempre en la posición central. La variable de humanización se cuantificó mediante la distancia lineal al camino más cercano. Todas las covariables cuantitativas se normalizaron para su análisis, restando a cada valor la media de cada covariable y dividiendo por su desviación estándar.

Para cada una de nuestras hipótesis hicimos predicciones específicas sobre el efecto de las covariables en las dos clases de parámetros fundamentales en la dinámica de poblacional, ψ y R (ver tabla 3.1).



Entorno de anidamiento del búho real, Sierra de Altaona.

Tabla 3.1.- Descripción de las variables utilizadas e hipótesis relacionadas en los modelos de ocupación y éxito reproductor del búho real en el sureste Ibérico. ψ y R son los parámetros ecológicos de probabilidad de ocupación y reproducción respectivamente. Se indica la fuerza de predicción y las tendencias esperadas en relación a las hipótesis expuestas.

Variable	Descripción	Hipótesis Relaciones	Predicciones ecológicas ψ y R
<i>ESTADO</i>	Estado previo de ocupación del territorio: 0 (territorio no ocupado), 1 (ocupado sin éxito en la reproducción), 2 (ocupado con éxito en la reproducción).	El suceso previo condiciona positivamente la reocupación y el éxito reproductor.	$\psi(++), R(++)$
<i>AÑO</i>	Sesiones durante el periodo de estudio (2006-2012).	El factor temporal no infiere variaciones en la ocupación pero si en el éxito reproductor.	$\psi(0), R(+/-)$
<i>ABRUP</i>	Abruptosidad media en 1 Km de radio alrededor de los nidos (m).	La Abruptosidad condiciona positivamente la ocupación pero negativamente el éxito reproductor.	$\psi(+), R(-)$
<i>CULT</i>	Superficie cubierta por cultivos de secano y regadío en 1 Km de radio alrededor de los nidos (m ²).	Los cultivos tienen un efecto negativo sobre la ocupación y el éxito reproductor.	$\psi(-), R(-)$
<i>MAT</i>	Superficie cubierta por matorral en 1 Km de radio alrededor de los nidos (m ²).	El matorral condiciona positivamente la ocupación y el éxito reproductor.	$\psi(+), R(+)$
<i>ZONA</i>	Hay dos subunidades poblacionales en el área de estudio. 0 (subunidad Sur), 1 (subunidad Norte).	Una mayor abundancia de conejo (área norte vs área sur) condiciona una mayor tasa de ocupación y éxito reproductor en el	$\psi(+), R(+)$
<i>DIST</i>	Distancia a los nidos del sendero o camino forestal más cercano (m).	La proximidad de caminos (como fuentes de perturbación) limita la reocupación territorial y afecta negativamente el éxito	$\psi(-), R(-)$

La dirección de las tendencias predecidas son indicadas con los símbolos + y -, el doble símbolo (+/-) indica cambios temporales en la respuesta, los símbolos dobles (++ o --) indican que se espera una mayor fuerza explicativa en la predicción, y los ceros (0) indican que no se espera relación entre los parámetros y el predictor.

3.2.4. Análisis de datos

3.2.4.1. Modelos de análisis de ocupación de múltiples estados y años.

Aplicamos al conjunto de datos de búho real los modelos de ocupación de múltiples estados y años descritos por MacKenzie *et al.* (2009 y 2010) para estimar los parámetros ecológicos ψ y R , es decir, la probabilidad de que un territorio sea ocupado a tiempo t (ψ_t), y la probabilidad de que los búhos se reproduzcan con éxito puesto que un área de reproducción se ocupó a tiempo t (R_t). Estos modelos incluyen datos de 7 años que corresponden con 6 diferentes sesiones de transición entre estados, además incluyen los tres estados de transición para los territorios: no ocupado (estado $m = 0$), ocupado sin éxito en la reproducción (estado $m = 1$) y ocupado con éxito en la reproducción (estado $m = 2$). Por tanto, definimos los siguientes parámetros: $\psi^{[m]}_{t+1}$ es la probabilidad de que un territorio sea ocupado por el búho real en el año $t+1$, dado el estado previo m (con $m = 0, 1$ o 2 del año t); y $R^{[m]}_{t+1}$ es la probabilidad de éxito reproductor obtenida en un territorio ocupado en el año $t+1$ y determinada por su estado previo m en el año t . Por ejemplo, $\psi^{[0]}_{t+1}$ es la probabilidad de que un territorio no ocupado en el año t , sea ocupado en el año $t+1$ y $R^{[2]}_{t+1}$ es la probabilidad de que un territorio, que se ocupó y tuvo éxito en el año t , se reproduzca con éxito en el año $t+1$. Además, modelamos también las probabilidades de detección de la ocupación y la reproducción siguiendo la parametrización de MacKenzie *et al.* (2009), donde: $p^{[1]}(t, i)$ es la probabilidad de detectar la ocupación durante la visita i dado que un territorio se ocupó sin éxito en el año t ; $p^{[2]}(t, i)$: la probabilidad de detectar la ocupación durante la visita i , dado que un área de nidificación se ocupó por una pareja de búhos que se reprodujeron con éxito en el año t ; delta $\delta(t, i)$: la probabilidad de clasificar un territorio en estado $m = 2$ (es decir, de detectar un territorio con reproducción exitosa), dado que el éxito en la reproducción ocurrió en el año t durante la visita i . En el diseño de modelos, las probabilidades de detección $p1$ y $p2$ son modeladas por defecto en función de las 4 visitas (cortejo, incubación, pollos en nido y pollos volantes); ya que análisis previos indicaron que es la mejor combinación. La probabilidad de detectar el éxito reproductor (δ) pudo calcularse a partir de la segunda visita, por lo que para la primera visita $\delta_{v1} = 0$ y modelada independientemente para las restantes visitas ($\delta_{v2,v3,v4}$) (incubación, pollos en nido, pollos volantes) Las probabilidades de $\psi^{[m]}_{t+1}$ y $R^{[m]}_{t+1}$ se modelaron como funciones lineales-logísticas con las mismas covariables. Por ejemplo:

$$\text{Logit}(\psi^{[m]}_{t+1}) = \beta_{INT} + \beta_{ESTADO} \times ESTADO_m + \beta_{ABRUP} \times ABRUP$$

donde β_{INT} es el intercepto que genera el valor medio para todos los territorios y β_{ESTADO} es el

parámetro que considera el efecto del estado previo m ($ESTADO_m = 0, 1$ ó 2); β_{ABRUP} es la pendiente del parámetro para la relación entre abruptuosidad ($ABRUP$). Por tanto, esperaríamos que $\psi^{[2]}_{t+1} > \psi^{[1]}_{t+1} > \psi^{[0]}_{t+1}$ y que β_{ABRUP} fuera negativo bajo la hipótesis de que los territorios más abruptos con menor proporción de espacios abiertos donde cazar a su presa en el entorno de los nidos tienen menor $\psi^{[m]}_{t+1}$.

3.2.4.2. Selección de los modelos.

La selección del modelo fue en base al criterio de información de Akaike (AIC; Akaike 1973, Burnham & Anderson 2002). Su elección se basa en comparar los AIC de los modelos establecidos seleccionando como mejor modelo el que tiene un valor de AIC más bajo. El Delta AIC para el modelo i th se computó como $AIC_i - \min(AIC)$. Los modelos con $\Delta AIC_i < 2$ pueden considerarse modelos alternativos a los modelos seleccionados. Además, se ha usado el peso de AIC (w) como una medida de importancia relativa para cada modelo (rango de w : 0 a 1), indicando el número 1 el máximo soportado y 0 el mínimo (Burnham & Anderson 2002). Los modelos estadísticos se realizaron con el programa PRESENCE 3.1 (Hines 2006).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Parámetros reproductivos y fenología

Las estimas de los parámetros reproductivos mostraron valores altos. La proporción de eventos reproductores observados y la proporción de eventos observados donde hubo éxito, fue del 88% y 70% respectivamente. Además el número medio de pollos entre los distintos parámetros que describen la productividad también mostró valores altos para las dos zonas de estudio. En la tabla 3.2 se resumen los valores obtenidos para cada uno de los parámetros reproductivos considerados en función de las diferentes zonas y todo el periodo de seguimiento (1999-2014).

La fecha media de puesta fue el 1 de febrero ± 19 días y varió entre el 8 diciembre y 2 de abril incluyendo los 7 casos de puesta de reposición observados.

Ocupación y éxito reproductor

Tabla 3.2.- Parámetros reproductivos y fenología. Valores observados de los parámetros reproductores y fecha de puesta media de los territorios de búho real de las zonas de estudio del sureste de Murcia, durante el periodo comprendido entre 1999-2014.

	Zona N	Zona S	Total
<i>Tasa de ocupación territorial</i>	0,79 ± 0,40 (566)	0,75 ± 0,42 (291)	*0,78 ± 0,41 (857)
<i>Tasa de ocupación media anual</i>	0,82 ± 0,11	0,74 ± 0,14	0,79 ± 0,110
<i>Tasa de puesta</i>	0,88 ± 0,32 (474)	0,87 ± 0,33 (232)	0,88 ± 0,32 (706)
<i>Fecha media de puesta (rango)</i>	1 febrero ± 19 días (8 diciembre-2 abril)	2 febrero ± 17 días (26 diciembre -19 marzo)	1 febrero ± 19 días (8 diciembre-2 abril)
<i>Nº pollos volantes</i>	991	397	1388
<i>Tasa de éxito reproductor</i>	0,71 ± 0,42 (407)	0,67 ± 0,44 (195)	*0,70 ± 0,43 (602)
<i>Productividad media</i>			
<i>por pareja territorial</i>	2,14 ± 1,37	1,84 ± 1,29	2,05 ± 1,35
<i>por pareja reproductora</i>	2,36 ± 1,25	1,99 ± 1,22	2,24 ± 1,25
<i>por pareja con éxito</i>	2,70 ± 0,92	2,40 ± 0,90	2,61 ± 0,93

El número medio de territorios controlados por año para toda la población fue de 68,75 ± 41, rango de 18 -127 territorios y 44,56 ± 28,12, rango de 12-82 y 24,31 ± 14,04, rango 8-44 territorios para zona N y S respectivamente.

3.3.2. Modelos de detección de la ocupación y el éxito reproductor

En cuanto a la evaluación de los modelos de detección de la ocupación y del éxito reproductor, como puede observarse en la tabla 3.3, los valores de p_1 y p_2 fueron relativamente altos, pero mostraron tendencias opuestas conforme avanzaba el periodo reproductor (negativa en los territorios sin éxito y positiva en los territorios con éxito). Los valores de δ indicaron que la probabilidad de detectar un territorio con éxito fue aumentando en cada una de las visitas realizadas, al igual que p_2 , conforme avanzaba la reproducción de la especie, mostrándose valores muy altos para la última visita del periodo reproductor en contraste con la tercera visita. En dicha tabla se exponen las estimas de los parámetros de detección fijados en cada una de las cuatro visitas realizadas para modelar los parámetros $R_t^{[m]}$ y $\psi_t^{[m]}$.

Tabla 3.3.- Tabla representativa de los valores estimados del modelo de detección de la ocupación y el éxito reproductor. Estimaciones de los parámetros de detección fijados en cada visita para modelar los parámetros ecológicos de R y ψ , entre paréntesis se muestra el intervalo de confianza al 95%.

Parámetros de	Visita 1	Visita 2	Visita 3	Visita 4
detección	Cortejo	Incubación	Pollos en nido	Pollos volantones
$p1$	0,75 (0,62-0,84)	0,64 (0,53 – 0,74)	0,50 (0,38 – 0,61)	0,28 (0,17 – 0,41)
$p2$	0,70 (0,63 -0,76)	0,88 (0,83 - 0,92)	0,94 (0,90 - 0,97)	0,95 (0,89 - 0,98)
δ_1	0 (0,00 - 0,00)	.	.	.
δ_{2-4}	.	0,02 (0,09 - 0,05)	0,28 (0,23 - 0,34)	0,93 (0,85 - 0,96)

3.3.3. Modelos de ocupación y éxito reproductor: selección de modelos

La tasa de ocupación territorial media observada para toda la población a lo largo de todo el periodo de estudio fue de 0,82 (IC 95% = 0,78 – 0,89), valor más bajo en contraste a la probabilidad media estimada, de 0,96 (IC 95% = 0,93-0,98), de que un lugar potencial de nidificación fuera ocupado por los búhos reales.

Como se muestra en la tabla 3.4. donde se representa la parametrización de los modelos resultantes de la probabilidad de ocupación (ψ) y las covariables potencialmente relacionadas, el modelo más parsimonioso $\{\psi_{ESTADO}\}$ mostró una variación en las probabilidades de la dinámica de ocupación en función del estado reproductivo previo del año anterior (Fig. 3.1), mientras que los dos modelos alternativos (con $\Delta AIC < 2$) no mostraron una mejora sustancial en el ajuste de estos modelos con las variables adicionales (como indican los valores de probabilidad logarítmica $-2l$). Por lo tanto, no encontramos una relación directa entre las probabilidades de ocupación y las covariables ambientales *CULT* y *ABRUP*. Además, las variables *ZONA* y *AÑO* no estuvieron presentes en ninguno de los modelos seleccionados, mostrando que los factores espaciales y temporales no influían en las probabilidades de la dinámica de ocupación, por lo que fueron constantes durante el periodo de estudio. Por tanto, y en concordancia con el modelo resultante más explicativo $\{\psi_{ESTADO}\}$, las probabilidades de ocupación estimadas en función del estado previo

Ocupación y éxito reproductor

fueron de 0,52 (IC 95% = 0.31 – 0. 72) si el territorio no fue ocupado en el año previo, 0,84 (IC 95% = 0.72 – 0.91) si el territorio fue ocupado sin éxito en el año previo y 0,97 (IC 95% = 0.93 – 0.99) si el territorio fue ocupado con éxito en la reproducción en el año previo (Fig. 3.1).

Tabla 3.4.- Selección del modelo en la dinámica de la probabilidad de ocupación ($\psi_i^{[m]}$). Las cabeceras de las columnas son: número de parámetros (K), cambios en el AIC relativos al modelo de orden más alto (ΔAIC), y el peso de Akaike (w_i).

Modelos	K	AIC	ΔAIC	w_i
ψ_{ESTADO}	25	2193,86	0,00	0,4778
$\psi_{ESTADO+CULT}$	26	2194,55	0,69	0,3384
$\psi_{ESTADO+ABRUP}$	26	2195,85	1,99	0,1767
$\psi_{AÑO+ESTADO+ABRUP}$	31	2203,28	9,42	0,0043
$\psi_{ESTADO+ZONA}$	26	2205,07	11,21	0,0018
$\psi_{AÑO+ESTADO}$	30	2207,22	13,36	0,0006
$\psi_{AÑO+ESTADO+CULT}$	31	2207,22	15,26	0,0002
$\psi_{AÑO*ESTADO}$	40	2209,80	15,94	0,0002
$\psi_{AÑO}$	28	2227,62	33,76	0,0000
$\psi_{CONSTANTE}$	23	2227,81	33,95	0,0000
$\psi_{AÑO+ABRUP}$	29	2229,27	35,41	0,0000
$\psi_{AÑO+CULT}$	29	2231,09	37,23	0,0000
$\psi_{AÑO+ABRUP+CULT}$	30	2232,74	38,88	0,0000
$\psi_{AÑO+ESTADO+ZONA}$	31	2235,49	41,63	0,0000
$\psi_{ZONA+CULT}$	24	2236,54	42,68	0,0000
ψ_{CULT}	23	2236,61	42,75	0,0000
ψ_{ZONA}	23	2236,61	42,75	0,0000
ψ_{ABRUP}	23	2236,61	42,75	0,0000
$\psi_{ABRUP+CULT}$	24	2238,61	44,75	0,0000
$\psi_{ZONA+ABRUP}$	24	2238,61	44,75	0,0000
$\psi_{AÑO+ZONA+ABRUP}$	30	2241,46	47,60	0,0000
$\psi_{AÑO+ZONA+CULT}$	30	2242,60	48,74	0,0000
$\psi_{AÑO+ZONA}$	29	2244,30	50,44	0,0000

La probabilidad de éxito reproductor (R) se modeló de tal manera que la variación anual puede ser diferente dependiendo del estado reproductivo en el previo año y de la abruptuosidad media del territorio ($R_{AÑO + ESTADO + ABRUP}$). La probabilidad de detectar el éxito reproductor, se fijó como 0 para la primera visita y se modeló en función de las restantes ($\delta_{V1=0}, \delta_{V2,V3,V4}$). La probabilidad de detectar la ocupación sin éxito en la reproducción ($p1_{V1,V2,V3,V4}$), y la probabilidad de detectar la ocupación con éxito en la reproducción. ($p2_{V1,V2,V3,V4}$) se modelaron en función de las distintas visitas al territorio. Las covariables consideradas eran el estado previo de año anterior ($ESTADO$), la variación anual ($AÑO$), la abruptuosidad ($ABRUP$), la superficie de cultivos ($CULT$), la subunidad de estudio ($ZONA$) y la accesibilidad al territorio ($DIST$). Los modelos se seleccionaron en función del criterio de información de Akaike (mejor modelo menor valor de AIC). Los modelos alternativos se definieron por un $\Delta AIC < 2$, el peso $AICc$ del modelo (w), el número total de parámetros (K) y el doble de la negativa probabilidad logarítmica para cada modelo ($-2l$)..

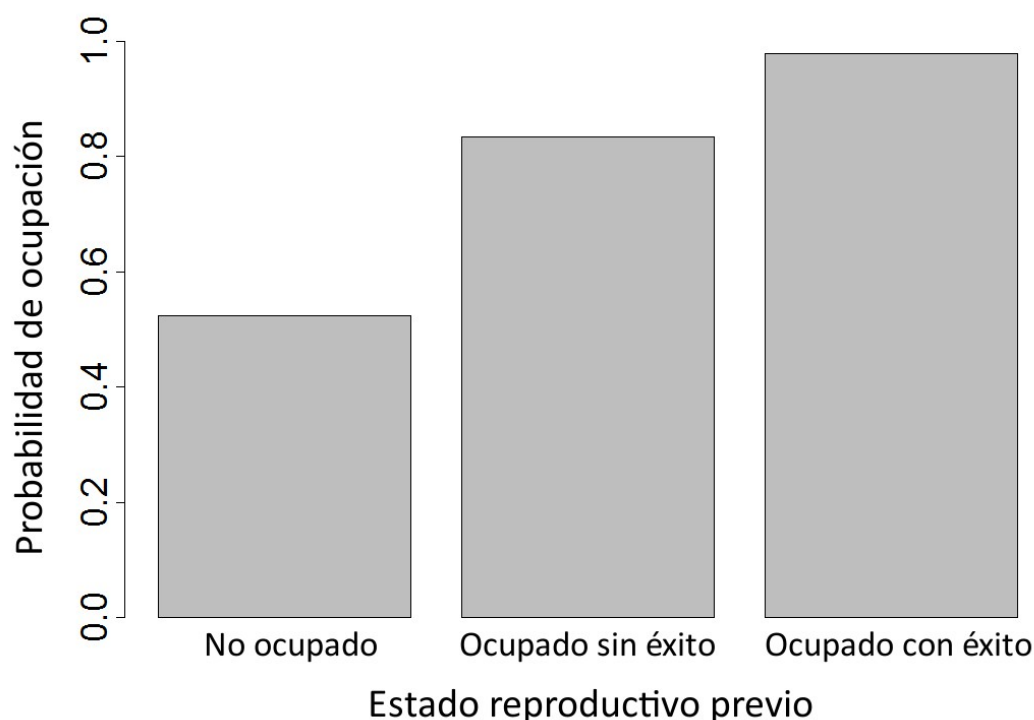


Figura 3.1.- Representación de las probabilidades de la dinámica de ocupación en función del estado reproductivo previo del año anterior para el búho real en el sureste de España.

La tasa media de éxito reproductor observada para toda la población y el periodo de estudio fue de 0,69 (IC 95% = 0,44 – 0,83). Sin embargo, para el modelo más explicativo que considera la detección imperfecta en el muestreo (tabla 3.5), la estima de probabilidad media de éxito reproductor para el conjunto de los tres estados y toda la población de búho real fue de 0,73 (IC 95% = 0,63-0,80). El mejor modelo $\{R_{AÑO} + ESTADO + ABRUP\}$ explicó un 84 % del peso del modelo AICc, sugiriendo: *a)* que había una acusada variación interanual, *b)* que los patrones de variación dependían del estado reproductor de un territorio en el año previo y *c)* mostró un efecto negativo en los territorios más abruptos ($\beta_{ABRUP} = -0,64$, $SD \pm 0.14$). Los factores *CULT* y *MAT* estuvieron presentes respectivamente en los dos modelos siguientes, sin embargo estos modelos tuvieron bajo peso de AICc (*w*) y mostraban valores de $AIC > 2$, indicando que estos factores explicaron una reducida variación en los datos. Las covariables *ZONA* y *DIST* no tuvieron una influencia importante en la probabilidad de éxito reproductor.

Ocupación y éxito reproductor

Tabla 3.5.- Selección del modelo en la dinámica de la probabilidad de reproducción ($R_t^{[m]}$). Las cabeceras de las columnas son: número de parámetros (K), cambios en el AIC relativos al modelo de orden más alto (ΔAIC), y el peso de Akaike (w_i).

Modelos	K	AIC	ΔAIC	w_i
$R_{AÑO + ESTADO + ABRUP}$	25	2193,86	0,00	0,8417
$R_{AÑO + ABRUP + CULT}$	24	2199,54	5,68	0,0492
$R_{AÑO + ABRUP}$	23	2199,69	5,83	0,0456
$R_{AÑO + ABRUP + MAT}$	24	2200,75	6,89	0,0269
$R_{AÑO + ZONA + ABRUP}$	24	2201,65	7,79	0,0171
$R_{AÑO + ABRUP + DIST}$	24	2201,69	7,83	0,0168
$R_{AÑO + ESTADO + MAT}$	25	2206,53	12,67	0,0015
$R_{AÑO + ESTADO + CULT}$	25	2208,17	14,31	0,0007
$R_{ESTADO + ABRUP}$	20	2210,09	16,23	0,0003
$R_{AÑO + ESTADO + DIST}$	25	2211,13	17,27	0,0001
$R_{AÑO + ESTADO + ZONA}$	25	2211,60	17,74	0,0001
$R_{ESTADO + AÑO}$	24	2212,49	18,63	0,0001
$R_{ABRUP + CULT}$	18	2218,92	25,06	0,0000
$R_{AÑO + CULT + MAT}$	24	2219,33	25,47	0,0000
$R_{AÑO + CULT}$	23	2219,76	25,90	0,0000
$R_{ESTADO + MAT}$	20	2220,18	26,32	0,0000
$R_{AÑO + MAT}$	23	2220,54	26,68	0,0000
$R_{AÑO + DIST + CULT}$	24	2221,21	27,35	0,0000
$R_{AÑO + ZONA + MAT}$	24	2221,28	27,42	0,0000
$R_{ESTADO + CULT}$	20	2221,44	27,58	0,0000
$R_{ABRUP + DIST}$	18	2221,63	27,77	0,0000
$R_{AÑO + ZONA + CULT}$	24	2221,73	27,87	0,0000
$R_{AÑO + DIST + MAT}$	24	2222,27	28,41	0,0000
$R_{ESTADO + DIST}$	20	2222,56	28,70	0,0000
$R_{ESTADO + AÑO}$	34	2223,28	29,42	0,0000
R_{ESTADO}	19	2223,82	29,96	0,0000
R_{ABRUP}	17	2223,87	30,01	0,0000
$R_{ZONA + ABRUP}$	18	2225,23	31,37	0,0000
$R_{AÑO + DIST}$	23	2225,24	31,38	0,0000
$R_{ABRUP + MAT}$	18	2225,37	31,51	0,0000
$R_{AÑO + ZONA + DIST}$	24	2226,79	32,93	0,0000
$R_{AÑO + ZONA}$	23	2226,82	32,96	0,0000
$R_{AÑO}$	22	2227,53	33,67	0,0000
$R_{ESTADO + ZONA}$	20	2229,43	35,57	0,0000
$R_{ZONA + MAT}$	18	2239,33	45,47	0,0000
$R_{DIST + CULT}$	18	2239,81	45,95	0,0000
$R_{DIST + MAT}$	18	2240,22	46,36	0,0000
R_{MAT}	17	2241,39	47,53	0,0000
R_{CULT}	17	2242,25	48,39	0,0000
R_{DIST}	17	2242,26	48,40	0,0000
$R_{ZONA + DIST}$	18	2242,79	48,93	0,0000
$R_{ZONA + CULT}$	18	2243,82	49,96	0,0000
R_{ZONA}	17	2245,04	51,18	0,0000
$R_{CONSTANTE}$	17	2247,45	53,59	0,0000

La probabilidad de ocupación dependió solo del estado previo del año anterior, (ψ_{ESTADO}). La probabilidad de detectar el éxito reproductor, se fijó como 0 para la primera visita y se modeló en función de las consecutivas visitas ($\delta_{Y1=0, \delta_{Y2,Y3,Y4}}$). La probabilidad de detectar la ocupación sin éxito en la reproducción ($p_{Y1,Y2,Y3,Y4}$), y la probabilidad de detectar la ocupación con éxito en la reproducción, ($p_{2,Y1,Y2,Y3,Y4}$) se modelaron en función de las distintas visitas al territorio. Las covariables consideradas eran el estado previo de año anterior (ESTADO), la variación anual (AÑO), la abruptuosidad (ABRUP), la superficie de cultivos (CULT), la subunidad de estudio (ZONA) y la accesibilidad al territorio (DIST). Los modelos se seleccionaron en función del criterio de información de Akaike (mejor modelo menor valor de AIC). Los modelos alternativos se definieron por un $\Delta AIC < 2$, el peso AICc del modelo (w), el número total de parámetros (K) y el doble de la negativa probabilidad logarítmica para cada modelo ($-2l$).

Las restantes probabilidades de éxito reproductor, estimadas del mejor modelo para los distintos estados (0, 1 y 2) y años, son representadas con un intervalo del 95% de confianza (como puede observarse en la Fig. 3.2).

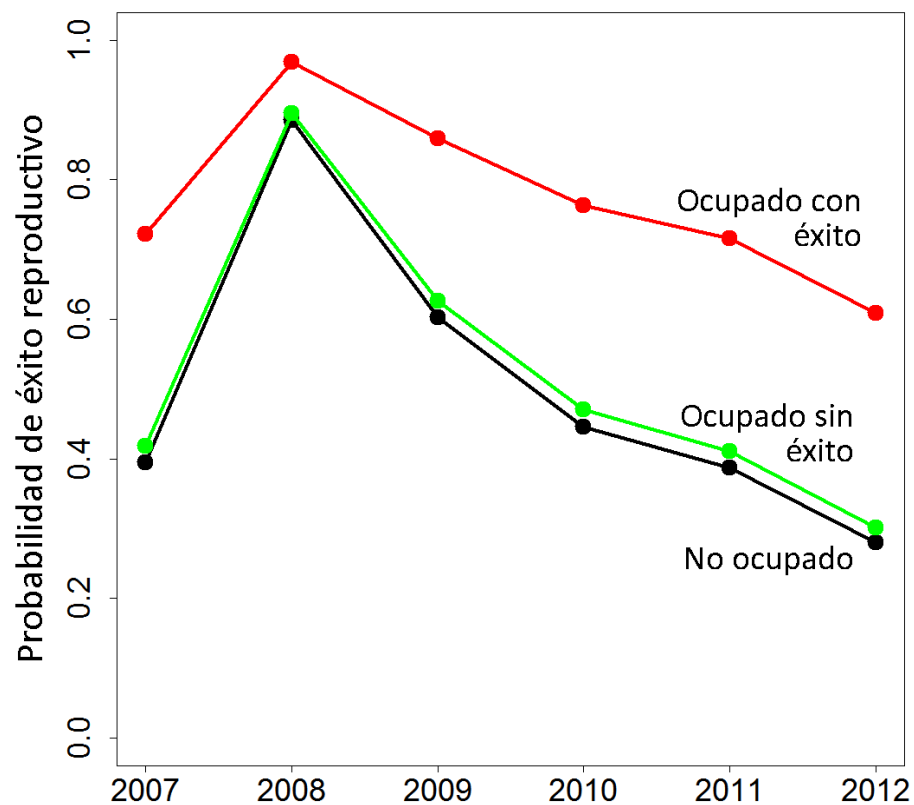


Figura 3.2.- Representación de la variación anual de las probabilidades de éxito reproductor en función del estado previo de ocupación territorial. En color rojo se representan las probabilidades de éxito reproductor si el territorio se ocupó con éxito en el año anterior, en color verde si el territorio se ocupó sin éxito y en negro si el territorio no se ocupó en el año anterior.

En la Fig. 3.3 se representan los valores medios de probabilidad de éxito reproductor en función del rango de abruptuosidad (10 –134 m) mostrado por los territorios.

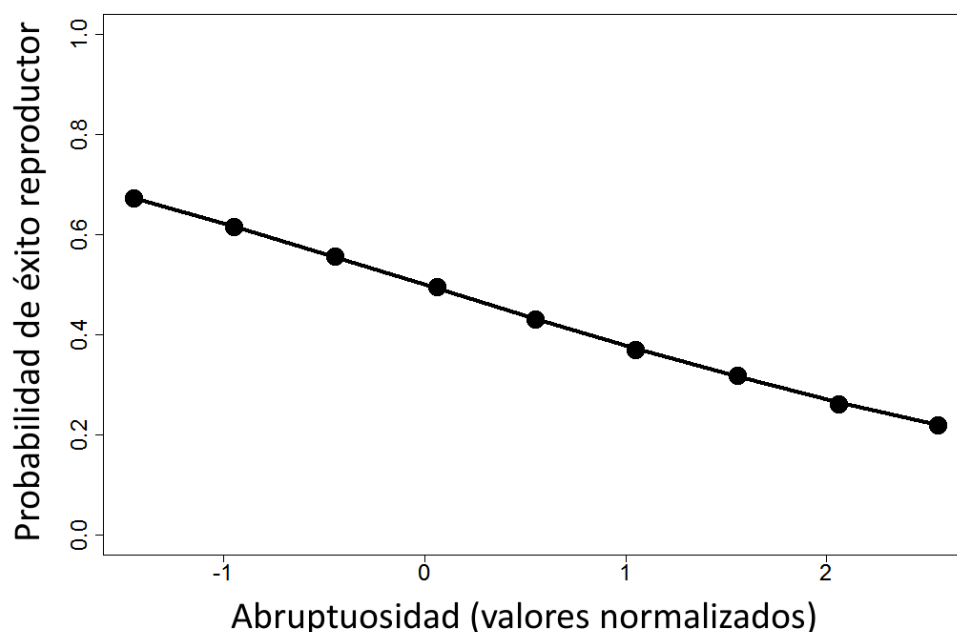


Figura 3.3.- Representación de los valores medios de probabilidad de éxito reproductor en función del rango de abruptuosidad mostrado por los territorios (el eje X representa los valores normalizados del rango de abruptuosidad que esta determinado por los valores observados entre 10 – 134 m).

3.4.DISCUSIÓN

El conocimiento del comportamiento animal resulta esencial de cara a asegurar la fiabilidad de los resultados en los censos de aves (Penteriani *et al.* 2000), especialmente en aquellas especies que son difíciles de monitorear. Nuestros resultados mostraron que la probabilidad de detectar un territorio ocupado fue elevada y constante desde el cortejo hasta la incubación (tabla 3.5), periodo en el que la especie exhibe un fuerte comportamiento territorial mediante la exhibición de vocalizaciones (Martínez & Zuberogoitia 2002, Delgado & Penteriani 2007) y la señalización de posaderos con deyecciones frescas y plumas de presas (Penteriani & Delgado 2008). Sin embargo, la tendencia de ambos parámetros (p_1 y p_2) fue opuesta a partir de la segunda visita al territorio, disminuyendo y aumentando las probabilidades de detección en los territorios sin éxito y con éxito, respectivamente. Este resultado muestra de que las parejas que fracasan al comienzo de la reproducción resultan menos detectables que las parejas con éxito, ya que inmediatamente después de un fracaso la pareja no abandona el territorio, pero los posaderos prominentes manchados con abundantes deyecciones y con presencia de restos de presas no son renovados, por lo que estas

parejas pasan más desapercibidas que las parejas con éxito (Penteriani & Delgado 2008). En consecuencia, a diferencia de p_1 , la estabilidad del parámetro p_2 respondería al hecho de que las parejas con éxito son más detectables porque dejan más señales visuales de su presencia durante más tiempo. De hecho, Penteriani & Delgado (2008) demostraron que la señalización de posaderos con deyecciones y plumas se inicia a finales de septiembre, incrementándose desde diciembre, coincidiendo con el final del cortejo y durante la incubación (primera y segunda visita), hasta el mes de marzo (tercera visita) y disminuye a partir de ahí, durante el periodo del primer vuelo de los pollos fuera del nido (cuarta visita). Por otro lado, los valores de δ mostraron una fuerte variación temporal, desde la no detección de la reproducción en la primera visita, a valores relativamente bajos en la segunda y tercera visita, mostrando valores muy altos para la última visita, por lo que la probabilidad de detección del éxito en la reproducción aumenta considerablemente a medida que avanzamos en el periodo de reproducción de la especie.

Los resultados obtenidos en este capítulo exponen elevados valores en los parámetros de ocupación y éxito reproductor, siendo los valores de las probabilidades estimadas mayores que los valores observados. Esta diferencia se debe al ajuste de los modelos de múltiples estados que asumen la detección imperfecta, ya que los valores observados pueden recoger falsas ausencias. Esta circunstancia es común en la dinámica de ocupación de otras especies territoriales de larga vida difíciles de monitorear (Karanth *et al.* 2009, Sarmiento *et al.* 2010). Además, la estabilidad en la ocupación exhibida por la población estudiada podría ser consecuencia de la elevada y mediana densidad local de conejos en las dos áreas de estudio (Sánchez *et al.* 2004, Ortego & Díaz 2004, Pérez-García *et al.* 2012, Fernández de Simón *et al.* 2014). Una elevada tasa de reemplazo podría constituir otro factor determinante en la estabilidad de la ocupación. Las poblaciones de búho real sufren ratios elevados de mortalidad por electrocución en tendidos eléctricos (Sergio *et al.* 2004b, Martínez *et al.* 2006), lo que conlleva abandonos y cambios en la distribución de los territorios (Sergio *et al.* 2004b). En el área de estudio, la electrocución es la primera causa de mortalidad no natural inducida por el hombre (ver capítulo 4 para más detalles), por lo que la frecuente mortalidad de individuos territoriales podría generar vacantes y reducir las disputas territoriales por el reclutamiento de individuos flotantes en la población reproductora (Pérez-García *et al.* 2012).

El mejor modelo de estado múltiple mostró que el factor “suceso previo” fue el más explicativo de la ocupación de un territorio (tabla 3.4). En concreto, la ocupación previa y el éxito

reproductor previo tuvieron una gran influencia sobre la re-ocupación territorial de los búhos reales. Se ha observado un resultado similar en otros estudios de aves de presa de vida larga, tales como el búho moteado (*Strix occidentalis*) (MacKenzie *et al.* 2011), una especie de hábitos sedentarios (como ocurre en el búho real), o como con la aguililla calzada (*Aquila pennata*), una especie territorial de hábitos migratorios (Martínez *et al.* 2006), donde en este último caso se implica el reconocimiento y el retorno al territorio ocupado previamente desde larga distancia. Como sucede en otras aves, los búhos reales marcan sus posaderos con deyecciones y plumas de presas con el objetivo de comunicar a potenciales intrusos de la presencia de su territorio (individuos flotantes y otros búhos territoriales) (Penteriani & Delgado 2008). Así pues y de acuerdo con estos autores, los eventos de ocupación y éxito a través de la utilización de estas señales podría suministrar pistas a los búhos reales sobre el estatus actual y calidad del territorio. Uno de los factores más determinantes en la dinámica de ocupación territorial es la fidelidad al lugar de nidificación (Linkhart & Reynolds 2007, Jiménez-Franco *et al.* 2013). Al parecer este fenómeno está determinado por la experiencia individual del ave (Hoover 2003). La experiencia reproductiva se ha relacionado con la edad del individuo en las aves de vida larga (Forslund & Pärt 1995). En las especies territoriales, los individuos esperan tener una oportunidad para ocupar un territorio con abundantes recursos (Fernández de Simón *et al.* 2014). Los individuos más jóvenes tienden a ser más inexpertos y ocupan los territorios de peor calidad, que con frecuencia, no favorecen una ocupación continuada por los individuos flotantes. Este hecho indica que estos individuos pueden verse obligados a seguir buscando un territorio adecuado en otras áreas (Penteriani *et al.* 2002a). En contraste, los individuos adultos suelen ser más experimentados y tienden a ocupar los territorios de mayor calidad (Krüger 2002). Esta circunstancia podría favorecer la fidelidad hacia un territorio determinado (Newton & Marquiss 1982), y su consecuente efecto en la dinámica de ocupación territorial. No obstante, los resultados encontrados presentados en este estudio no presentan evidencias directas de este tipo de relaciones, pero estudios preliminares con individuos marcados y recapturados con anillas y emisores sugieren que los búhos reales de nuestra área de estudio utilizan frecuentemente los mismos territorios en años sucesivos con escasos cambios de territorio, producidos principalmente por la muerte de la pareja (Obs. personal).

Las características del paisaje no mostraron una relación con la probabilidad de ocupación (tabla 3.4), a pesar de que estudios previos han encontrado que la irregularidad topográfica y el hábitat preferido por la presa, el matorral, son unos de los principales predictores de la presencia de

nidos por el búho real (Martínez *et al.* 2003, Ortego & Díaz 2004). Por otro lado, la ausencia de relaciones entre la densidad de conejo y la ocupación parece obedecer al hecho de que los búhos reales realicen una búsqueda de puntos adecuados para el anidamiento más que a una selección de características del hábitat relacionadas con la abundancia de presas (Ortego & Díaz 2004).

Recientemente un estudio ha mostrado que las actividades antropogénicas influyen en el abandono territorial por parte del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) (Krueger *et al.* 2015), por lo que podría esperarse un posible efecto negativo en la ocupación derivado de un incremento en la actividad humana en las proximidades de los nidos (Martínez-Abraín *et al.* 2002, Kaisanlahti-Jokimäki *et al.* 2008). Sin embargo, la proximidad, (un factor potencial limitante en la ocupación del búho real) no mostró ninguna relación significativa. En comparación con otras grandes aves de presa, los búhos reales, dado su comportamiento mimético y nocturno, parecen mostrar una aceptable tolerancia a las alteraciones medioambientales inducidas por el hombre (Donázar 1988a). Además, la especie parece estar bien adaptada a la proximidad de humanos, puesto que los territorios más ocupados fueron aquellos con mayor nivel de humanización (Marchesi *et al.* 2002).

El mejor modelo descriptor del éxito reproductor para el búho real incluyó el año, como variable más explicativa, además del estado previo y la irregularidad topográfica (ver tabla 3.5). Los seguimientos de aves rapaces a largo plazo han puesto de manifiesto que las variaciones anuales en las tasas de éxito reproductor son más frecuentes y comunes que las tasas de ocupación territorial (Martínez *et al.* 2006, Seamans & Gutiérrez 2007, McKenzie *et al.* 2010), circunstancia que obedece a fluctuaciones en la disponibilidad de presas (Margalida *et al.* 2007, Millon *et al.* 2008, McIntyre & Schmidt 2012, Paviour 2013). Estudios previos han demostrado que las densidades de los conejos pueden experimentar cambios interanuales debido a las condiciones meteorológicas y a enfermedades (como principales factores) (Beltrán, 1991, Delibes-Mateos *et al.* 2009), por lo que tales variaciones anuales son determinantes en el número de parejas reproductoras y en la productividad (Donázar 1990), así como en la tasa de crecimiento anual de la población de búho real (Fernández de Simón *et al.* 2014), por lo tanto, se podría considerar como un factor determinante en la variación del éxito reproductor de la especie. Así pues, estos resultados pueden deberse a cambios en la disponibilidad de conejo debido a la alternancia irregular de años secos/húmedos y/o a la incidencia de enfermedades infecciosas del conejo en el área de estudio. Ambos factores se han descrito previamente como limitantes en la reproducción del búho real

(Martínez & Calvo 2001, Bionda & Brambilla 2012).

A escalas mayores de paisaje, estudios previos han descrito que la irregularidad topográfica es un descriptor de la presencia de nidos de búho real, hecho que se ha atribuido a la preferencia de la especie por zonas seguras para la nidificación, dificultando el acceso al nido a depredadores y al hombre (Donazar 1988a, Sánchez-Zapata & Calvo 1999, Martínez *et al.* 2003, Ortego & Díaz 2004, Ortego 2007), aun así se muestra una preferencia por cortados rocosos de pequeñas dimensiones y evitando las grandes paredes rocosas (Martínez & Calvo 2000). El mejor modelo expone una relación negativa entre la abruptuosidad y el éxito reproductor, cuyo resultado esta en consonancia con otros trabajos previos en los que se muestra una selección por parte del búho real hacia las zonas de baja altitud, y con fácil acceso a elevadas densidades de presas rentables como conejos o ratas (Marchesi *et al.* 2002, Penteriani *et al.* 2001a, 2002b). La selección de roquedos de reducidas dimensiones, puede resultar ventajosa para el balance energético de un predador nocturno, ya que ocupa ambientes montañosos próximos a zonas con baja cobertura vegetal donde proliferan sus presas (Penteriani *et al.* 2002b). El búho real tiene pequeñas áreas de campeo y exhibe un patrón de movimientos basado en vuelos de corta distancia (Delgado 2008, Campioni *et al.* 2013), por lo que la ubicación de nidos en terrenos poco abruptos, próximos a los terrenos de caza, podría facilitar los continuos vuelos de ascenso y los traslados de presas al nido por parte de los adultos. Además, teniendo en cuenta que se trata con un predador de gran envergadura y que durante la noche no existen corrientes térmicas que faciliten los desplazamientos al nido (Donazar 1988a), la ocupación de roquedos poco abruptos podría suponer una optimización de los costes energéticos derivados de la actividad de caza (Donazar 1988a), y por consiguiente podría facilitar el traslado de las presas e incrementar el éxito reproductor y la productividad de las parejas.

A diferencia de otros estudios en los que se expone una relación entre las características del paisaje y la productividad del búho real en ambientes mediterráneos (Marchesi *et al.* 2002, Penteriani *et al.* 2001a, 2002b, 2004, Ortego 2007), los modelos que incluyeron variables de usos del suelo (matorral y cultivos) no fueron explicativos para el éxito reproductor (ver tabla 3.5). Esto puede deberse a que el entorno de anidamiento está cubierto por extensiones uniformes de matorral y cultivos (con elevada cobertura), que no favorecen el comportamiento de búsqueda y el acceso a las presas por parte del búho real. De hecho, el éxito del búho real se ha relacionado con la heterogeneidad del paisaje, donde las zonas abiertas están en las proximidades de los nidos, este

hecho facilita la captura de conejos y maximiza el balance reproductor (Marchesi *et al.* 2002, Penteriani *et al.* 2004).

La ausencia de relaciones entre las molestias humanas y el éxito reproductor del búho real expuesta por los modelos, contrasta con los resultados obtenidos por otros autores. En este contexto, Strasser & Heath (2013) un trabajo realizado sobre el cernícalo americano (*Falco sparverius*), una especie habituada a la proximidad humana, muestra como las carreteras más frecuentadas afectaron negativamente a la reproducción de la especie causando un incremento en el nivel de estrés y en el abandono de los nidos. A su vez, Margalida *et al.* (2011) describió que la probabilidad del abandono del nido en los buitres negros dependía de la distancia de los trabajadores al nido y de la intensidad del ruido derivado de la actividad humana. Esta ausencia de relación puede ser debida a varios factores, tales como, al menor grado de interacción con el ser humano y a la dificultad de detectar la especie, como consecuencia de sus hábitos nocturnos y su comportamiento conspicuo respectivamente, ya que estos rasgos, lo hacen pasar inadvertido a la presencia humana.

En resumen, la probabilidad de ocupar un determinado territorio y su éxito reproductor parecen determinadas, principalmente por la experiencia reproductiva previa. El hecho de que sólo el estado previo sea la única variable incluida en el mejor modelo de ocupación sugiere que el individuo influye en la elección de un territorio, probablemente determinando su capacidad de atracción (Misenhelter & Rotenberry 2000). Los búhos reales pueden estar calibrando la calidad local medioambiental por la presencia de individuos de la misma especie y éxito en la reproducción, como manera útil de valorar indirectamente la idoneidad del hábitat (Stamps 1991, Muller *et al.* 1997, Serrano *et al.* 2001, Martínez *et al.* 2003), y por consiguiente, debe de ser de gran importancia tanto para el reclutamiento de nuevos individuos como para el establecimiento de nuevas parejas reproductoras en la población (Martínez *et al.* 2006).

Con respecto a la reproducción, y si dejamos aparte el suceso previo, el factor temporal interanual y la irregularidad topográfica condicionan fuertemente el éxito reproductor de las parejas territoriales. De esta manera, en los años con picos máximos en la abundancia de conejos, los territorios ubicados en terrenos de baja altitud y próximos a los terrenos de caza, considerados los de mayor calidad en zonas mediterráneas (Marchesi *et al.* 2002, Penteriani *et al.* 2002b), podrían tener una mayor tasa de ocupación y éxito reproductor porque ofrecerían mayores oportunidades

Ocupación y éxito reproductor

reproductivas tanto para los jóvenes –flotantes– como para los adultos territoriales (Penteriani *et al.* 2002a, Fernández de Simón *et al.* 2014). Por consiguiente, el éxito previo como indicador de la calidad territorial y la experiencia del individuo serían factores más importantes que las posibles variaciones resultantes de la acción de otros factores relacionados con el hábitat y la actividad humana (influyentes en la dinámica de ocupación territorial del búho real).

REFERENCIAS

- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annu Rev Ecol Syst* 32: 277–303
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Petrov BN, Csáki F. 2nd International Symposium on Information Theory, Tsahkadsor, Armenia, USSR, September 2-8, 1971, Budapest: Akadémiai Kiadó, 267-281.
- Beltrán JF (1991) Temporal abundance pattern of the wild rabbit in Doñana, SW Spain. *Mammalia* 55: 591–599
- Bettega C, Delgado MM, Campioni L, Pedrini P, Penteriani V (2011) The quality of chicks and breeding output do not differ between first and replacement clutches in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ornis Fennica* 88: 217–225
- Bionda R, Brambilla M (2012) Rainfall and landscape features affect productivity in an alpine population of eagle owl *Bubo bubo*. *J Ornithol* 153: 167–171
- Boughton DA (2000) The dispersal system of a butterfly: a test of source-sink theory suggests the intermediate-scale hypothesis. *Am. Nat.* 156: 131–144.
- Brambilla M, Rubolini D, Guidali F (2006) Factors affecting breeding hábitat selection in a cliff-nesting peregrine *Falco peregrinus* population. *J. Ornithol.* 147: 428–435.
- Brambilla M, Bassi E, Ceci C, Rubolini D (2010) Environmental factors affecting patterns of distribution and co-occurrence of two competing raptor species. *Ibis* 152: 310–322
- Brambilla M, Bionda R (2013) Variation in productivity and territory occupancy in an eagle owl *Bubo bubo* population. *Ornis Fennica* 90: 50–56
- Bried J, Jouventin P, (1999) Influence of breeding success on fidelity in long-lived birds: an experimental study. *J. Avian Biol.* 20: 392–398.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer, New York
- Calvete C, Estrada R, Angulo E, Cabezas-Ruiz S, (2004). Habitat factors related to wild rabbit conservation in an agricultural landscape. *Landscape Ecol*, 19: 531-542
- Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Bastianelli G, Fernández N, Penteriani V (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived territorial species. *Oecologia* 172: 371–385
- Carrete M, Sánchez-Zapata JA, Martínez JE, Calvo JF (2002) Predicting the implications of conservation management: a territorial occupancy model of Bonelli's eagle in Murcia, Spain.

Oryx 36: 349–356.

Delgado MM, Penteriani V (2007) Vocal behaviour and neighbour spatial arrangement during vocal displays in eagle owls (*Bubo bubo*). J Zool (Lond) 271: 3–10

Delgado MM (2008) Estudio de la dispersión natal de una especie de larga vida: análisis de los patrones de movimiento animal. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.

Delibes-Mateos M, Ferreras P, Villafuerte R (2009). European rabbit population trends and associated factors: a review of the situation in the Iberian Peninsula. Mammal Rev. 39: 124–140.

Di Vittorio M, Sarà M, López-López P (2012) Habitat preferences of Bonelli's eagles *Aquila fasciata* in Sicily. Bird Study 59: 207–217

Di Vittorio M, López-López P (2014) Spatial distribution and breeding performance of golden eagles *Aquila chrysaetos* in Sicily: implications for conservation. Acta Ornithol 49: 33–45

Donazar JA (1988a) Selección del hábitat de nidificación por el búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. Ardeola 35: 233–245

Donazar JA (1988b) Espaciamiento y dispersión de nidos de búho real (*Bubo bubo*) en Navarra (Norte de la Península Ibérica). Munibe 40: 35–38.

Donazar JA (1990) Geographic variation in clutch and brood size of the eagle owl *Bubo bubo* in the western Palearctic. J. Ornithol. 131: 439–443.

Fa JE, Sharples CM, Bell DJ (1999) Habitat correlates of European rabbit *Oryctolagus cuniculus* distribution after the spread of RVHD in Cadiz Province, Spain. J Zool (London) 2491: 83–96

Fernández-de-Simón J, Díaz-Ruiz F, Cirilli F, Tortosa FS, Villafuerte R, Ferreras P (2014) Role of prey and intraspecific density dependence on the population growth of an avian top predator. Acta Oecol 60: 1–6

Ferrer M, Bisson I, (2003) Age and territory-quality effects on fecundity in the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). Auk 120: 180–186.

Ferrer M, Donazar JA (1996) Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. Ecology 77: 69–74.

Flynn L, Nol E, Zharikov Y (1999). Philopatry, nest-site tenacity, and mate fidelity of semipalmated plovers. J. Avian Biol. 30: 47–55.

Forslund P, Pärt T (1995). Age and reproduction in birds – hypotheses and tests. Trends. Ecol. Evol. 10: 374–378.

Gordon DM (1997) The population consequences of territorial behaviour. Trends Ecol. Evol. 12:

63–66.

- Hakkarainen H, Mykrä S, Kurki S, Tornberg R, Jungell S (2004) Competitive interactions among raptors in boreal forests. *Oecologia* 141: 420–424.
- Hines J (2006) PRESENCE2: Software to Estimate Patch Occupancy and Related Parameters. Patuxent Wildlife Research Center, Laurel.
- Hoover JR (2003) Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology* 84: 416–430.
- Jiménez-Franco MV, Martínez JE, Calvo JF (2011). Territorial occupancy dynamics in a forest raptor community. *Oecologia*, 166: 507-516.
- Jiménez-Franco MV, Martínez JE, Pagán I, Calvo JF (2013) Factors determining territory fidelity in a migratory forest raptor the booted eagle *Hieraaetus pennatus*. *J Ornithol* 154: 311–318
- Kaisanlahti-Jokimäki ML, Jokimäki J, Huhta E, Ukkola M, Helle P, Ollila T (2008) Territory occupancy and breeding success of the golden eagle (*Aquila chrysaetos*) around tourist destinations in northern Finland. *Ornis Fennica* 85: 2–12.
- Karanth KK, Nichols JD, Hines JE, Karanth KU, Christensen NL (2009) Patterns and determinants of mammal species occurrence in India. *J Appl Ecol* 46:1189–1200
- Korpimäki E (1988) Effects of territorial quality on occupancy, breeding performance and breeding dispersal in Tengmalm's owl. *J Anim Ecol* 57: 97–108.
- Krüger O (2002) Analysis of nest occupancy and nest reproduction in two sympatric raptors: common buzzard *Buteo buteo* and Northern goshawk *Accipiter gentilis*. *Ecography* 25: 523–532.
- Krüger O (2004) The importance of competition, food, habitat, weather and phenotype for the reproduction of buzzard. *Bird Study* 51: 125–132.
- Krüger SC, Simmons RE, Amar A (2015) Anthropogenic activities influence the abandonment of Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) territories in southern Africa. *Condor* 117:94–107
- Lee DL, Bond ML, Siegel RS (2012). Dynamics of California spotted owl breeding-season site occupancy in burned forests. *Condor* 114:792–802
- Linkhart BD, Reynolds RT (2007). Return rate, fidelity, and dispersal in a breeding population of flammulated owls (*Otus flammeolus*). *Auk* 124: 264–275.
- Lombardi L, Fernández N, Moreno S, Villafuerte R (2003) Habitat-related differences in rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance, distribution, and activity. *J Mammal*, 84 (1): 26-36.

- MacKenzie DI, Nichols JD, Seamans ME, Gutiérrez RJ (2009) Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology* 90: 823–835.
- MacKenzie DI, Seamans ME, Gutiérrez RJ, Nichols JD (2010) Investigating the population dynamics of California spotted owls without marked individuals. *J. Ornithol.* 152 (Suppl. 2): S597–S604.
- MacKenzie DI, Bailey LL, Hines JE, Nichols JD (2011). An integrated model of habitat and species occurrence dynamics. *Methods in Ecol and Evol* 2: 612–622.
- Marchesi L, Sergio F, Pedrini P (2002) Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 144: E164–E177
- Margalida A, González LM, Sánchez R, Oria J, Prada L, Caldera J, Aranda A, Molina JI (2007) A long-term large-scale study of the breeding biology of the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *J Ornithol* 148: 309–322.
- Margalida A, Moreno-Opo R, Arroyo B, Arredondo A (2011) Reconciling the conservation of endangered species with economically important anthropogenic activities: interactions between cork exploitation and the cinereous vulture in Spain. *Anim Conserv* 14: 167–174.
- Martin J, McIntyre CL, Hines JE, Nichols JD, Schmutz JA (2009) Dynamic multistate site occupancy models to evaluate hypotheses relevant to conservation of golden eagle in Denali National Park, Alaska. *Biol Conserv* 142: 2726–2731
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2002) Factors affecting the vocal behaviour of eagle owl *Bubo bubo*: Effects of sex and territorial status *Ardeola* 49: 1–9
- Martínez JA, Zuberogoitia I (2003) El búho real (*Bubo bubo*). In R Martí & JC Del Moral (Eds.), *Atlas de las Aves Reproductoras de España*: 316–317. DGCN-SEO, Madrid.
- Martínez JA, Serrano D, Zuberogoitia I (2003) Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography* 26: 21–28
- Martínez JE, Calvo JF (2000) Selección de hábitat de nidificación por el búho real *Bubo bubo* en ambientes mediterráneos semiáridos. *Ardeola* 47: 215–220
- Martínez JE, Calvo JF (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., Pagán, I. & Calvo, J.F. (2006). Factors influencing territorial occupancy and reproductive output in the Booted Eagle *Hieraaetus pennatus*. *Ibis* 148: 807–819.
- Martínez JE, Martínez JA, Zuberogoitia I, Zabala J, Redpath S, Calvo JF (2008) The effect of intra- and interspecific interactions in the large-scale distribution of cliff-nesting raptors. *Ornis*

Fennica 85: 13–21

- Martínez-Abraín A, Oro D, Ferrís V, Belenguer R (2002) Is growing tourist activity affecting the distribution or number of breeding pairs in a small colony of the Eleonora's falcon. *Anim Biodivers and Conserv* 25: 47–51.
- McIntyre CL. (2002). Patterns in nesting area occupancy and reproductive success of golden eagles (*Aquila chrysaetos*) in Denali National Park and Preserve, Alaska, 1988-99. *J Raptor Res* 36: 50–54.
- McIntyre CL, Schmidt JH (2012). Ecological and environmental correlates of territory occupancy and breeding performance of migratory golden eagles *Aquila chrysaetos* in interior Alaska. *Ibis* 154: 124–135.
- Millon A, Arroyo BE, Bretagnolle V (2008) Variable but predictable prey availability affects predator breeding success: natural versus experimental evidence. *J Zool* 275: 349–358.
- Mikkola H (1994) Eagle owl. In Tucker GM & Heath MF (eds) *Birds of Europe: their conservation status* Cambridge University Press Cambridge pp 326–327
- Misenhelter MD, Rottenberry JT (2000) Choices and consequences of habitat occupancy and nest selection in sage sparrows. *Ecology* 81: 2892–2901.
- Muller KL, Stamps JA, Krishnan VV, Willits NH, (1997) The effects of conspecifics attraction and hábitat quality on habitat selection in terrestrial birds (*Troglodytes aedon*). *American Naturalist* 150: 650–661.
- Neteler M, Mitasova H (2002) *Open Source GIS: A GRASS GIS Approach*. Boston:Kluwer.
- Newton I (1979) *Population ecology of raptors*. T & AD Poyser, Calton, UK.
- Newton I (1991) Habitat variation and population regulation in sparrowhawks. *Ibis* 133 (Suppl. 1): 76–88.
- Newton I (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, London.
- Newton I Marquiss M (1982) Fidelity to breeding area and mate in Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *J Anim Ecol* 51:327-341.
- Ontiveros D, Real J, Balbontín J, Carrete M, Ferreiro E, Ferrer M, Mañosa S, Pleguezuelos JM, Sánchez-Zapata JA (2004) Conservation biology of the Bonelli's eagle in Spain: research and management. *Ardeola* 51: 461–470.
- Ortego J (2007) Consequences of eagle owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. *Ornis Fennica* 84: 78–90

- Ortego J, Díaz M (2004) Habitat preference models for nesting eagle owls *Bubo bubo* in central Spain: how much can be inferred from changes with spatial scale. *Ardeola* 51: 385–394
- Palomares F (2001) Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife Society Bulletin* 29: 578–585.
- Paviour J (2013) Key factors that influence breeding performance in raptors. *The Plymouth Student Scientist* 6: 386–399.
- Penteriani V, Delgado MM (2008) Owls may use faeces and prey feathers to signal current reproduction. *PLoS ONE* 3(8): e3014.
- Penteriani V, Gallardo M, Cazassus H (2000) Diurnal vocal activity of young eagle owls and its implications in detecting occupied nests. *J Raptor Res* 34: 232–235
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P, Cazassus H (2001a) Effects of landscape spatial structure and composition on the settlement of the eagle owl *Bubo bubo* in a Mediterranean habitat. *Ardea* 89: 331–340
- Penteriani V, Faivre B, Frochot B (2001b) An approach to identify factors and levels of nesting habitat selection: a cross-scale analysis of Goshawk preferences. *Ornis Fennica* 78: 159–167.
- Penteriani V, Gallardo M, Cazassus H (2002a) Conspecific density biases passive auditory surveys. *J Field Ornith* 73: 387–391
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P (2002b) Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *J Zool (Lond)* 257: 365–372
- Penteriani V, Delgado MM, Gallardo M, Ferrer M (2004) Spatial heterogeneity and structure of bird populations: a case example with the eagle owl. *Popul Ecol* 46: 185–192
- Penteriani V, Delgado MM, Maggio C, Aradis A, Sergio F (2005) Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 147: 155–168
- Penteriani V, Delgado MM, Bartolommei P, Maggio C, Alonso-Alvarez C, Holloway GJ (2008) Owls and rabbits: predation against substandard individuals of an easy prey. *J Avian Biol* 39: 215–221
- Penteriani V, Delgado MM, Campioni L (2015) Quantifying space use of a long-lived species during the life time scale using individual movement data. *Sci Nat (Naturwissenschaften)* 102:21
- Pérez-García JM, Sánchez-Zapata JA, Botella F (2012) Distribution and breeding performance of a high-density eagle owl *Bubo bubo* population in southeast Spain. *Bird Study* 59: 22–28

- Royle J A, Nichols JD Kéry M (2005) Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110: 353-359.
- Sánchez MA, Sánchez-Zapata JA Díez de Revenga E (2004) El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en la Región de Murcia. En *Actas del II Congreso de la Naturaleza de la Región de Murcia*: 169–179. ANSE, Murcia.
- Sánchez-Zapata JA (1999) Las aves rapaces y su relación con la estructura del paisaje en ambientes mediterráneos semiáridos. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia.
- Sánchez-Zapata JA Calvo JF (1999) Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. *J. Appl. Ecol.* 36: 254–262.
- Sarmiento P, Cruz J, Eira C, Fonseca C (2010) Modeling the occupancy of sympatric carnivorans in a Mediterranean ecosystem. *European J Wild Res* 57(1): 119-131.
- Schmidt KA (2004) Site fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence. *Ecol. Lett.* 7: 176–184.
- Seamans ME, Gutiérrez RJ (2007) Habitat selection in a changing environment: the relationship between habitat alteration and spotted owl territory occupancy and breeding dispersal. *Condor* 109:566-576.
- Sergio F, Bogliani G (1999) Eurasian Hobby density, nest area occupancy, diet, and productivity in relation to intensive agriculture. *Condor* 101: 806–817.
- Shields WM, Cook JR, Hebblewaite ML, Wiles-Ehmann SS (1988) Ideal free coloniality in the swallows. In: Slobodchikoff CN (ed) *The ecology of social behavior*. Academic Press, San Diego, pp 189–228
- Sergio F, Newton I (2003) Occupancy as a measure of territorial quality. *Journal of Animal Ecology* 72: 857–865.
- Sergio F, Pedrini P, Marchesi L (2003) Adaptive selection of foraging and nesting hábitat by black kites (*Milvus migrans*) and its implications for conservation: a multi-scale approach. *Biol. Conserv.* 112: 351–362.
- Sergio F, Rizolli F, Marchesi L, Pedrini P (2004a) The importance of interspecific interactions for breeding-site selection: peregrine falcons seek proximity to raven nests. *Ecography* 27: 818–826.
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Ferrer M, Penteriani V (2004b) Electrocution alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *JAppl Ecol* 41: 836–845.
- Serrano D (1998) Diferencias inter-hábitat en la alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en el valle

- medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola*, 45: 47-53.
- Serrano D, Tella JL, Forero MG, Donazar JA (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *J. Anim. Ecol.* 70: 568–578.
- Solonen T (1993) Spacing of birds of prey in southern Finland. *Ornis Fennica* 70: 129–143.
- Sovern SG, Forsman ED, Olson GS, Biswell BL, Taylor M, Anthony RG (2014) Barred owls and landscape attributes influence territory occupancy of northern spotted owls. *J Wild Managem* 78: 1436–1443.
- Stamps JA (1991) The effect of conspecific on habitat selection in territorial species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 29–36.
- Steenhof K (1987) Assessing raptor reproductive success and productivity. In Pendleton G, Millsap BA, Cline KW, Bird DM (eds), *Raptor Management Techniques Manual*: 157–170. National Wildlife Federation, Washington, DC.
- Steidl RJ, Anthony RG (2000) Experimental effects of human activity on breeding bald eagles. *Ecol Appl* 13: 951-963
- Strasser EH, Heath JA (2013). Reproductive failure of a human-tolerant species, the American kestrel, is associated with stress and human disturbance. *J Appl Ecol* 50: 912–919.
- Sutherland WJ (1996) *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Tempel DJ Gutiérrez RJ (2013) Relation between occupancy and abundance for a territorial species, the california spotted owl. *Conserv Biol* 27(5): 1087-1095.
- Virgos E, Cabezas-Díaz S, Malo A, Lozano J, López-Huertas D (2003) Factors shping European rabbit abundance in continuous and fragmented populations of central Spain. *Acta Theriologica* 48 (1):113–122.
- Wiklund CG (1996) Determinants of dispersal in breeding Merlins (*Falco columbarius*). *Ecology* 77: 1920–1927.
- Yackulic CB, Reid J, Nichols JD, Hines JE, Davis R, Forsman E (2014) The roles of competition and habitat in the dynamics of populations and species distributions. *Ecology* 95: 265–279.



CAPÍTULO 4.
SUPERVIVENCIA: PARÁMETROS Y FACTORES RELACIONADOS



Supervivencia

4.1.INTRODUCCIÓN

El estudio de los parámetros demográficos es esencial para entender los cambios y tendencias en poblaciones de animales salvajes (Moyes *et al.* 2006, Schaub *et al.* 2010, Smith *et al.* 2010, Tenan *et al.* 2012). Dentro de los distintos parámetros demográficos, la supervivencia, se considera uno de los parámetros más importantes en la dinámica poblacional, ya que es uno de los mayores descriptores de la tasa de crecimiento de una población en organismos vivos (Sibly & Hone 2002, Grande *et al.* 2009, Margalida *et al.* 2014). Además, la tasa de supervivencia es un parámetro clave para el seguimiento y gestión de poblaciones con estados de conservación desfavorables, especialmente en el caso de especies de larga vida (Wisdom *et al.* 2000, Hernández-Matías *et al.* 2011). De este modo el entendimiento de los patrones de variación en la supervivencia es un requisito necesario para interpretar las variaciones en las estrategias vitales, así como, los mecanismos de cambios y dinámicas poblacionales (Robinson *et al.* 2010, Smith *et al.* 2014).

Para regiones mediterráneas europeas, no hay información contrastada en la literatura científica sobre supervivencia de rapaces nocturnas, y la poca que hay hace referencia a regiones boreales y templadas de Europa y Norte América para varias especies. Estos estudios revelan que la supervivencia de las rapaces nocturnas: *a)* muestra patrones temporales de variación relacionados con los ciclos de abundancia de alimento y los factores climáticos (Franklin *et al.* 2000, Brommer *et al.* 2002, Seamans *et al.* 2002, Francis & Saurola 2004, Lehikoinen *et al.* 2011, Pavón-Jordán *et al.* 2013); *b)* esta influenciada por la estructura del hábitat (Hakkarainen *et al.* 2008); *c)* decrece con la presencia de infraestructuras humanas (Grilo *et al.* 2012, Thorup *et al.* 2013, Borda de Água *et al.* 2014); y *d)* se reduce por la predación de individuos jóvenes (Sunde 2005). Además, la edad y otras variables relacionadas con el individuo, como el sexo o la condición corporal, son factores determinantes que pueden afectar a la supervivencia. Por otro lado, se han observado variaciones en la mortalidad (en función de la edad y del sexo) en algunas poblaciones de aves salvajes (Tavecchia *et al.* 2001, Martín *et al.* 2007, Rymešová *et al.* 2012). Otros estudios han documentado las tasas más altas tasas de supervivencia para individuos con mejor estado de salud o condición corporal (Dinsmore & Collazo 2003, Hylton *et al.* 2006). Normalmente, las diferencias en las tasas de supervivencia entre machos y hembras son asociadas a un comportamiento diferente y distinta inversión energética durante el periodo reproductor (Liker & Székely 2005, Rymešová *et al.* 2012), pero también se deben a diferencias en el uso de hábitat o en la búsqueda del alimento (Lambertucci *et al.* 2012).

Para el búho real *Bubo bubo*, una especie monógama de larga vida (> 15 años en estado salvaje y > 60 años en cautividad; Penteriani *et al.* 2010) y de comportamiento sedentario y territorial, es probable atribuir una mayor supervivencia a la adquisición de un territorio y al incremento de la experiencia en la búsqueda de alimento (Newton 1989, Martin 1995). Aunque algunos estudios sobre causas de muerte en búhos reales muestran alta mortalidad por electrocución y por persecución directa (Marchesi *et al.* 2002, Sergio *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2006), existe escasa información sobre los factores ecológicos determinantes que afectan a su tasa de supervivencia, tan sólo dos estudios muestran que las tasas de supervivencia incrementan con la edad (Olsson 1997, Schaub *et al.* 2010), aunque en estos trabajos no se tuvo en cuenta otros posibles factores como el sexo. Los estudios anteriormente mencionados usaron las recuperaciones de aves que habían sido anilladas en su nido (Olsson 1997) y datos de búhos muertos recopilados de centros de recuperación de aves y museos de historia natural (Schaub *et al.* 2010). Por lo que, debería considerarse un posible sesgo en la estimación de la supervivencia adulta.

Frecuentemente, la supervivencia puede estimarse usando técnicas basadas en recapturas o recuperaciones de aves anilladas con anillas de color o de metal (o con la combinación de ambas) (Lebreton *et al.* 1992), así como por radio-marcaje (Kenward 2001). Estos métodos se han utilizado en estudios de seguimiento poblacional, que determinaban parámetros demográficos generales en vida silvestre, tales como la inmigración, emigración, supervivencia y tamaño poblacional (Altwegg *et al.* 2003). En particular, el uso de la radio-telemetría representa un método ideal para los estudios de supervivencia, ya que no muestra sesgos en los resultados relativos a largos periodos de la vida de un individuo (Smith *et al.* 2010, Thorup *et al.* 2013).

En este capítulo, el objetivo principal fue evaluar los factores que estaban determinando la supervivencia e identificar las causas de mortalidad en dos poblaciones españolas de búho real, para ello se usó el método de radio seguimiento y los modelos de supervivencia de destino conocido (*known-fate models*). Las dos poblaciones estudiadas se localizaban en áreas caracterizadas por una elevada disponibilidad de conejos (*Oryctolagus cuniculus*), que es la principal presa del búho real (Penteriani *et al.* 2010) y presentar un diferente grado de humanización (tal que el manejo del hábitat y los usos de suelos pueden estar determinando diferencias en las tasas de supervivencia). La alta densidad que esta especie alcanza en nuestras áreas de estudio, nos permite capturar mediante

trampeo un elevado número de individuos territoriales con relativa facilidad (Campioni *et al.* 2013), y por tanto, las poblaciones estudiadas dan una excelente oportunidad para estudiar la supervivencia en una especie de larga vida usando técnicas de radio seguimiento. Los objetivos fueron: *a*) examinar los efectos del sexo y la edad en las tasas de supervivencia de búhos reales, *b*) comparar las tasas de supervivencia entre dos poblaciones, que muestran diferentes presiones humanas y características ambientales, *c*) determinar patrones temporales de supervivencia y *d*) documentar las causas de mortalidad y analizar los factores que influyen en ellas.

4.2 MÉTODOS

4.2.1 Trabajo de campo

Para la realización de este capítulo, se seleccionaron los datos de seguimiento de 30 búhos reales capturados en la población murciana (26 territorios de la zona N y 4 de la zona S) en el periodo comprendido entre 2007 y 2010. Además se incluyeron datos de 33 búhos reales capturados, entre 2003 y 2008 en una población de la Sierra Norte de Sevilla (Mazico montañoso de Sierra Morena, suroeste de España; 37°30' N, 06°03' W; en lo sucesivo denominada como Sevilla), un área de suaves colinas con una altitud entre 60-200 m.s.n.m. (Penteriani *et al.* 2005). Ambas áreas presentan un clima mediterráneo y las mismas características ecológicas respecto a densidad poblacional de búhos reales y a los valores de éxito reproductor (Penteriani *et al.* 2010). Sin embargo el paisaje de Murcia, muestra un mosaico agroforestal de pino carrasco (*Pinus halepensis*), matorrales como el Esparto (*Stippa tennacissima*) y Romero (*Rosmarinus officinalis*) principalmente, campos de cultivo de regadío y secano, con acotados de caza y áreas urbanas. En contraste, Sevilla presenta un paisaje adhesado dominado por encinas (*Quercus ilex*), robles (*Quercus faginea*), pinos piñoneros (*Pinus pinea*), olivos (*Olea europaea*), lentiscos (*Pistacea lentiscus*) y pequeñas plantaciones de eucaliptos (*Eucalyptus sideroxylon*). Además el área se gestiona para especies cinegéticas (principalmente perdices y conejos).

4.2.2 Seguimiento de la supervivencia

Una vez capturados los individuos adultos territoriales y marcados con emisores (para más detalles ver capítulo 2 del apartado de material y métodos generales), se realizó un seguimiento específico con al menos dos eventos de radio localización dentro de 32 intervalos de tres meses a lo largo del estudio. Cuando el búho fue detectado, se procedió a determinar su estado (vivo o muerto); cuando el ave no fue detectado en al menos dos sucesivas salidas de radio localización, el

Supervivencia

ave se consideró como fuera de censo o perdido (por rotura del emisor o finalización de batería...), aun así, se realizaron visitas intensivas de comprobación durante el siguiente trimestre para corroborar este resultado y finalizar su seguimiento.

4.2.3 Análisis de supervivencia

Para estimar la supervivencia y determinar que factores están afectando a la supervivencia de los búhos, se utilizó el modelo de destino conocido (*known-fate models*) con la función de enlace logarítmica (*logit-link*) en el programa MARK (White & Burnham 1999). El uso de la modelización con destino conocido es un método apropiado para estimar los parámetros de supervivencia en estudios de radio-marcaje, en los que se conoce el estado (vivo o muerto) de todos los animales marcados en cada muestreo. Las tasas trimestrales de supervivencia se estimaron en 32 intervalos trimestrales (enero de 2003-diciembre de 2010), usando las 63 historias de vida obtenidas por relocalización de los individuos radio marcados. Las covariables de cada individuo incluyeron el sexo, la edad, la población (Murcia, Sevilla) y dos factores temporales (año y periodo reproductor vs no reproductor). Para testar que variables eran las que más probabilidad tenían de afectar a la supervivencia, se construyó un conjunto de modelos candidatos, que incluían un número de aditivos modelos o interacciones que representan las hipótesis biológicas propuestas.

Para examinar las variaciones ínter e intra anuales, se consideraron dos grupos de covariables temporales: año y periodo. La variación ínter-anual se estudió durante ocho años (2003-2010), el ciclo anual del búho real se dividió entre el periodo reproductor y el periodo no reproductor, caracterizados por el diferente grado de estrés reproductivo, área de campeo activa, y disponibilidad de alimento. A su vez, el periodo reproductor consta de nueve meses (tres intervalos trimestrales), que van desde diciembre a agosto, y el periodo no reproductor que incluye sólo tres meses (un intervalo trimestral), de septiembre a noviembre. (Campioni *et al.* 2013)

La selección del modelo se desarrolló usando el criterio de información de Akaike corregido para un pequeño tamaño muestral (AICc) y los modelos se consideraron alternativos cuando diferían por un $\Delta AIC_c \leq 2$ (Burnham & Anderson 2002). El peso de Akaike (w_i) se utilizó para evaluar la solidez de la prueba entre los modelos competitivos. Debido a que no había bondad de fijación para los datos clásicos de destino conocido, la varianza del factor de inflación (ej.:el termino de sobre-dispersión, $\hat{c}$) no puede estimarse adecuadamente. Por lo tanto, la robustez del

modelo se investigó siguiendo el método descrito por Smith *et al.* (2014), ej., el termino de sobre-dispersión fue modificado artificialmente de 1 a 3 (ej., de no dispersión a dispersión extrema) para simular varios niveles de dispersión reflejada en Quasi-AIC_c (QAIC_c).

4.2.4 Causas de mortalidad.

Las causas de mortalidad se determinaron a través de necropsias, pese a que podían identificarse visualmente en la mayoría de los casos. De este modo, las causas de mortalidad se clasificaron en las siguientes clases:

- a) *Causas producidas por el ser humano*: (1) Disparo: Se observaron valines de plomo por radiografía o cuando eran se observaban claramente los agujeros realizados por los mismos en el cuerpo o las alas. (2) Electrocución: los cadáveres se encontraron bajo líneas eléctricas que normalmente mostraban quemaduras en el plumaje y garras causadas por la electrocución. (3) Colisión con alambradas: los cadáveres se encontraron junto a alambradas y vallados, que mostraban fracturas en los huesos o el cuello roto.
- b) *Causas naturales*. (1) Matado por un coespecífico: los cadáveres se encontraron parcialmente depredados bajo posaderos o nidos de otros búhos territoriales. (2) Enfermedad: los cadáveres se encontraron poco después de morir sin síntomas o signos de depredación, delgadez extrema o rasgos producidos por causas antrópicas, donde además las necropsias mostraban anomalías en órganos internos.
- c) *Desconocido*: los cadáveres se encontraron sin ninguna evidencia externa y con un alto grado de descomposición que no permitió determinar la causa de la muerte.

Con el fin de investigar qué factores son los que influyen en la variación de las causas de mortalidad, y dado el bajo número de búhos encontrados muertos, las causas de mortalidad se modelaron como una variable nominal de respuesta de cuatro clases: disparo, electrocución, enfermedad y otras causas. Así mismo se desarrolló un análisis de regresión multinominal (Venables & Ripley 2002) y unos tests de probabilidad de ratio Tipo II (Fox & Weisberg 2011) para examinar la significación estadística de las tres variables explicativas potenciales: sexo, población y periodo. La regresión multinominal es una simple extensión de la regresión logística binaria que permite más de dos categorías de variables dependientes, y es la adecuada para analizar tablas de contingencia de múltiples vías. El análisis se desarrolló usando los paquetes "nnet" (Venables & Ripley 2002) y "car" (Fox & Weisberg 2011) en la versión 3.1.1 del programa estadístico R (R Core Team 2015).



Búho real radiomarcado



Hallazgo de búho radio-marcado muerto

3 RESULTADOS

En el periodo comprendido entre 2003 y 2010, se capturaron, se marcaron y se monitorizaron por radio-seguimiento 63 individuos reproductores (tabla 4.1.), de los que 27 fueron hembras y 36 fueron machos. La mayoría de los búhos (51) se dataron como individuos inmaduros (≤ 5 años) mientras que 12 de los individuos se dataron como adultos.

Tabla 4.1.- Resumen de los datos de radio seguimiento de los búhos reales en la región de Murcia y Sevilla, 2003-2010.

	Murcia	Sevilla	Total
Hembras	15	12	27
Adultos	4	0	4
Inmaduros	11	12	23
Machos	15	21	36
Adultos	7	0	7
Inmaduros	8	21	29
Total adultos	12	0	12
Total inmaduros	18	33	51
Total individuos marcados	30	33	63
Nº de muertes	12	12	24
Fuera de censo	5	21	26
Vivos al final del estudio	13	0	13
Tiempo medio de seguimiento (meses)	16.5	20.5	18.6

Los búhos adultos se consideraron los individuos datados con una edad > 5 años.

De los 24 modelos candidatos seleccionados para examinar la influencia de la variables consideradas en la supervivencia, los modelos aditivos que incluían el sexo y el periodo (periodo reproductor vs no reproductor) fueron los más parsimoniosos (tabla 4.2), aunque el modelo que incluían sólo el sexo y el modelo que incluía la interacción entre el sexo y el periodo también se consideraron como alternativos respecto al modelo seleccionado. Los restantes modelos fueron $> 2,00 \Delta AIC_c$ (Burnham & Anderson 2002), que no sugirieron ningún efecto asociado a la edad o a la población de estudio en las tasas de supervivencia, ni tampoco mostraron variaciones ínter anuales.

Supervivencia

Tabla 4.2.- Resumen de los resultados del modelo de selección con destino conocido para el búho real en la Región de Murcia y en Sevilla, durante el periodo comprendido entre 2003-2013 cuando el termino de sobre-dispersión fue 1,0. Los modelos se ordenan en función del criterio de información de Akaike (AIC_c). Las cabeceras de las columnas se representan: número de parámetros (K), cambios en el AIC_c relativos al modelo de orden más alto (ΔAIC_c), y el peso de Akaike (w_i).

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
$S_{\text{sexo}+\text{periodo}}$	3	178,18	0,00	0,28
S_{sexo}	2	178,57	0,39	0,23
$S_{\text{sexo}*\text{periodo}}$	4	179,60	1,41	0,14
$S_{\text{sexo}+\text{población}}$	3	180,46	2,28	0,09
$S_{\text{sexo}+\text{edad}}$	3	180,58	2,40	0,08
S_{periodo}	2	182,17	3,99	0,04
$S_{\text{constante}}$	1	182,46	4,27	0,03
$S_{\text{sexo}*\text{edad}}$	4	182,56	4,38	0,03
$S_{\text{sexo}+\text{población}}$	3	183,69	5,51	0,02
$S_{\text{población}}$	2	183,85	5,66	0,02
$S_{\text{edad}*\text{periodo}}$	4	183,87	5,69	0,02
$S_{\text{edad}+\text{periodo}}$	3	184,11	5,93	0,01
S_{edad}	2	184,42	6,24	0,01
$S_{\text{edad}+\text{población}}$	3	185,31	7,12	0,01
$S_{\text{sexo}+\text{año}}$	9	189,49	11,30	0,00
$S_{\text{año}}$	8	192,33	14,15	0,00
$S_{\text{población}+\text{año}}$	9	194,10	15,92	0,00
$S_{\text{edad}+\text{año}}$	9	194,28	16,10	0,00

El símbolo + denota el modelo aditivo, mientras * se usa para los modelos de interacción.

El mejor modelo mostró una mayor tasa de supervivencia para los machos y el periodo reproductor (Fig. 4.1). Estas diferencias no fueron grandes (menor de 0,1), pese a que parecen ser más importantes cuando se expresan como tasas anuales: p.j., 0,85 (IC 95% = 0,84- 0,85) para machos vs. 0,64 (IC 95%= 0,62- 0,67) para hembras. Sin embargo, los bajos valores de pesos de Akaike de los dos mejores modelos alternativos no indicaron un abrumador ajuste para ningún modelo en particular. Además, cuando se seleccionó $\hat{c} = 2$, el modelo constante (nulo) fue un modelo alternativo plausible ($\Delta AIC_c = 0,93$), y cuando $\hat{c} = 3$, el modelo constante fue el mejor modelo, esta observación apunta a que no se atribuye una sustancial variación de la supervivencia a los factores analizados. La estima trimestral de supervivencia del modelo constante fue 0,93 IC 95% = 0,91-0,95), que produce una tasa anual media global de supervivencia de 0,77 (IC 95% = 0,76 a 0,78).

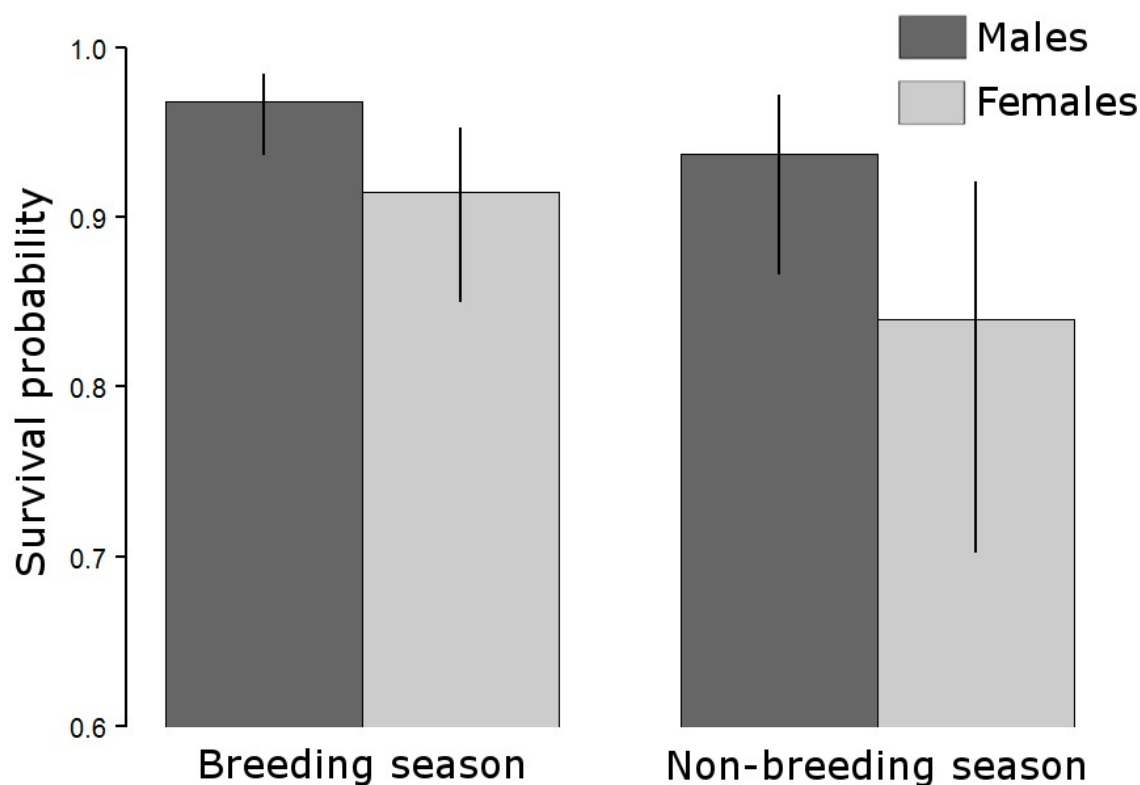


Figura. 4.1.- Probabilidades de supervivencia trimestrales de búhos reales estimadas del modelo en el análisis de destino conocido, tabla 4.2. Las líneas verticales indican los intervalos de confianza al 95%.

Un total de 24 individuos radio marcados muertos (38,1%) se registraron durante el estudio. La principal causa de muerte estaba asociada al ser humano (tabla 4.3). El disparo y la electrocución representaron el 37,5% y 29,2 % de la muertes, respectivamente. Las muertes por enfermedad también mostraron un alto porcentaje de mortalidad. El análisis multinominal no mostró ninguna diferencia en las causas de mortalidad entre sexos ($\chi^2 = 2,35$, $df = 3$, $P = 0,503$), ni tampoco entre el periodo reproductor y no reproductor ($\chi^2 = 0,99$, $df = 3$, $P = 0,804$). Sin embargo, si se observaron diferencias entre las poblaciones ($\chi^2 = 11,88$, $df = 3$, $P = 0,008$), siendo el disparo la primera causa de mortalidad para Sevilla y la electrocución para Murcia.

Tabla 4.3 Causas de mortalidad de los búhos reales en las dos áreas estudiadas, 2003-2010.

	Murcia		Sevilla		Total		
Causa	Macho	Hembra	Macho	Hembra	Macho	Hembra	Total
<i>Humana</i>							
Disparo	0	1	5	3	5	4	9
Electrocucion	2	4	0	1	2	5	7
Colisión con vallados	1	0	0	0	1	0	1
<i>Natural</i>							
Matado por otro búho	0	0	1	0	1	0	1
Enfermedad	1	3	0	0	1	3	4
<i>Desconocido</i>	0	0	0	2	0	2	2
Total de muertes	4	8	6	6	10	14	24

4.4 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos usando el análisis de destino conocido con búho reales reproductores radio-marcados, identificó en las tasas de supervivencia, un sesgo asociado al sexo en favor de los machos y diferencias entre el periodo reproductor y no reproductor del su ciclo anual. Mientras este sesgo en la tasa de supervivencia entre sexos se ha registrado con frecuencia en estudios demográficos (Ferrer & Hiraldo 1992, Tavecchia *et al.* 2001, Donald 2007, Lambertucci *et al.* 2012), hay pocos estudios que demuestren diferencias en la supervivencia entre diferentes fases del ciclo biológico. (Robinson *et al.* 2010, Leyrer *et al.* 2013, Varmer *et al.* 2014). Sin embargo, los resultados del procedimiento de selección del modelo deben tomarse con cautela debido a los bajos pesos de Akaike de los mejores modelos, además el modelo constante fue uno de los modelos de más alto rango al considerar una sobre-dispersión en los datos.

Este trabajo proporciona evidencias de una tasa de supervivencia diferencial entre sexos, siendo la tasa de supervivencia anual 1,31 veces mayor para los machos. Algunos estudios sugieren que las diferencias entre la mortalidad de hembras y machos se correlaciona positivamente con el dimorfismo sexual en tamaño (Tavecchia *et al.* 2001) o por un uso del hábitat asimétrico para ambos sexos (Lambertucci *et al.* 2012). En algunos casos estas diferencias en la supervivencia entre distintos sexos en aves de presa se asocian con causas antropogénicas (Ferrer & Hiraldo 1992), que afectan al sex-ratio de adultos de poblaciones silvestres, causando un mayor número de machos que de hembras, incluso cuando el sex-ratio de la progenie es 1:1 (como en el caso del búho real; Mora *et al.* 2010). De hecho, la mayor mortalidad de hembras es el principal impulsor de este sesgo en el

sex-ratio de adultos en poblaciones de aves, en lugar de ser por diferencias en el sex-ratio obtenido en la descendencia (Donald 2007, Székely *et al.* 2014). Esta circunstancia puede influir en múltiples aspectos del enlace de la pareja o en el comportamiento de emparejamiento (Liker *et al.* 2014), y que a su vez puede tener importantes consecuencias en la viabilidad de poblaciones de organismos de larga vida, que muestran poblaciones estables numéricamente (Grayson *et al.* 2014).

Dado que se identificó la electrocución y el disparo como las principales causas de mortalidad en las poblaciones estudiadas, podría esperarse que la mortalidad inducida por el hombre afecte menos a los machos. Sin embargo, no se observaron diferencias en las causas de mortalidad entre ambos sexos, así la mayor mortalidad en hembras está asociada con diferencias en el comportamiento, uso del hábitat o los requerimientos energéticos durante el periodo reproductor. Específicamente, se hipotetizó que la mayor mortalidad en hembras de búho real se asocia al diferente uso del hábitat por los dos sexos, con hembras alimentándose en mayores áreas de campeo (Campioni *et al.* 2013, Penteriani *et al.* 2015). Este hecho, incrementa la interacción con infraestructuras humanas como las líneas eléctricas, alambradas, carreteras y cotos de caza. Además, la supervivencia puede asociarse a un comportamiento diferencial con respecto al área de campeo (p.j., el uso del espacio, patrones de movimiento y ritmos de actividad) de machos y de hembras durante las diferentes fases del ciclo biológico. (Campioni *et al.* 2013). Los resultados muestran diferencias entre el periodo reproductor frente al no reproductor, pese a que el peso de ajuste soportado por el modelo aditivo $S_{\text{sexo}+\text{periodo}}$ fue 2,0 veces mayor que el modelo que incluía la interacción ($S_{\text{sexo}*\text{periodo}}$). Además, se observó una menor tasa de supervivencia trimestral durante el periodo no reproductor, donde se esperaría un patrón opuesto, debido al esfuerzo reproductivo y al grado de estrés de los individuos durante el periodo reproductor (Severinghaus & Rothery 2001, Thorup *et al.* 2013). Durante el periodo reproductor, las parejas de búho real pasan más tiempo en el nido o en su entorno cercano, este hecho podría reducir el tiempo de exposición en áreas más humanizadas de su área de campeo, lo que minimizaría el riesgo de ser disparado o electrocutarse. Así mismo, con respecto a la disponibilidad de alimento en estos dos periodos, una marcada variación intra-anual en la densidad de conejos podría afectar a las tasas de supervivencia. En este contexto, los conejos son menos abundantes a final de verano y otoño, debido a una mayor presión de la actividad cinegética, una mayor frecuencia de brotes de enfermedades y a la limitada disponibilidad de comida a causa de las sequías de verano (Beltrán 1991). Por lo tanto, las variaciones intra-anales en la densidad de esta presa podría explicar el patrón intra-anual de

supervivencia de los búhos reales. En contraste, para la mayoría de especies de rapaces nocturnas en latitudes norteñas, la variación en la supervivencia depende del año (Altwegg *et al.* 2003, Francis & Saurola 2004, Le Gouar *et al.* 2011, Pavón-Jordán *et al.* 2013) y además esta asociada a los ciclos de abundancia de alimento de las presas principales (Korpimäki 1992, Rutz & Bijlsma 2006, Karell *et al.* 2009, Lehtikoinen *et al.* 2011). Sin embargo, en ecosistemas mediterráneos la comunidad de depredadores son en su mayoría generalistas en la dieta, y por tanto el sistema depredador-presa es más complejo que los de latitudes más norteñas (Fargallo *et al.* 2009, Moleón *et al.* 2012). El conejo es una especie clave en el sur de Europa (Delibes-Mateos *et al.* 2007) que no sufre oscilaciones cíclicas regulares, y además forma parte del grueso de la dieta del búho real (Penteriani *et al.* 2002, Lourenço 2006). Sin embargo esta rapaz nocturna tiene una alta capacidad de cambiar a otras presas alternativas si su presa básica escasea (Martínez & Calvo 2001). Esto podría explicar por qué no se encuentran variaciones inter-anales en la supervivencia del búho real.

Estudios previos muestran como la supervivencia de los búhos reales en zonas alpinas y latitudes norteñas se ha estimado a partir de búhos recuperados que se marcaron como pollos (Olsson 1997), en estos trabajos se usaba un modelo Bayesiano integrado poblacional que combinaba diferentes conjuntos de datos (Schaub *et al.* 2010). En contraste a los resultados expuestos en esta tesis (los modelos que incluían la edad no tuvieron un buen ajuste), estos estudios puntualizaron una variación en la supervivencia dependiente de las clases de edad (primer, segundo y consecutivos años), además, se encontraron resultados similares en otras especies de larga vida (p.j., Daunt *et al.* 2007, Angelier *et al.* 2007, Grande *et al.* 2009, Hernández-Matías *et al.* 2011). Sin embargo, a diferencia de los estudios mencionados anteriormente debe tenerse en cuenta que, este estudio se ha realizado con individuos reproductores, lo que puede explicar la ausencia de un efecto de la edad sobre la supervivencia. En las dos áreas de estudio, como resultado del alto número de individuos reproductores inmaduros que se capturaron, se reclutaron cada año una importante proporción de individuos que se reproducían por primera vez. Esta circunstancia, aunque no se encontró evidencia alguna de una menor supervivencia en hembras inmaduras reproductoras, indica la existencia de una alta tasa de renovación en los individuos territoriales, principalmente en las hembras, por lo que sería de interés investigar las diferencias en el éxito reproductivo entre los individuos inmaduros y adultos. Sin embargo, la evaluación de los efectos del coste energético de la primera reproducción requiere un conjunto de datos con una serie temporal larga y el uso de un alto número de individuos (Tavecchia *et al.* 2001). Cabe destacar que la tasa de supervivencia global

observada en estas poblaciones fue intermedia respecto a las registradas en los estudios de Olsson (1997) y Schaub *et al.* (2010)

Destaca el hecho de que el análisis de supervivencia de destino conocido, no mostrara diferencias entre las dos poblaciones estudiadas (Murcia y Sevilla), aunque el análisis multinomial de causas de mortalidad si mostró diferencias significativas entre ellas. Estudios previos han identificado las fuentes de las variaciones en la mortalidad de varias especies de rapaces nocturnas (Martínez *et al.* 2006, Thorup *et al.* 2013). En España, la principal causa de mortalidad conocida para el búho real es la interacción con líneas eléctricas, seguido de la persecución y las colisiones con alambradas cinegéticas y coches. (Martínez *et al.* 2006). Estos autores encontraron que algunas causas antropogénicas de mortalidad dependen de la región geográfica. La población sevillana muestra un mayor frecuencia de muertes por disparo, mientras que en Murcia la causa antropogénica de muerte más común fue la electrocución. Estas diferencias parecen estar directamente relacionadas con los usos del suelo y el rango de manejo en estas separadas áreas de estudio. La población murciana habita un paisaje más humanizado que la población sevillana. En Murcia el área dedicada a cultivos de irrigación y urbanizaciones han crecido de forma continuada en los últimos 15 años, acompañado por un incremento de las infraestructuras construidas por el hombre, incluyendo carreteras, vías de ferrocarril y nuevas instalaciones de distribución eléctrica. Esto explicaría las diferencias significativas encontradas en las causas de mortalidad entre ambas poblaciones. A pesar del considerable esfuerzo realizado en la creación de áreas protegidas en los últimos 10 años, de la identificación de las torres peligrosas de alta tensión y la aplicación de técnicas de aislamiento adecuadas en las líneas eléctricas (Moleón *et al.* 2007, López-López *et al.* 2011, Barrientos *et al.* 2012), los resultados de la presente memoria demuestran que la mortalidad inducida por el ser humano es un problema aún pendiente para la conservación del búho real en España (Martínez *et al.* 2006). Por tanto, la combinación de programas de sensibilización y educación ambiental, así como un aumento de las medidas de corrección implementadas en las líneas eléctricas, deberían contribuir positivamente a la conservación del búho real apoyando a su supervivencia y el crecimiento de la población con efectos secundarios positivos en otras aves rapaces en peligro de extinción (López-López *et al.* 2011, Pérez-García *et al.* 2011).

REFERENCIAS

- Altwegg R, Roulin A, Kestenholz M, Jenni L (2003) Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls (*Tyto alba*). *J Anim Ecol* 72: 391–399
- Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Evol Sociobiol* 61:611–621
- Barrientos R, Ponce C, Palacín C, Martín CA, Martín B, Alonso JC (2012) Wire marking results in a small but significant reduction in avian mortality at power lines: a BACI designed study. *PLoS ONE* 7: e32569
- Beltrán JF (1991) Temporal abundance pattern of the wild rabbit in Doñana, SW Spain. *Mammalia* 55: 591–599
- Borda de Água L, Grilo C, Pereira HM (2014) Modeling the impact of road mortality on barn owl (*Tyto alba*) populations using age-structured models. *Ecol Model* 276: 29–37
- Brommer JE, Pietiäinen H, Kolunen H (2002) Reproduction and survival in a variable environment: ural owls (*Strix uralensis*) and the three-year vole cycle. *Auk* 119: 544–550
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer, New York
- Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Bastianelli G, Fernández N, Penteriani V (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived, territorial species. *Oecologia* 172: 371–385
- Daunt F, Wanless S, Harris MP, Money L, Monaghan P (2007) Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Funct Ecol* 21: 561–567
- Delibes-Mateos M, Redpath SM, Angulo E, Ferreras P, Villafuerte R (2007) Rabbits as a keystone species in southern Europe. *Biol Conserv* 137: 149 –156.
- Dinsmore SJ, Collazo JA (2003) The influence of body condition on local apparent survival of spring migrant sanderlings in coastal North Carolina. *Condor* 105: 465–473
- Donald PF (2007) Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis* 149: 671–692
- Fargallo JA, Martínez-Padilla J, Viñuela J, Blanco G, Torre I, Vergara P, De Neve L (2009) Kestrel-prey dynamic in a Mediterranean region: The effect of generalist predation and climatic factors. *PLoS ONE* 4: e4311.
- Ferrer M, Hiraldo F (1992) Man-induced sex-biased mortality in the Spanish imperial eagle. *Biol*

Conserv 60: 57–60

Fox J, Weisberg S (2011) An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. SAGE, Thousand Oaks CA

Francis CM, Saurola P (2004) Estimating components of variance in demographic parameters of tawny owls, (*Strix aluco*) Anim Biodivers Conserv 27: 489–502

Franklin AB, Anderson DR, Gutiérrez RJ, Burnham KP (2000) Climate, habitat quality, and fitness in Northern spotted owl populations in northwestern California. Ecol Monogr 70: 539–590

Grande JM, Serrano D, Tavecchia G, Carrete M, Ceballos O, Díaz-Delgado R, Tella JL, Donazar JA (2009) Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. Oikos 118: 580–590

Grayson KL, Mitchell NJ, Monks JM, Keall SN, Wilson JN, Nelson NJ (2014) Sex ratio bias and extinction risk in an isolated population of tuatara (*Sphenodon punctatus*). PLoS ONE 9: e94214

Grilo C, Sousa J, Ascensão F, Matos H, Leitão I, Pinheiro P, Costa M, Bernardo J, Reto D, Lourenço R, Santos-Reis M, Revilla E (2012) Individual spatial responses towards roads: implications for mortality risk. PLoS ONE 7: e43811

Hakkarainen H, Korpimäki E, Laaksonen T, Nikula A, Suorsa P (2008) Survival of male tengmalm's owls increases with cover of old forest in their territory. Oecologia 155: 479–486

Hernández-Matías A, Real J, Pradel R, Ravayrol A, Vincent-Martin N (2011) Effects of age, territoriality and breeding on survival of bonelli's eagle *Aquila fasciata*. Ibis 153: 846–857

Hylton RA, Frederick PC, De La Fuente TE, Spalding MG (2006) Effects of nestling health on postfledging survival of woods storks. Condor 108: 97–106

Karell P, Ahola K, Karstinen T, Zolei A, Brommer JE (2009) Population dynamics in a cyclic environment: consequences of cyclic food abundance on tawny owl reproduction and survival. J Anim Ecol 78: 1050–1062

Kenward RE (2001) A Manual for Wildlife Radio Tagging. 2nd ed. Academic Press, London

Korpimäki E (1992) Fluctuating food abundance determines the lifetime reproductive success of male tengmalm's owls. J Anim Ecol 61: 103–111

Lambertucci SA, Carrete M, Donazar JA, Hiraldo F (2012) Large-scale age-dependent skewed sex ratio in a sexually dimorphic avian scavenger. PLoS ONE 7: e46347

Le Gouar PJ, Schekkerman H, van der Jeugd HP, Boele A, van Harxen R, Fuchs P, Stroeken P, Van

- Noordwijk A (2011) Long-term trends in survival of a declining population: the case of the little owl (*Athene noctua*) in the Netherlands. *Oecologia* 166: 369–379
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol Monogr* 62: 67–118
- Lehikoinen A, Ranta E, Pietiäinen H, Byholm P, Saurola P, Valkama J, Huitu O, Henttonen H, Korpimäki E (2011) The impact of climate and cyclic food abundance on the timing of breeding and brood size in four boreal owl species. *Oecologia* 165: 349–355
- Leyrer J, Lok T, Brugge M, Spaans B, Sandercock BK, Piersma T (2013) Mortality within the annual cycle: seasonal survival patterns in Afro-Siberian red knots *Calidris canutus canutus*. *J Ornithol* 154: 933–943
- Liker A, Székely T (2005) Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59: 890–897
- Liker A, Freckleton RP, Székely T (2014) Divorce and infidelity are associated with skewed adult sex ratios in birds. *Curr Biol* 24: 880–884
- López-López P, Ferrer M, Madero A, Casado E, McGrady M (2011) Solving man-induced large-scale conservation problems: the Spanish imperial eagle and power lines. *PLoS ONE* 6: e17196
- Lourenço R (2006) The food habits of Eurasian eagle owls in Southern Portugal. *J Raptor Res* 40: 297–300
- Martin K (1995) Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Amer Zool* 35: 340–348
- Martín CA, Alonso JC, Alonso JA, Palacín C, Magaña M, Martín B (2007) Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *J Avian Biol* 38: 335–346
- Marchesi L, Sergio F, Pedrini P (2002) Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 144: E164–E177
- Margalida A, Colomer MA, Oro D (2014) Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. *Ecol Appl* 24: 436–444
- Martínez JA, Martínez JE, Mañosa S, Zuberogoitia I, Calvo JF (2006) How to manage human-induced mortality in the eagle owl *Bubo bubo*. *Bird Conserv Int* 16: 265–278.
- Martínez JE, Calvo JF (2001) Diet and breeding success of Eurasian eagle-owl in southeastern

- Spain: effect of rabbit haemorrhagic disease. *J Raptor Res* 35: 259–262
- Moleón M, Bautista J, Garrido JR, Martín-Jaramillo J, Ávila E, Madero A (2007) La corrección de tendidos eléctricos en áreas de dispersión de Águila-azor perdicera: efectos potenciales positivos sobre la comunidad de rapaces. *Ardeola* 54: 319–325
- Moleón M, Sánchez-Zapata JA, Gil-Sánchez JM, Ballesteros-Duperón E, Barea-Azcón JM, Virgós E (2012) Predator-prey relationships in a Mediterranean vertebrate system: bonelli's eagles, rabbits and partridges. *Oecologia* 168: 679–689
- Mora O, Delgado MM, Penteriani V (2010) Secondary sex ratio in Eurasian eagle-owls: Early-breeding females produce more daughters. *J Raptor Res* 44: 62–65
- Moyes K, Coulson T, Morgan BJT, Donald A, Morris SJ, Clutton-Brock TH (2006) Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* 115: 241–252
- Newton I (ed) (1989) *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, London
- Olsson V (1997) Breeding success, dispersal, and long-term changes in a population of eagle owls *Bubo bubo* in southeastern Sweden 1952-1996. *Ornis Svec* 7: 49–60
- Pavón-Jordán D, Karell P, Ahola K, Kolunen H, Pietiäinen H, Karstinen T, Brommer JE (2013) Environmental correlates of annual survival differ between two ecologically similar and congeneric owls. *Ibis* 155: 823–834
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P (2002) Landscape structure and food supply affect Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *J Zool* 257: 365–372
- Penteriani V, Delgado MM, Maggio C, Aradis A, Sergio F (2005) Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 147: 155–168
- Penteriani V, Delgado MM, Pérez-García JM, Botella F, García S, Sánchez-Zapata JA, León-Ortega M, Martínez JE, Calvo JF, Ortego J, Penteriani G, Melletti M, Krugersberg I, Talavera OM (2010) Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ornis Fenn* 87: 135–143
- Penteriani V, Delgado MM, Campioni L (2015) Quantifying space use of a long-lived species during the life time scale using individual movement data. *Sci Nat (Naturwissenschaften)* 102:21
- Pérez-García JM, Botella F, Sánchez-Zapata JA, Moleón M (2011) Conserving outside protected areas: edge effects and avian electrocutions on the periphery of Special Protection Areas. *Bird Conserv Int.* 21: 296–302

- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at: <http://www.R-project.org/>
- Rymešová D, Šmilauer P, Šálek M (2012) Sex- and age-biased mortality in wild grey partridge *Perdix perdix* populations. *Ibis* 154: 815–824
- Robinson RA, Kew JJ, Kew AJ (2010) Survival of suburban blackbirds *Turdus merula* varies seasonally but not by sex. *J Avian Biol* 41: 83–87
- Rutz C, Bijlsma RB (2006) Food limitation in a generalist predator. *Proc R Soc B* 273: 2069–2076
- Schaub M, Aebischer A, Gimenez O, Berger S, Arlettaz R (2010) Massive immigration balances high anthropogenic mortality in a stable eagle owl population: Lessons for conservation. *Biol Conserv* 143: 1911–1918
- Seamans ME, Gutiérrez RJ, May CA (2002) Mexican spotted owl (*Strix occidentalis*) population dynamics: influence of climatic variation on survival and reproduction. *Auk* 119: 321–334
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Ferrer M, Penteriani V (2004) Electrocution alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *J Appl Ecol.* 41: 836–845
- Sibly RM, Hone J (2002) Population growth rate and its determinants: an overview. *Philos. Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357: 1153–1170
- Smith JB, Jenks JA, Grovenburg TW, Klaver RW (2014) Disease and predation: sorting out causes of a bighorn sheep (*Ovis canadensis*) decline. *PLoS ONE* 92: e88271
- Smith JG, Griffiths AD, Brook BW (2010) Survival estimation in a long-lived lizard: radio-tracking of *Varanus mertensi*. *Popul. Ecol.* 52: 243–247
- Sunde P (2005) Predators control post-fledging mortality in tawny owls (*Strix aluco*). *Oikos* 110: 461–472
- Severinghaus LL, Rothery P (2001) The survival rate of lanyu scops owls (*Otus elegans botelensis*). *Ibis* 143: 540–546
- Székely T, Liker A, Freckleton RP, Fitchel C, Kappeler PM (2014) Sex-biased survival predict adult sex ratio variation in wild birds. *Proc R Soc B* 281: 20140342
- Tavecchia G, Pradel R, Boy V, Johnson AR, Cezilly F (2001) Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology* 82: 165–174
- Tenan S, Adrover J, Muñoz-Navarro A, Sergio F, Tavecchia G (2012) Demographic consequences of poison-related mortality in a threatened bird of prey. *PLoS ONE* 7: e49187
- Thorup K, Pedersen D, Sunde P, Jacobsen LB, Rahbek C (2013) Seasonal survival rates and causes of mortality of little owls in Denmark. *J Ornithol.* 154: 183–190

Supervivencia

- Varmer DM, Hepp GR, Bielefeld RR (2014) Annual and seasonal survival of adult female Mottled Ducks in southern Florida, USA. *Condor* 116: 134–143
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. 4th ed. Springer, New York
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–138
- Wisdom MJ, Mills LS, Doak DF (2000) Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81: 628–641



CAPÍTULO 5

EFICACIA DE LAS ÁREAS PROTEGIDAS PARA LA CONSERVACIÓN DE POBLACIONES DE BÚHO REAL

5.1 INTRODUCCIÓN

El establecimiento de áreas protegidas es la herramienta más usada para garantizar la preservación de la biodiversidad, de manera que, una gestión efectiva de estas áreas y una aplicación de acciones de conservación tanto dentro como fuera de estas áreas protegidas debería ser un objetivo prioritario en la planificación de especies, poblaciones y comunidades animales (Primack 2008). La creación de áreas protegidas, en la mayoría de los casos, están dirigidas a la protección de las "especies carismáticas o grupos de organismos", y la eficacia de estas áreas y redes individuales se ha basado en la capacidad de garantizar la conservación de estas especies.

La planificación sistemática de la conservación precisa primero de la identificación de las especies prioritarias para la conservación, y por consiguiente de la identificación de las áreas naturales más representativas que deben ser protegidas para este fin (Margules & Pressey 2000, Chivers *et al.* 2013). Por lo tanto es necesario evaluar el grado de protección de las especies en las redes existentes de áreas protegidas (López-López *et al.* 2007a,b, Assunção-Albuquerque *et al.* 2012). Como consecuencia de esta situación, en las últimas décadas la evaluación de redes de espacios protegidos ha ido encaminada a la búsqueda de áreas importantes para la biodiversidad, que podrían quedar fuera de los límites de las áreas protegidas mediante el empleo de análisis de lagunas de conservación o análisis gap (Scott *et al.* 1993, Rodrigues *et al.* 2004, Araújo *et al.* 2007, Apostolopoulou & Pantis 2009, De la Montaña *et al.* 2011, Jantke *et al.* 2011, Sándor & Domşa 2012). Además, hasta la fecha, son escasas las investigaciones que han evaluado la eficacia de las áreas protegidas en la conservación de las comunidades de vertebrados terrestres, bajo diferentes perspectivas (Abellán *et al.* 2011, Geldmann *et al.* 2013, Pellisier *et al.* 2013, Brodier *et al.* 2014), por lo que es necesario un mayor esfuerzo de investigación con objeto de paliar esta carencia de conocimiento.

La conservación de la diversidad biológica en la red Natura 2000 constituye uno de los mayores desafíos para los países miembros de la Unión Europea (Tsiafouli *et al.* 2013, Kati *et al.* 2015). Natura 2000, la red internacional de áreas protegidas más grande a nivel mundial, tiene como objetivo conservar las especies y los tipos de hábitats más importantes de los 27 países de la Unión Europea, contribuyendo a detener la pérdida de biodiversidad causada por el impacto adverso de las actividades humanas. Natura 2000 aglutina áreas protegidas bajo la Directiva de Hábitats (Directiva 92/43/CEE) – que incluye los Lugares de Importancia Comunitaria (LIC) y las Zonas de Especial

Eficacia áreas protegidas

Conservación (ZEC) – y los espacios bajo la Directiva de Aves (Directiva 2009/147/CEE) – que incluyen las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA) –. En la Región de Murcia, la Ley 4/92, del 30 de julio, de Ordenación y Protección del Territorio de la Región de Murcia (trasposición legislativa de la Ley 42/2007, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad, de ámbito estatal) establece además la red de Espacios Naturales Protegidos que, por sus valores, interés ecológico, científico, socioeconómico o cultural, necesitan un régimen especial de protección y gestión, incluyendo las siguientes categorías: *a)* Parques regionales; *b)* Reservas Naturales, *c)* Monumentos Naturales y *d)* Paisajes Protegidos. Así pues, los espacios Natura 2000 (LIC y ZEPA) y los Espacios Naturales Protegidos conforman la red de áreas protegidas en la Región de Murcia (DGMN 2002). Además, esta red de áreas protegidas que abarca el 25 % del territorio murciano, muestra un alto índice de solapamiento entre las distintas categorías de protección, debido a que la superficie existente de los Espacios Naturales Protegidos se han usado *a posteriori* para designar los LIC y ZEPA de la Red Natura 2000 en la Región de Murcia (Abellán *et al.* 2011).

La evaluación de la eficacia de la red Natura 2000 ha sido motivo de estudio durante la última década, considerando diferentes planteamientos, ámbitos territoriales y grupos faunísticos (Bouchet *et al.* 1999, Thompson *et al.* 2001, Lund 2002, Jackson *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2006, Ioja *et al.* 2010, Lisón *et al.* 2013, Zehetmair *et al.* 2014, Lisón *et al.* 2015), a los que se suman recientemente las investigaciones sobre la previsible influencia del cambio climático (Willis *et al.* 2009, Araujo *et al.* 2011, Hole *et al.* 2011, Maiorano *et al.* 2013, Bagchi *et al.* 2013). Sin embargo, estudios previos han cuestionado la eficiencia de esta red de áreas protegidas para garantizar la preservación de numerosos elementos de diversidad biológica (Dimitrakopoulos *et al.* 2004, Ferreira & Beja 2013, Albuquerque *et al.* 2013, D'Amen *et al.* 2013, Hermoso *et al.* 2015a,b), suscitando la necesidad de realizar más investigaciones adicionales. Recientemente, una investigación sobre la eficiencia de las áreas protegidas nacionales y la red Natura 2000 en los vertebrados terrestres europeos, expone que Natura 2000 conforma un buen complemento para las áreas nacionales protegidas existentes, y que la aportación de ambas áreas protegidas son generalmente efectivas para este grupo animal, aunque se beneficiarían de una actualización de las listas de especies y del manejo en el campo (Maiorano *et al.* 2015).

La evaluación de la eficacia de las áreas que configuran esta red, resulta especialmente interesante por dos motivos. El primero y más importante, porque resulta fundamental comprobar la

funcionalidad de las medidas aplicadas en conservación (Kapos *et al.* 2008, Catry *et al.* 2009), es decir, conocer si las áreas protegidas cumplen con la función para las que fueron diseñadas hace más tres de décadas, mayormente cuando su existencia suscita todavía una gran polémica entre amplios sectores de la opinión pública europea (Grodzinska-Jurczak & Cent 2011). El segundo motivo y no menos desdeñable, es analizar la eficacia de las áreas protegidas en las especies objetivo utilizando criterios alternativos a los utilizados por los gestores en la designación y establecimiento de los límites de estas áreas protegidas. De hecho, hay discrepancias para establecer los criterios con los que se delimitan estas áreas, y en ocasiones resultan potencialmente inadecuados (Guixé & Arroyo 2011). Según estos autores, para las delimitaciones concretas de las ZEPA, en algunas ocasiones, se han establecido considerando exclusivamente la distribución de los nidos, estableciéndose los límites de estas áreas protegidas alrededor de las zonas de nidificación, por lo que los tamaños de estas áreas son dependientes de cómo sea el patrón espacial de los nidos. Sin embargo, casi todas las aves de presa (que están incluidas en el Anexo I de la Directiva de Aves) requieren importantes superficies de terreno para satisfacer sus requerimientos ecológicos por lo que la delimitación de ZEPA basada exclusivamente sobre los citados criterios, puede no satisfacer los requerimientos de los elementos clave de estas áreas protegidas. De hecho, hasta la fecha, se han realizado escasas investigaciones sobre la efectividad de las áreas protegidas en la distribución de la avifauna (Albuquerque *et al.* 2013), los requerimientos ecológicos de las especies objetivo (Martínez *et al.* 2007, Traba *et al.* 2007, Guixé & Arroyo 2011, Arroyo *et al.* 2014) y la conectividad de estas áreas protegidas bajo la perspectiva de la influencia del cambio global (Mazaris *et al.* 2013). Tampoco se han tenido en cuenta bajo el punto de vista metodológico, la utilización de otros criterios biológicos que podrían ser esclarecedores en la dinámica a largo plazo de las especies objetivo en estas áreas protegidas, como son los parámetros demográficos.

El búho real (*Bubo bubo*) es un candidato interesante como especie modelo de estudio para evaluar la eficiencia de las áreas protegidas en poblaciones mediterráneas, pues está incluido en el Anexo I de la Directiva de Aves y en el Apéndice II del Convenio de Berna. Además, en España y en la Región de Murcia, es una de las especies más importantes en la designación de las Áreas de Importancia para las Aves (IBAS, Viada 1998, <http://www.birdlife.org>) y las ZEPA (<http://www.magrama.gob.es>). De hecho, 9 de las 22 (40,90%) ZEPA designadas por la Región de Murcia cumplen criterios numéricos por la presencia de esta especie (DGMN 2002). Sin embargo, hasta la fecha, no se ha realizado ningún estudio que evalúe la eficacia de las áreas protegidas en

esta especie objetivo.

Estudios recientes muestran que la densidad de ecotono constituye el factor más relevante en la variación del comportamiento de área de campeo en el búho real (Campioni *et al.* 2013, Penteriani *et al.* 2015), este hecho está correlacionado con la abundancia de conejo (Moreno *et al.* 1996) y posiblemente también con su disponibilidad para los búhos reales (Lourenço *et al.* 2015). De esta manera si existe una elevada disponibilidad de conejos, las áreas de campeo de los búhos reales son relativamente pequeñas (2,1-2,8 km²), siendo mayores en las hembras que en los machos y también en los individuos reproductores que en los individuos flotantes (Campioni *et al.* 2013, Penteriani *et al.* 2015). En contraposición, si existe una baja disponibilidad de conejos los búhos reales incrementan sus áreas de campeo con el fin de obtener presas alternativas (Lourenço *et al.* 2015).

En el área de estudio, las áreas protegidas ofrecen una excelente calidad de hábitat debido a la abundancia de roquedos, lo que permite a la especie encontrar excelentes condiciones para refugiarse, anidar, acechar a sus presas desde oteaderos y defender sus territorios de potenciales intrusos. Además, los nidos se asientan sobre terrenos irregulares y están próximos a terrenos cubiertos por amplias extensiones agro-forestales heterogéneas donde predominan los ecotonos y es muy abundante el conejo, su presa básica (Fernández de Simón *et al.* 2014). En contraposición, en los terrenos no protegidos, el paisaje está muy alterado por la actividad humana y está representado por una matriz homogénea (amplias extensiones de monocultivos agrícolas, urbanizaciones y pequeñas zonas de monte abandonado), determinando de este modo una menor abundancia de conejo y una búsqueda de presas alternativas fundamentalmente por individuos flotantes (Lourenço *et al.* 2015). Así pues, atendiendo a la mayor calidad de hábitat de dentro de las áreas protegidas respecto fuera de ellas y a la localización del territorio, cabría esperar dos escenarios: *a*) que las áreas de campeo tendrán un menor tamaño en los individuos territoriales dentro de la áreas protegidas que en los individuos que anidan fuera o en la periferia de esta área protegida y *b*) que los límites de las áreas protegidas son lo suficientemente extensos para preservar los dominios vitales de los búhos que anidan dentro de ella.

Los accidentes en tendidos eléctricos constituyen una de las principales causas de mortalidad para el búho real en la región mediterránea (Rubolini *et al.* 2001, Sergio *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2006), siendo la muerte por electrocución la causa más importante en la Región de

Murcia y en el área de estudio (Martínez *et al.* 2006, Abellán *et al.* 2012; véase capítulo 4) , lo que puede afectar a los parámetros demográficos, densidad y distribución de la especie (Marchesi *et al.* 2002, Sergio *et al.* 2004).

Estudios previos han demostrado que el riesgo de electrocución es mayor fuera de las áreas protegidas que dentro, lo que puede ser resultado de dos factores fundamentales: *a)* mayor presencia de aves y tendidos peligrosos fuera de las áreas protegidas (Pérez-García *et al.* 2011) y *b)* mayor uso de apoyos como oteaderos en zonas limítrofes (Janss & Ferrer 1999, Mañosa 2001, Tintó *et al.* 2010, Pérez-García *et al.* 2011). Dos estudios recientes encontraron un mayor frecuencia de cadáveres en tendidos fuera que dentro de áreas protegidas de la Comunidad Valenciana y la Región de Murcia (Pérez-García *et al.* 2011, Abellán *et al.* 2012). Las áreas limítrofes de las áreas protegidas constituyen una matriz heterogénea de paisaje formadas por manchas de vegetación natural dentro de estos espacios protegidos y los hábitats más humanizados y degradados fuera de ellos, que son los preferidos por un elevado número de especies de aves, entre las que destacan al menos 16 especies de aves de presa. Además, la ausencia de posaderos naturales fuera de las áreas protegidas propicia un mayor uso de los posaderos artificiales, como los apoyos eléctricos, con el consiguiente aumento del riesgo de electrocución (Pérez-García *et al.* 2011). Según este estudio sobre los efectos del ecotono y las electrocuciones de aves en la periferia de las áreas protegidas, encontraron que una de las especies más afectadas, el búho real, mostró una significativa mayor frecuencia de electrocuciones fuera (85,62%) que dentro de las áreas protegidas (14,38%). Por tanto, en este estudio cabría esperar un escenario de menor mortalidad en los territorios localizados en el interior de las áreas protegidas, y por consiguiente una mayor mortalidad en los territorios limítrofes y fuera de estos espacios protegidos. Por tanto, predecimos una mayor tasa de supervivencia dentro de las áreas protegidas que en la periferia y fuera de las áreas protegidas.

El conjunto de los espacios naturales protegidos de manera general, constituye un entramado de áreas protegidas designadas por distinta índole, pero mantienen en común la protección del estado más natural de los hábitats, biotopos y un menor grado de usos por parte del hombre (usos del suelo), sin embargo el grado de protección puede variar entre distintas zonas geográficas, lo que podría provocar una eficacia diferencial entre áreas disjuntas. De hecho, en este estudio, la zona N tiene una problemática de conservación ligada a la actividad cinegética, la agricultura intensiva y la construcción de infraestructuras humanas de alto impacto ambiental. En

contraste, la zona sur tiene una problemática asociada a las actividades industriales (minería) y a los usos urbanísticos.

Los parámetros reproductivos son factores que se estudian frecuentemente para evaluar la dinámica poblacional de las especies de larga vida, y pueden considerarse como indicadores de calidad de hábitats (Penteriani *et al.* 2001, 2004, Brambilla & Bionda 2013). Por lo que evaluamos la eficacia de las áreas protegidas, considerando estos factores, para todo el conjunto de áreas protegidas del área de estudio (ZEPA, LIC y Parques Regionales) y para cada una de las dos zonas disyuntas estudiadas. Así se predice *a*) una mayor eficiencia biológica y por consiguiente mayores parámetros reproductivos en los territorios situados en el interior de las áreas protegidas que fuera de ellas y *b*) una posible eficacia diferencial de las áreas protegidas entre las dos zonas de estudio (zona N y S).

El objetivo general de este capítulo es evaluar la eficacia de las áreas protegidas constituidas por las figuras de la red Natura 2000 (LIC y ZEPA) y los Parques Regionales en poblaciones de búho real en el sureste de la Región de Murcia. Para ello se establecen dos objetivos específicos: *a*) analizar el tamaño de las áreas de campeo y la supervivencia de individuos territoriales dentro y fuera de las áreas protegidas y *b*) evaluar los parámetros reproductivos (ocupación, éxito y productividad) de los territorios de esta especie dentro y fuera de las áreas protegidas.

5.2 MÉTODOS

5.2.1 Trabajo de campo

5.2.1.1 Área de campeo

De los 30 búhos marcados durante el periodo de 2007 y 2010, referentes al capítulo de supervivencia, se consideraron 22 individuos (11 machos y 11 hembras correspondientes a 15 territorios) para el análisis de la estimación del área de campeo, que suministraron un número mínimo de 10 radio localizaciones por individuo (Kenward 2001). Estos individuos se clasificaron en tres clases de territorios a partir de dos criterios: *a*) en función de la localización de su nido, si este se localizaba “fuera” o “dentro” de áreas protegidas, y *b*) en el caso de nidificar en el interior de una áreas protegidas pero tener parte de su área de campeo fuera, se consideró como territorio “periférico”. En concreto, se analizaron 6 individuos (1 macho y 5 hembras) correspondientes a seis

territorios “fuera” de áreas protegidas, 9 individuos (6 machos y 3 hembras) correspondientes a ocho territorios “dentro” de áreas protegidas y 7 individuos (4 machos y 3 hembras) de seis territorios situados en la “periferia” de áreas protegidas.

5.2.1.2 Supervivencia

Para la estimación de la supervivencia se utilizó la información obtenida a partir de los 30 búhos radio-marcados (15 machos y 15 hembras), clasificando también estos individuos en tres clases, “fuera, dentro y periferia”, en función de los criterios expuestos en el apartado anterior (5.2.1.1) y teniendo en cuenta su situación en áreas protegidas. Así, 12 individuos (4 machos y 8 hembras) formaban parte del grupo correspondiente a territorios localizados “fuera” de las áreas protegidas, 8 (4 machos y 4 hembras) a territorios de la “periferia” y 10 individuos (7 machos y 2 hembras) en territorios de “dentro” de áreas protegidas.

5.2.3.3 Parámetros reproductivos

Se ha analizado la información correspondiente a los parámetros reproductivos (ocupación, éxito reproductor y productividad) de todos los territorios muestreados durante los 15 años de seguimiento (1999 a 2014). En este apartado y dada la dificultad de asignar un territorio periférico sin tener a los individuos radio-marcados, estos territorios se clasificaron solamente en dos clases de territorios (“fuera” y “dentro”).

5.2.4 Análisis de datos

5.2.4.1 Áreas de campeo vs áreas protegidas

Las áreas de campeo se estimaron mediante el método Kernel fijo al 95% usando el paquete estadístico “adehabitat” (Calenge 2006). En el análisis se evaluó el posible efecto del “sexo” (Penteriani *et al.* 2015) y se compararon, entre los tres grupos de territorios (territorios con áreas de campeo totalmente “dentro”, en áreas de campeo de la “periferia” y en áreas totalmente “fuera” de las áreas protegidas), realizando modelos lineales para determinar la existencia de diferencias en la tamaño de área de campeo. Los datos resultantes se analizaron con el programa estadístico R (R Development Core Team 2015).

5.2.4.2 Supervivencia vs áreas protegidas

La tasa de supervivencia se calculó mediante el modelo de destino conocido (*know-fate*

Eficacia áreas protegidas

model) con la función enlace logarítmica (*logit-link*) en el programa MARK (White & Burnham 1999), en este modelo se evalúa la existencia o no de variación entre los territorios de “fuera, dentro y periferia”. En este contexto, se desarrollaron modelos siguiendo la metodología explicada en el apartado 4.2.3 del capítulo 4. Estos modelos incluyeron como variables el sexo y la localización del territorio respecto a la áreas protegidas (dentro, fuera y periferia), con las que se diseñaban modelos lógicos con sentido biológico entre estas variables (incluyendo modelos de interacción) entre estas variables. La selección del modelo más explicativo se desarrolló usando el criterio de información de Akaike corregido para un pequeño tamaño muestral (AIC_c) y los modelos se consideraron alternativos cuando diferían por un $\Delta AIC_c \leq 2$ (Burnham & Anderson 2002), ver más detalles en el apartado 4.2.3 del capítulo 4.

5.2.4.3 Parámetros reproductivos vs áreas protegidas

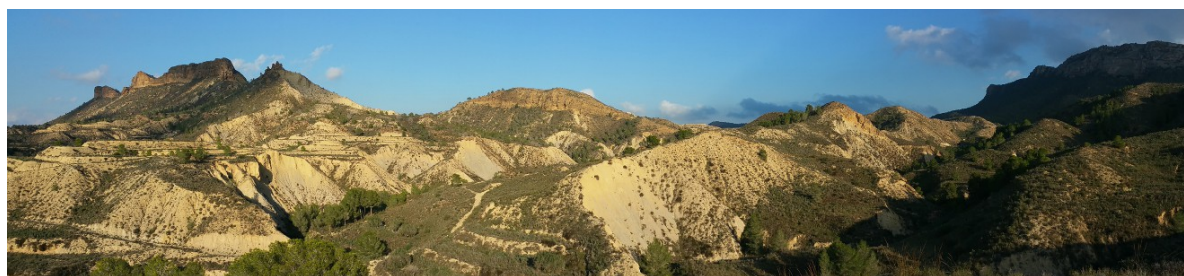
Para este análisis se han utilizado modelos lineales mixtos generalizados (GLMMs; McCulloch & Searle 2000) para examinar la existencia de diferencias entre los territorios de búho real. Estos territorios están localizados dentro y fuera de las áreas protegidas para las dos zonas de estudio consideradas, de modo que se puede evaluar el grado de protección de las áreas protegidas. Estos modelos son una extensión de los modelos lineales generalizados en los que se incorporan variables independientes con efectos aleatorios, con lo que se evita posibles problemas originados por pseudoreplicación. En este trabajo se considera el territorio como efecto aleatorio (Franklin *et al.* 2000, McClaren *et al.* 2002) y el resto de variables como efectos fijos. La ocupación, el éxito reproductor, la localización dentro vs fuera y zona se han considerado como variables binarias (1 = ocupación, éxito, dentro de áreas protegidas y zona N respectivamente, 0 = no-ocupación, fracaso, fuera de áreas protegidas y zona S respectivamente), y la productividad como el número de pollos (0, 1, 2, 3, 4, 5). En consecuencia, se ha utilizado la función de enlace logística con distribución de error binomial para los modelos de ocupación y éxito, mientras que la productividad se ha utilizado una función de enlace logarítmica y errores de una distribución de Poisson. Los análisis se han realizado con el paquete “glmmML” (Maindonald & Braun 2002), utilizando el programa estadístico R (R Core Team 2015)

5.3 RESULTADOS

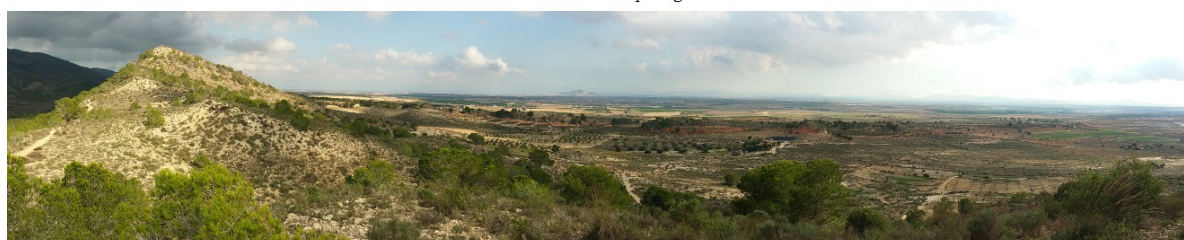
5.3.1 Áreas de campeo vs áreas protegidas

El número medio de radiolocalizaciones por individuo fue de $31,4 \pm 8,7$ con un rango de 12

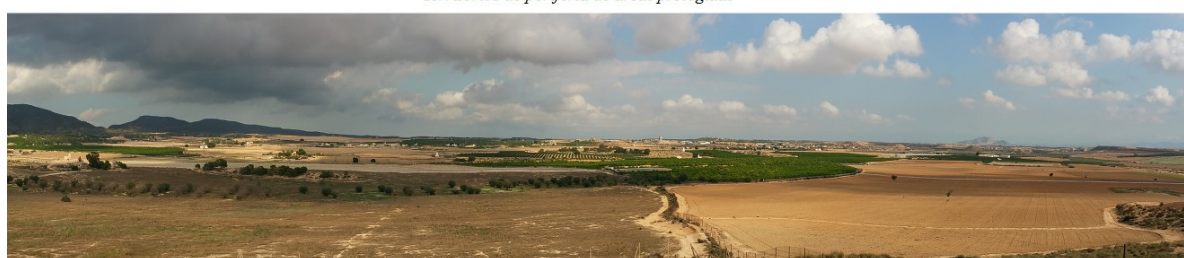
a 52 localizaciones por individuo (ver tabla 5.1 para más detalles). El número total de radiolocalizaciones fue de 691 y los tamaños de las áreas de campeo variaron desde 96 hasta 2393 ha siguiendo el método Kernel fijo al 95% (tabla 5.1). El número de radiolocalizaciones correspondientes a individuos que se reprodujeron dentro de las áreas protegidas fue de 504, de las que 374 fueron localizaciones dentro de áreas protegidas. El porcentaje de radiolocalizaciones de búhos que nidifican dentro, varió entre un 12,8 y el 100% (media de $74,2\% \pm 3,8\%$) (tabla 5.1), mientras que el porcentaje de área de campeo de estos individuos que se extiende dentro de áreas protegidas varió entre un 23,4 % y el 100 % (media de $72,2 \% \pm 16,3 \%$) (tabla 5.1, Figura 5.1). No se encontraron diferencias significativas en el tamaño de área de campeo entre machos y hembras ($P = 0,36$). En cambio, el análisis del tamaño de área de campeo entre los distintos tipos de territorios según su localización respecto a las áreas protegidas, mostró que las áreas de campeo de los búhos reales que se encontraban dentro de la áreas protegidas eran significativamente menores ($P = 0,010$) que las áreas de campeo de búhos de fuera y periferia, no encontrándose diferencias significativas entre estas dos últimas clases de localización ($P = 0,651$). De este modo el área de campeo media de individuos dentro de áreas protegidas fue de $400,3 \pm 216,0$ ha, mientras que la de individuos de la periferia fue de $1115,5 \pm 712,9$ ha, por último la de los individuos de fuera de áreas protegidas fue de $1248,8 \pm 695,7$ ha.



Territorios de dentro de áreas protegidas



Territorios de periferia de áreas protegidas



Territorios de fuera de áreas protegidas

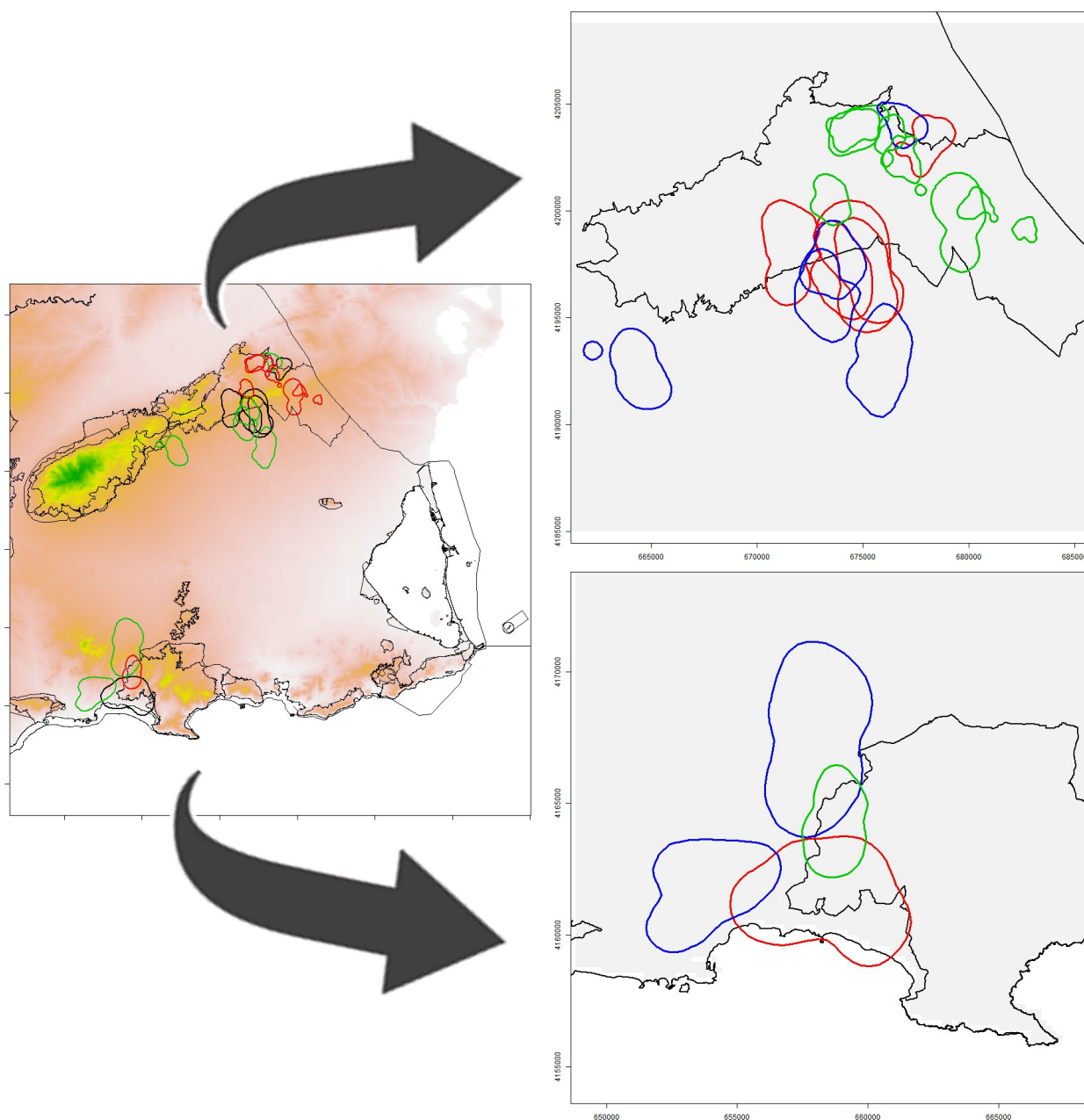


Figura. 5.1.- Áreas de campeo estimadas para los 22 búhos reales radio-marcados en el área de estudio. Se representan en diferente color las áreas de campeo según la localización de los búhos muestreados, siendo de color verde los búhos de dentro de las áreas protegidas, de color rojo la de los búhos de la periferia y las áreas de campeo de color azul corresponden a los búhos de fuera de las áreas protegidas.

Tabla 5.1.- Radiolocalizaciones y tamaños de áreas de campeo (método de Kernel fijo al 95%) de 22 individuos adultos de búho real radio-marcados.

Individuo	Nido	Radiolocalizaciones		Áreas de campeo (Kernel 95%)	
		N. de localizaciones	% dentro	Tamaño (ha)	% dentro
Hembra #1	<i>periferia</i>	12	58,3	1.665,6	39,8
Hembra #2	<i>periferia</i>	30	20,0	452,8	51,4
Hembra #3	<i>periferia</i>	19	15,7	956,2	26,6
Hembra #4	<i>dentro</i>	37	100,0	222,6	94,2
Hembra #5	<i>dentro</i>	36	100,0	347,2	100,0
Hembra #6	<i>dentro</i>	20	100,0	846,0	94,1
Total dentro	<i>interior</i>	154	65,7	748,4	67,7
Hembras					
Hembra #7	<i>fuera</i>	31	0,0	821,6	0,0
Hembra #8	<i>fuera</i>	52	1,9	896,3	5,7
Hembra #9	<i>fuera</i>	19	21,5	784,8	36,5
Hembra #10	<i>fuera</i>	20	0,0	2.349,6	7,0
Hembra #11	<i>fuera</i>	33	0,0	1.529,2	0,0
Total fuera	<i>exterior</i>	155	4,5	1276,3	9,8
Hembras					
Total hembras	-	309	36,8	988,4	41,4
Macho #1	<i>periferia</i>	35	45,7	321,0	44,8
Macho #2	<i>periferia</i>	39	12,8	1.050,6	23,4
Macho #3	<i>periferia</i>	36	77,7	969,2	71,5
Macho #4	<i>periferia</i>	35	42,8	2.393,2	40,0
Macho #5	<i>dentro</i>	30	100	331,3	100,0
Macho #6	<i>dentro</i>	31	100	96,9	100,0
Macho #7	<i>dentro</i>	36	100	302,9	99,9
Macho #8	<i>dentro</i>	35	100	477,8	99,1
Macho #9	<i>dentro</i>	38	100	172,2	100,0
Macho #10	<i>dentro</i>	35	88,5	806,0	71,4
Total dentro Machos	<i>interior</i>	350	76,8	692,1	75,0
Macho #11	<i>fuera</i>	32	0,0	1.111,2	0,0
Total machos	-	382	69,3	730,2	68,2
Total individuos	-	691	54,8	859,3	54,8

5.3.1 Supervivencia vs áreas protegidas

Las tasas trimestrales de supervivencia estimadas para cada conjunto de territorios fue de 0,910 (IC 95% = 0,81- 0,95) para los búhos de fuera de las áreas protegidas, 0,95 (IC 95% = 0,86- 0,98) para los de dentro de las áreas protegidas y para los búhos de la periferia fue de 0,91 (IC 95% = 0,77- 0,98). Sin embargo, no mostraron un apoyo explicativo importante cuando se construyeron los modelos y se comparaban con el modelo nulo (que se incluía como un modelo alternativo valido $\Delta AIC = 0,59$). Por tanto no se consideró la existencia de diferencias entre las supervivencias estimadas.

5.3.1 Parámetros reproductivos vs áreas protegidas

Durante el periodo comprendido entre los años 1999–2014, el número de territorios controlados fue de $68,75 \pm 41$, rango de 18–127. En total, se detectó la presencia de 96 territorios (65 de la zona N y 31 de la zona S) dentro de las áreas protegidas, y 31 territorios fuera de las áreas protegidas (17 de la zona N y 14 territorios de la zona S). De los tres tipos de parámetros estudiados, sólo hubo diferencias significativas en la tasa de ocupación territorial entre los territorios de dentro y fuera de las áreas protegidas ($P < 0,05$; $P = 0,040$). Como puede observarse la tabla 5.2 se dan valores más altos de ocupación en los territorios de fuera de las áreas protegidas que en los territorios de dentro. Sin embargo, el éxito reproductor y la productividad no mostró diferencias significativas ($P < 0,05$; $P = 0,653$ y $P = 0,742$ respectivamente) entre los territorios de dentro y fuera de las áreas protegidas. Además, tampoco se encontraron relaciones significativas ($P < 0,05$; ocupación $P = 0,306$; éxito $P = 0,164$; productividad $P = 0,077$) entre los valores de los parámetros reproductivos cuando se evaluó la eficacia de las áreas protegidas separadamente para las distintas áreas de estudio (zonas N y S).

Tabla 5.2.- Valores medios de ocupación, éxito reproductor y productividad del búho real en el sureste de la península ibérica en función de su localización con referencia a las áreas protegidas y las distintas zonas estudiadas .

	Zona N			Zona S			Conjunto		
	Fuera	Dentro	Total	Fuera	Dentro	Total	Fuera	Dentro	Total
Ocupación	$0,89 \pm 0,31$	$0,77 \pm 0,41$	$0,79 \pm 0,40$	$0,78 \pm 0,41$	$0,73 \pm 0,44$	$0,74 \pm 0,43$	$0,84 \pm 0,36^*$	$0,76 \pm 0,42^*$	$0,77 \pm 0,41$
Éxito	$0,77 \pm 0,34$	$0,70 \pm 0,35$	$0,71 \pm 0,35$	$0,60 \pm 0,38$	$0,69 \pm 0,34$	$0,67 \pm 0,35$	$0,704 \pm 0,36$	$0,70 \pm 0,34$	$0,70 \pm 0,35$
Productividad	$2,30 \pm 1,47$	$2,10 \pm 1,35$	$2,14 \pm 1,37^*$	$1,568 \pm 1,40$	$1,93 \pm 1,24$	$1,84 \pm 1,29^*$	$2,04 \pm 1,46$	$2,05 \pm 1,32$	$2,05 \pm 1,35$

*valores que indican significación estadística con un $P < 0,05$ para los glmmML realizados.

5.4 DISCUSIÓN

La gestión para la conservación de una especie debe tener en cuenta tanto la preservación de las áreas de alimentación como la de las áreas de nidificación (Martin & Possingham 2005). Los resultados obtenidos muestran que las áreas protegidas del área de estudio confieren una elevada eficacia en la protección del grueso de la población reproductora de búho real, puesto que el 75% de los nidos se encuentran en el interior de alguna de las figuras de protección incluidas en la red Natura 2000 y en los Espacios Naturales Protegidos de la Región de Murcia.

La importancia de las áreas de alimentación se ha enfatizado en diversos estudios, que la disponibilidad de buenas áreas de abastecimiento de presas alrededor de los nidos puede promover el éxito reproductor de las especies objetivo (Tella *et al.* 1998, Amar *et al.* 2008, Hinam & Clair 2008), y en el caso del búho real los hábitats seleccionados para buscar presas difieren de aquellos hábitats seleccionados para anidar (Penteriani *et al.* 2001, Martínez *et al.* 2003, Ortego & Díaz 2004). Este estudio, muestra como los búhos reales que anidan en áreas protegidas ostentan áreas de campeo más pequeñas que las de los individuos de fuera de estas áreas protegidas. Este hecho puede obedecer a la calidad diferencial del hábitat de aprovisionamiento de presas en el entorno del nido. En esta especie, el tamaño del área de campeo está influido por el ciclo biológico, los factores internos (sexo y estatus social) y externos (características del hábitat) y los factores relacionados con la disponibilidad, el tamaño y la rentabilidad de la presa (Campioni *et al.* 2013, Penteriani *et al.* 2015, Lourenço *et al.* 2015). De hecho, estos autores han encontrado que las áreas de campeo de menor tamaño están asociadas a la presencia de hábitats con una elevada heterogeneidad (ecotonos) y una mayor disponibilidad de conejos. En el área de estudio, el hábitat de las áreas protegidas reúne estas características por lo que los búhos tienen tamaños de área de campeo más pequeños como respuesta a la mayor disponibilidad de recursos tróficos en estas zonas. Paralelamente, el hecho de que las áreas de campeo sean mayores fuera de las áreas protegidas obedece sin duda a la mayor humanización del entorno de estos territorios, dominados por vastas extensiones de monocultivos agrícolas y pobres en poblaciones de conejo.

En el área de estudio, las áreas protegidas conforman una vasta extensión de terreno protegido especialmente por la presencia de figuras de protección de Natura 2000, cuya superficie excede a la superficie protegida contribuida por la red de Espacios Naturales Protegidos (<http://www.murcianatural.carm.es>). El tamaño de las áreas protegidas constituye uno de los

factores más importantes para la protección óptima de las aves en Europa (Wu *et al.* 2011, Pellissier *et al.* 2013), a su vez, la creación de grandes extensiones protegidas puede incrementar, sin duda, la eficacia de la protección de los terrenos de alimentación de los búhos. El hecho de que los dominios vitales de los búhos dentro de áreas protegidas sean de modestas dimensiones ofrece dos importantes implicaciones para la conservación de la especie. En primer lugar, la superficie de las áreas protegidas es lo suficientemente grande como para garantizar la protección de los terrenos de abastecimiento alimenticio de los búhos reproductores dentro de las áreas protegidas. Esto hecho es muy relevante porque las áreas protegidas más pequeñas son susceptibles de experimentar un mayor efecto borde, pudiendo reducir la capacidad de las poblaciones de aves para amortiguar los cambios en las zonas limítrofes (Gaston *et al.* 2008), particularmente intensos en la región mediterránea (Marchesi *et al.* 2002). Además, a diferencia de lo señalado en otros estudios en los que las áreas protegidas no satisfacían los requerimientos de aprovisionamiento de presas de las especies con gran capacidad de desplazamiento (Sergio *et al.* 2005, Martínez *et al.* 2007, Jackson *et al.* 2009, Guixé & Arroyo 2011), la conservación de una especie con baja capacidad de desplazamiento, como es el caso del búho real (cuyos dominios vitales no superan los 3 km², véase Penteriani *et al.* 2015), puede depender significativamente de la gestión que se haga dentro del áreas protegidas. Éste es un hecho de bastante interés ya que en la actualidad es difícil integrar la gestión de las áreas protegidas con las actividades humanas y los usos del suelo en sus alrededores (Sergio *et al.* 2005, Watson *et al.* 2014). Por tanto, basado en estos resultados, se propone incentivar el mantenimiento de los paisajes tradicionales mediterráneos en el interior de las áreas protegidas, principalmente las zonas cultivadas, ricas en poblaciones de presas, puesto que estas zonas agro-pecuarias podrían verse afectadas por la próxima reforma de la Política Agraria Comunitaria (PAC), con potenciales repercusiones sobre las poblaciones de presas (Marchesi *et al.* 2002) y por consiguiente en las poblaciones protegidas de búho real.

El conocimiento de la supervivencia constituye uno de los componentes esenciales de la dinámica de poblaciones; por lo tanto, la identificación de los factores determinantes de la variación de la mortalidad puede ser de importancia clave para conocer por qué las poblaciones aumentan o disminuyen (Thorup *et al.* 2013). El búho real es una de las especies más afectadas por la electrocución en tendidos eléctricos (Sergio *et al.* 2004, Pérez-García *et al.* 2011, Cerezo *et al.* 2012). El trabajo de Sergio *et al.* (2004) demostró que la electrocución altera la distribución y la densidad de la especie, y que los territorios con alto riesgo de electrocución (los territorios

enclavados fuera de la áreas protegidas podrían ser considerados como tales) fueron abandonados progresivamente durante periodos largos de 10 años, provocando un abrupto declive de la población. Sin embargo, los resultados obtenidos no apuntan en esa dirección, puesto que los modelos no expusieron un efecto de las áreas protegidas en la supervivencia de los búhos reales, de hecho las tasas de supervivencia fueron elevadas y similares entre los tres tipos de territorios considerados.

En relación al análisis de la eficacia de las áreas protegidas en los parámetros reproductivos de la especie, los modelos no indicaron diferencias en la productividad y en el éxito reproductor dentro y fuera de las áreas protegidas, pero si que mostraron una mayor ocupación fuera que dentro de las áreas protegidas. El hecho de que las poblaciones de búho real exhiban excelentes valores de productividad y éxito reproductor (tanto fuera como dentro de las áreas protegidas), probablemente refleje un proceso de estabilización de la población, teniendo en cuenta el declive sufrido por la especie durante las últimas décadas, debido sobre todo a la incidencia de la mixomatosis y la neumonía hemorrágico vírica del conejo (Martínez & Calvo 2001, Martínez & Zuberogoitia 2001, Fernández de Simón *et al.* 2014), y/o a que las poblaciones de conejos y especies presas alternativas son lo suficientemente aceptables fuera de áreas protegidas, estos factores influyen notablemente en el balance reproductor óptimo del búho real. Estudios previos han encontrado que la ocupación puede considerarse como una medida de calidad territorial (McClaren *et al.* 2002, Sergio & Newton 2003, McIntyre & Schmidt 2012), especialmente para aquellas poblaciones en las que no todos los territorios están siempre ocupados (Sergio & Newton 2003). Sin embargo, los modelos no mostraron que los territorios más ocupados (los de fuera de la áreas protegidas) ostentaran mayor eficiencia biológica que el resto de los territorios, potencialmente de mayor calidad. Así pues, ¿qué podría explicar las diferencias en las tasas de ocupación dentro y fuera de las áreas protegidas? Investigaciones previas han encontrado que las elevadas tasas de reemplazamiento en poblaciones de búho real se han relacionado con elevados niveles de ocupación intermitente en los territorios reproductores y con la frecuente desaparición de adultos territoriales, cuyas bajas son reemplazadas lentamente (Sergio *et al.* 2004, Ortego 2007, Schaub *et al.* 2010, Pérez-García *et al.* 2012). De esta manera, en las zonas limítrofes de las áreas protegidas, la frecuente mortalidad de individuos adultos o jóvenes podría generar huecos en la población reproductora, que podrían ser rápidamente ocupados por flotantes. Por lo tanto, este elevado nivel de reemplazamiento podría relajar las tensiones territoriales (Pérez-García *et al.* 2011), como ha sido observado en otros búhos con fuerte

carácter territorial (Hirons 1985). Las poblaciones mediterráneas de alta densidad de búho real, muestran distancias medias de dispersión de corto recorrido (Delgado 2008), con un flujo asimétrico de dispersantes que se guía principalmente por manchas de hábitats de vegetación natural parecidas a los lugares de nidificación pero que a su vez muestran un mayor grado de antropización, y una menor madurez y calidad del hábitats (Penteriani & Delgado 2009, Delgado *et al.* 2010). Estas características configuran las denominadas áreas de asentamiento temporal que se establecen próximas, y que incluso se solapan con territorios situados en la periferia o fuera de los núcleos poblacionales principales, ya que los individuos reproductores adultos permiten la presencia de flotantes que no muestran un comportamiento territorial (Delgado *et al.* 2009, 2010, Penteriani *et al.* 2015). Así, un elevado contingente de individuos flotantes presentes en la proximidad de las áreas de anidamiento, podrían ocupar rápidamente estos territorios exteriores, antes que otros del centro poblacional (áreas protegidas), más alejados y con mayor densidad de coespecíficos (Penteriani *et al.* 2015). La relajación del comportamiento territorial (probablemente por individuos que crían por primera vez) unido a una todavía considerable pero no elevada disponibilidad de poblaciones presas (de conejo y presas alternativas) en estas zonas exteriores podrían explicar que: *a)* la productividad y el éxito reproductor fueran tan elevadas como en el resto de territorios y *b)* que el tamaño de las áreas de campeo es mayor como consecuencia de un incremento en la diversidad de la dieta en estas áreas más humanizadas, algo más pobres en conejo (Lourenço *et al.* 2015). Por tanto, en base a estos resultados, se propone que se preste una mayor atención de gestión a los territorios exteriores, actualmente no protegidos, y a las áreas de asentamiento temporal cuyo funcionamiento se perfila como clave para los movimientos dispersivos y la dinámica de población de ésta y otras especies de aves de presa (Delgado & Penteriani 2005, Penteriani *et al.* 2005).

En conclusión, los resultados obtenidos muestran una considerable eficacia de las áreas protegidas en la conservación de poblaciones de búho real, ya que, las áreas protegidas presentan una elevada eficacia en la protección del grueso de las áreas de nidificación, y a su vez, garantizan la preservación de los terrenos patrullados por los búhos reales durante sus movimientos de campeo dentro de estas áreas protegidas. Sin embargo, no se genera un efecto positivo significativo en las tasas de reproducción y supervivencia de los búhos dentro y fuera de las áreas protegidas.

REFERENCIAS

- Abellán M, Martínez JE, Palazón JA, Esteve MA, Calvo JF (2011) Efficiency of a protected-area network in a Mediterranean region: a multispecies assessment with raptors. *Environ Manage* 47: 983–991.
- Abellán M, Aledo E, Cerezo E, Manso A, Escarabajal JM (2012) Corrección de tendidos eléctricos en la Región de Murcia: resultados alentadores en la corrección, el control y el seguimiento de los puntos negros. *Quercus* 321: 34–36.
- Albuquerque FS, Assunção-Albuquerque MJT, Cayuela L, Zamora R, Benito BM (2013) Europan bird distribution is “well” represented by Special Protected Areas: mission accomplished? *Biol Conserv* 159: 45–50.
- Amar A, Arroyo B, Meek E, Redpath S, Riley H (2008) Influence of habitat on breeding performance of hen harriers in Orkney. *Ibis* 150: 400–404.
- Apostolopoulou E, Pantis JD (2009) Conceptual gaps in the national strategy for the implementation of the European Natura 2000 conservation policy in Greece. *Biol Conserv*, 142: 221–237.
- Araújo M B, Lobo J M, Moreno J C (2007) The effectiveness of Iberian protected areas in conserving terrestrial biodiversity. *Conserv Biol* 21:1423–1432. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00827.x
- Araújo MB, Alagador D, Cabeza M, Nogués-Bravo D, Thuiller W (2011) Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14: 484–492.
- Arroyo BE, Leckie F, Amar A, McCluskie A, Redpath S (2014) Ranging behaviour of hen harriers breeding in Special Protection Areas in Scotland. *Bird Study* 61: 48–55.
- Assunção-Albuquerque MJT, Benayas JM, Albuquerque FS, Rodríguez MÁ (2012) The geography of high-value biodiversity areas for terrestrial vertebrates in Western Europe and their coverage by protected area networks. *Web. Ecol.* 12: 65–73.
- Bagchi R, Crosby M, Huntley B, Hole DG, Butchart SHM, Collingham Y, Kalras M, Rajkumar J, Rahmani A, Pandey M, Gurung H, Trai LT, Van Quang N, Willis SG (2013). Evaluating the effectiveness of conservation site networks under climate change: accounting for uncertainty. *Global Change Biology* 19: 1236–1248.
- Benson J F, Patterson B R, Mahoney PJ (2014) A protected area influences genotype-specific survival and the structure of a *Canis* hybrid zone. *Ecology*, 95(2): 254–264.
- Bouchet P, Falkner G, Seddon MB. (1999) List of protected land and freshwater molluscs in the Bern Convention and European Habitats Directive: are they relevant to conservation? *Biol*

Conserv 90: 21-31.

Brambilla M, Bionda R (2013) Variation in productivity and territory occupancy in an eagle owl *Bubo bubo* population. *Ornis Fennica* 90: 50–56.

Brodier S, Augiron S, Cornulier T, Bretagnolle V (2014) Local improvement of skylark and corn bunting population trends on intensive arable landscape: a case study of the conservation tool Natura 2000. *Anim Conserv* 17: 204–216.

Burnham KP, Anderson D R (2002) Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer, New York

Calenge C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516-519

Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Bastianelli G, Fernández N, Penteriani V (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived, territorial species. *Oecologia* 172: 371–385.

Catry I, Alcazar R, Franco AMA, Sutherland WJ (2009) Identifying the effectiveness and constraints of conservation interventions: a case of study of the endangered lesser kestrel. *Biol Conserv* 142: 2782–2791.

Cerezo E, Manso A, Aledo E (2012). Patrimonio natural y líneas eléctricas en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Región de Murcia.

Chivers LS, Lundy MG, Colhoun K, Newton SF, Houghton DR Reid N (2013). Identifying optimal feeding habitat and proposed Marine Protected Areas (pMPAs) for the black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla*) suggests a need for complementary management approaches. *Biol Conserv* 164: 73–81.

D'Amen M, Bombi P, Campanaro A, Zapponi L, Bologna MA, Mason F (2013) Protected areas and insect conservation: questioning the effectiveness of Natura 2000 network for saproxylic beetles in Italy. *Anim Conserv* 16: 370–378.

De la Montaña E, Rey Benayas JM, Vasques A, Razola I, Cayuela L (2011) Conservation planning of vertebrate diversity in a Mediterranean agricultural-dominant landscape. *Biol Conserv* 144: 2468–2478.

Delgado MM. (2008) Estudio de la dispersión natal de una especie de larga vida: análisis de los patrones de movimiento animal. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.

Delgado MM, Penteriani V (2005) Eagle owl *Bubo bubo* dispersal patterns and the importance of floaters for the stability of breeding populations. *Ornithologischer Anzeiger* 44: 153–158.

- Delgado MM, Penteriani V, Campioni L, Nams VO (2009) Movement patterns distinguish among wandering floaters during early natal dispersal, floaters in settlement areas and breeders. *Behav. Ecol Sociobiol.* 64: 35-43.
- Delgado M M, Penteriani V, Revilla E, Nams V (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *J Anim Ecol*, 79: 620-632.
- DGMN (2002) Figuras para la protección de áreas con interés natural en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Región de Murcia.
- Dimitrakopoulos PG, Memtsas D, Troumbis AY (2004). Questioning the effectiveness of the Natura 2000 Special Areas of Conservation Strategies: the case of Crete. *Global Ecol and Biogeog* 13: 199-207.
- Fernández-de-Simón J, Díaz-Ruiz F, Cirilli F, Tortosa FS, Villafuerte R, Ferreras P (2014) Role of prey and intraspecific density dependence on the population growth of an avian top predator. *Acta Oecologica* 60: 1–6.
- Ferreira M, Beja P (2013) Mediterranean amphibians and the loss of temporary ponds: are there alternative breeding habitats? *Biol Conserv* 165: 179–186.
- Franklin A B, Anderson D R, Gutiérrez R J, Burnham KP (2000) Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California. *Ecol Monographs* 70: 539-590.
- Gaston KJ, Jackson SE, Nagy A, Cantu-Salazar L, Johnson (2008) Protected areas in Europe – principle and practice. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1134: 97–119.
- Geldmann J, Barnes M, Coad L, Craigie ID, Hockings M, Burgess ND (2013) Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *BiolConserv* 161: 230–238.
- Grodzinska-Jurczak M, Cent J (2011) Expansion of nature conservation areas: problems with Natura 2000 implementation in Poland? *EnvironManage* 47: 11–27.
- Guixó D, Arroyo B (2011) Appropriateness of Special Protection Areas for wideranging species: the importance of scale and protecting foraging, not just nesting habitats. *Anim Conserv* 14: 391 - 399.
- Hermoso V, Filipe AF, Segurado P, Beja P (2015a) Effectiveness of a large reserve network in protecting freshwater biodiversity: a test for the Iberian Peninsula. *Freshwater Biol* 60: 698–710.
- Hermoso V, Filipe AF, Segurado P Beja P (2015b) Filling gaps in a large reserve network to address

- freshwater conservation needs. *J. Environ. Manage.* 161: 358–365.
- Hinam HL, Clair CCS, (2008) High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biol Conserv* 141: 524–535.
- Hirons GJM (1985) The effects of territorial behaviour on the stability and dispersion of tawny owl (*Strix aluco*) population. *J. Zool. Lond.* 1: 21–48.
- Hole DG, Huntley B, Arinaitwe J, Butchart SHM, Collingham YC, Fishpool LD, Pain DJ, Willis SG (2011) Toward a management framework for networks of protected areas in the face of climate change. *Conserv Biol* 25: 305–315.
- Ioja CI, Patroescu M, Rozyłowicz L, Popescu VD, Verghelet M, Zotta MI, Felciuc M (2010) The efficacy of Romania's protected areas network in conserving biodiversity. *Biol Conserv* 143: 2468–2476.
- Jackson SF, Kershah M, Gaston KJ (2004) The buffer effect and the selection of protected areas for waterbirds in Britain. *Biol Conserv* 120: 137–143.
- Jackson SF, Evans KL, Gaston KJ (2009) Statutory protected area and avian species richness in Britain. *Biodiv Conserv* 18: 2143–2151.
- Janss GFE, Ferrer M (1999) La electrocución de aves en los apoyos del tendido eléctrico: experiencias europeas. En Ferrer M, Janss GFE (Eds.): *Aves y líneas eléctricas*, páginas. 155–174. Madrid, Editorial Quercus.
- Jantke K, Schleupner C, Schneider UA (2011) Gap analysis of European wetland species: priority regions for expanding the Natura 2000 network. *Biodivers Conserv* 20: 581–605.
- Kapos V, Balmford A, Aveling R, Bubbs P, Carey P, Entwistle A, Hopkins J, Mulliken T, Safford R, Stattersfield A, Walpole M, Manica A (2008). Calibrating conservation: new tools for measuring success. *Conserv Letters*, 1: 155–164.
- Kati V, Hovards T, Dieterich M, Ibisch PL, Mihok B, Selva N (2015) The challenge of implementing the European network of protected areas Natura 2000. *Conserv Biol* 29: 260–270.
- Kenward RE (2001) *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. 2nd ed. London: Academic Press.
- Leary W A, Mazaika R, Bechard M J (1998) Factors affecting the size of ferruginous hawk home ranges. *Wilson Bull*, 110 (2): 198–205
- Lisón F, Palazón JA, Calvo JF (2013) Effectiveness of the Natura 2000 Network for the conservation of cave-dwelling bats in a Mediterranean region. *Anim Conserv* 16: 528–537.

doi:10.1111/acv.12025

- Lisón F, Sánchez D, Calvo JF 2015. Are species listed in the Annex II of the Habitats Directive better represented in Natura 2000 network than the remaining species? A test using Spanish bats. *Biodiv Conserv*. doi: 10.1007/s10531-015-0937-1
- López-López P, García-Ripollés C, Soutullo A, Cadahía L, Urios V (2007a) Are important bird areas and special protected areas enough for conservation?: the case of Bonelli's eagle in a Mediterranean area. *Biodivers Conserv* 16:3755-3780
- López-López P, García-Ripollés C, Soutullo A, Cadahía L, Urios V (2007b) Identifying potentially nesting habitat for golden eagles (*Aquila chrysaetos*) applied to Important Bird Areas design. *Anim Conserv* 10(2): 208–218.
- Lourenço R, Delgado MM, Campioni L, Korpimäki E, Penteriani V (2015) Evaluating the influence of diet related variables on breeding performance and home range behaviour of a top predator. *Pop Ecol* En prensa
- Lund MP (2002) Performance of the species listed in the European Community 'Habitats' Directive as indicators of species richness in Denmark. *Environ Sci Policy* 5: 105-112.
- Maindonald J, Braun J (2002) *Data Analysis and Graphics Using R*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maiorano L, Amori G, Capula M, Falcucci A, Masi M, Montemaggiore A, Pottier J, Psomas A, Rondinini C, Russo D, Zimmermann NE, Boitani L, Guisan A (2013) Threats from climate change to terrestrial vertebrate hotspots in Europe. *PLoS One* 8(9): e74989.
- Maiorano L, Amori G, Montemaggiore A, Rondinini C, Santinini L, Saura S, Boitani L (2015) On how much biodiversity is covered in Europe by national protected areas and by the Natura 2000 network: insights from terrestrial vertebrates. *Conserv Biol* 29: 986–995.
- Mañosa S (2001) Strategies to identify dangerous electricity pylons for birds. *Biodiv Conserv* 10: 1997–2012.
- Marchesi L, Sergio F, Pedrini P (2002) Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* 144: E164–E177
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243–253.
- Martin TG, Possingham HP (2005) Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. *J. Appl. Ecol.* 42: 400–408.
- Martínez I, Carreno F, Escudero A, Rubio A (2006) Are threatened lichen species well-protected in Spain? Effectiveness of a protected areas network. *Biol Conserv*, 133: 500-511.

- Martínez JA, Zuberogoitia I (2001) The response of the eagle owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *J Ornithol* 142: 204–211
- Martínez JA, Martínez JE, Mañosa S, Zuberogoitia I, Calvo JF (2006) How to manage human-induced mortality in the eagle owl *Bubo bubo*. *Bird Conserv Int* 16: 265–278.
- Martínez JE, Calvo JF (2001) Diet and breeding success of eagle owl in Southeastern Spain: effect of Rabbit Haemorrhagic Disease. *J Raptor Res* 35: 259–262
- Martínez JE, Pagan I, Palazón JA, Calvo JF (2007) Habitat use of booted eagles (*Hieraaetus pennatus*) in a Special Protection Area: implications for conservation. *Biodivers Conserv* 16: 3481–3488
- Mazaris AD, Papanikolaou AD, Barbet-Massin M, Kallimanis AS, Jiguet F, Schmeller DS, Pantis JD (2013) Evaluating the connectivity of a protected areas' network under the prism of global change: the efficiency of the European Natura 2000 network for four birds of prey. *PLoS ONE* 8(3): e59640.
- McClaren EL, Kennedy PL, Dewey SR (2002). Do some Northern goshawk nest areas consistently fledge more young than others? *Condor* 104: 343–352.
- McCulloch CE, Searle SR (2000) *Generalized, Linear, and Mixed Models*. New York: Wiley-Interscience.
- McIntyre CL, Schmidt JH (2012) Ecological and environmental correlates of territory occupancy and breeding performance of migratory golden eagles *Aquila chrysaetos* in interior Alaska. *Ibis* 154: 124–135.
- Ortego J (2007) Consequences of eagle owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. *Ornis Fennica* 84: 78–90
- Ortego J, Díaz M (2004) Habitat preference models for nesting eagle owls *Bubo bubo* in central Spain: how much can be inferred from changes with spatial scale. *Ardeola* 51: 385–394
- Pellissier V, Touroult J, Julliard R, Sibley JP, Jiguet F (2013) Assessing the Natura 2000 network with a common breeding birds survey. *Anim Conserv* 16: 566–574.
- Penteriani V, Delgado M M (2009) Thoughts on natal dispersal. *J Raptor Res*, 43: 90–98.
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P, Cazassus M (2001) Effects of landscape spatial structure and composition on the settlement of the Eurasian eagle owl *Bubo bubo* in a Mediterranean habitat. *Ardea* 89: 331–340.
- Penteriani V, Delgado MM, Gallardo M, Ferrer M (2004) Spatial heterogeneity and structure of bird populations: a case example with the eagle owl. *Popul Ecol* 46: 185–192.

- Penteriani V, Otalora F, Ferrer M (2005) Floater survival affects population persistence. The role of prey availability and environmental stochasticity. *Oikos* 108: 523–534.
- Penteriani V, Delgado MM, Campioni L (2015) Quantifying space use of a long-lived species during the life time scale using individual movement data. *SCI Nat (Naturwissenschaften)* 102:21
- Pérez-García, JM, Botella F, Sánchez-Zapata JA, Moleón M (2011) Conserving outside protected areas: edge effects and avian electrocutions on the periphery of Special Protection Areas. *Bird Conserv International* 21: 296–302.
- Pérez-García JM, Sánchez-Zapata JA, Botella F (2012) Distribution and breeding performance of a high-density eagle owl *Bubo bubo* population in southeast Spain. *Bird Study* 59: 22–28.
- Primack RB (2008) A primer of conservation biology (2nd revised ed.) USA: Sinauer Associates Inc.
- R Core Team. (2015). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rodrigues AS, Andelman SJ, Bakarr MI, Boitani L, Brooks TM, Cowling RM, Fishpool LD, da Fonseca GA, Gaston KJ, Hoffmann M, Long JS, Marquet PA, Pilgrim JD, Pressey RL, Schipper J, Sechrest W, Stuart SN, Underhill LG, Waller RW, Watts M, Yan X (2004) Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, 428: 640-643
- Rubolini D, Bassi E, Bogliani G, Galeotti P, Garavaglia R (2001) Eagle owl *Bubo bubo* and power line interactions in the Italian Alps. *Bird Conserv Intern* 11: 319–324.
- Sándor AD, Domşa C (2012) Special Protected Areas for conservation of Romania's forest birds: status assessment and possible expansion using predictive tools. *Acta Zool Bulg.* 64(4):367-374.
- Sergio F, Newton I (2003) Occupancy as a measure of territorial quality. *J Anim Ecol* 72: 857–865.
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Ferrer M, Penteriani V (2004) Electrocution alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *J Appl Ecol* 41: 836–845.
- Sergio F, Blas J, Forero M, Fernández N, Donázar JA, Hiraldo F (2005) Preservación of wide-ranging top predators by site-protection: black and red kites in Donana National Park. *Biol Conserv* 125: 11–21.
- Schaub M, Aebischer A, Gimenez O, Berger S, Arlettaz R (2010) Massive immigration balances

- high anthropogenic mortality in a stable eagle owl population: lessons for conservation. *Biol Conserv* 143: 1911–1918.
- Scott JM, Davis F, Csuti B, Noss R, Butterfield B, Groves C, Anderson H, Caicco S, D’Erchia F, Edwards TC, Ulliman J, Wright RG (1993) Gap analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monograph* 123:1–41
- Tella JL, Forero MG, Hiraldo F, Donazar JA (1998) Conflicts between lesser kestrel conservation and European agricultural policies as identified by habitat use analyses. *Conserv Biol* 12: 593–604.
- Thompson PM, Van Parijs S, Kovacs KM. 2001. Local declines in the abundance of harbour seals: implications for the designation and monitoring of protected areas. *J Appl Ecol* 38: 117–125.
- Thorup K, Pedersen D, Sunde P, Jacobsen LB, Rahbek C (2013) Seasonal survival rate and causes of mortality of little owls in Denmark. *J Ornithol* 154: 183–190.
- Tintó A, Real J, Mañosa S (2010) Predicting and correcting electrocution of birds in Mediterranean areas. *J Wild Manage* 74: 1852–1862.
- Tsiafouli MA, Apostolopoulou E, Mazaris AD, Kallimanis AS, Drakou EG, Pantis JD (2013) Human activities in Natura 2000 sites: a highly diversified conservation network. *Environ Manag* 51: 1025–1033.
- Traba J, de la Morena ELG, Morales MB, Suárez F (2007) Determining high value areas for steppe birds in Spain: hot spots, complementarity and the efficiency of protected areas. *Biodivers Conserv* 16: 3255–3275.
- Watson JEM, Dudley N, Segan DB, Hockings M (2014) The performance and potential of protected areas. *Nature* 515: 67–73.
- Willis SG, Hole DG, Collingham YC, Hilton G, Rahbek C, Huntley B (2009) Assessing the impacts of future climate change on protected area networks: a method to simulate individual species’ responses. *Environ Manag* 43: 836–845.
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–138.
- Wu CF, Lin YP, Lin SH (2011) A hybrid scheme for comparing the effects of bird diversity conservation approaches on landscape patterns and biodiversity in the Shangan sub-watershed in Taiwan. *J Environ Manag* 92: 1809–1820.
- Zehetmair T, Muller J, Runkel V, Stahlschmidt P, Winter S, Zharov A, Gruppe A (2014) Poor effectiveness of Natura 2000 beech forests in protecting forest-dwelling bats. *J Nat Conserv*

23:53–60.

CAPÍTULO 6.
PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD GENÉTICA EN POBLACIONES
MEDITERRÁNEAS DE BÚHO REAL



6.1 INTRODUCCIÓN

Un profundo conocimiento de la diversidad genética, estructura y patrones de conectividad de una especie es crucial para comprender su potencial evolutivo y dinámica poblacional, y para determinar sus unidades de gestión para futuros programas de conservación de vida silvestre (Agudo *et al.* 2011). Se asume que la variación genética es necesaria para que los individuos se adapten a cambios ambientales y para que sus poblaciones permanezcan viables (Reed & Frankham, 2003, Bourke *et al.* 2010). De hecho, las reducciones severas en el tamaño poblacional, ya sean causadas por mortalidad natural o por factores antrópicos, puede llevar a una pérdida de diversidad genética debido a la deriva y al aumento de la frecuencia de los alelos deletéreos raros recesivos, lo que puede provocar una menor supervivencia ligada a la depresión endogámica (Brook *et al.* 2002).

Las poblaciones de tamaño reducido, que muestran un flujo génico escaso o nulo, podrían mostrar divergencia adaptativa, en la que diferentes alelos seleccionados por deriva genética podrían establecerse o sufrir extinciones locales (Athrey *et al.* 2012 y las referencias incluidas en esta cita). Una reducida variación genética (dada por tamaños poblacionales históricamente pequeños o la resultante de un cuello de botella reciente) podría tener consecuencias diferentes para las especies (Athrey *et al.* 2012 y sus referencias). Si las poblaciones se han aislado o persisten con tamaños poblacionales reducidos, podrían acumular endogamia o pérdida del potencial genético adaptativo, interfiriendo con la evolución futura (Athrey *et al.* 2012). Por otro lado, la pérdida de hábitat y la fragmentación resultante, pueden tener muchos impactos en poblaciones salvajes, tales como la reducción de flujo génico, la pérdida de diversidad genética, el aumento de la endogamia, cambios significativos en la estructura genética entre poblaciones aisladas y la reducción del tamaño poblacional (Athrey *et al.* 2012). Los efectos de la fragmentación varían en función de muchos factores: el tamaño, la configuración y edad de los parches de hábitat, la capacidad dispersiva de las especies y las características en la matriz entre parches. En especies que están ampliamente distribuidas en paisajes fragmentados, la conectividad y flujo génico entre poblaciones podría reducirse. Además, la pérdida de diversidad genética dentro de parches aislados podría conducir a una disminución de la capacidad de adaptación a los cambios ambientales (Delaney *et al.* 2010).

Estos efectos pueden ser más relevantes en de las especies con tamaño poblacional efectivo bajo, como son las grandes rapaces. Entre éstas, el búho real *Bubo bubo*, es una especie interesante que ha recibido poca atención desde el punto de vista genético. El carácter distintivo de esta especie radica en lo siguiente: *a)* es la rapaz nocturna más grande del mundo, con una amplia distribución geográfica en la región paleártica, ocupando una gran variedad de hábitats, desde matorrales y estepas mediterráneas a los bosques boreales, incluyendo acantilados y desiertos (Mikkola, 1994); *b)* es una especie de larga vida donde prevalece la monogamia (Penteriani *et al.* 2010); *c)* tiene una naturaleza sedentaria y territorial, siendo un depredador dominante en el ecosistema terrestre (Solonen, 2011); *d)* ha sufrido una disminución demográfica en muchos países europeos durante el siglo pasado (Penteriani *et al.* 2002, Zuberogoitia *et al.* 2003), llegando a estar completamente erradicada en algunas áreas (Dalbeck & Heg 2006, Schaub *et al.* 2010); y *e)* se consideró "vulnerable" (de acuerdo con el Anexo II de la CITES, Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres y en el Anexo I de las Directivas del Consejo 2009/147 / CE, relativa a la conservación de las aves silvestres, Directiva de Aves), pero según criterios de la IUCN (IUCN 2015), se clasifica en la actualidad como "Preocupación menor", a raíz de la recuperación reciente de sus poblaciones y su amplio rango de expansión.

A pesar de su singularidad, no hay ningún estudio de genética de poblaciones que haya considerado poblaciones salvajes del búho real, pese a que el uso de marcadores moleculares podría explicar aspectos sobre su dinámica poblacional, ecología reproductiva y patrones de dispersión. Solamente, el trabajo de Isaksson y Tegelstrom (2002) identificó siete microsátélites para esta especie (aunque sólo se testaron en un número reducido de individuos cautivos procedentes de Suecia).

Considerando estos antecedentes, este estudio genético del búho real se ha centrado en la provincia de Murcia (SE España), donde esta especie muestra la mayor densidad y éxito reproductivo observado a través de su distribución europea (Penteriani *et al.* 2010). Por tanto, los objetivos son: *a)* evaluar los patrones espaciales de la variabilidad genética mediante el análisis de las posibles diferencias entre las tres unidades de estudio definidas y entre los territorios; *b)* comprender los patrones genéticos de conectividad (flujo génico); y *c)* analizar los efectos de la aparente monogamia de esta especie en su estructura genética. Para alcanzar estos objetivos, se analizaron 285 individuos, incluyendo adultos de ambos sexos y pollos, usando siete microsátélites

como marcadores moleculares.

Por consiguiente, se espera encontrar una gran variabilidad genética como resultado del alto flujo génico entre las unidades de estudio y también de la inmigración de individuos procedentes de zonas externas al área de estudio. La persistencia a largo plazo de esta población estudiada podría favorecer su diversidad genética, teniendo en cuenta el gran número de parejas territoriales, su gran éxito reproductivo, la abundancia de recursos alimentarios y la disponibilidad del hábitat óptimo.

6.2 MÉTODOS

6.2.1 Trabajo de campo

Para la realización de este capítulo se definieron tres unidades de estudio para el búho real (Fig 6.2), en base a las características ecológicas del hábitat, la disponibilidad de su presa principal y el grado de antropización en la cercanía de sus nidos (Hiraldo *et al.* 1975, Serrano, 1998). La primera unidad de estudio corresponde con a la zona N del área muestreada, para esta primera unidad se uso la información genética disponible de 43 territorios (40 territorios/100 km²). Como ya se ha comentado esta área presentaba un hábitat agro-forestal de pino carrasco (*Pinus halepensis*) y matorral, colinas de baja altitud con suaves pendientes y cultivos de secano y regadío (Penteriani *et al.* 2010). Las otras dos unidades de estudio, se acotaron al dividir la zona S del área de estudio en dos subzonas (subzona suroeste SO y sureste SE respectivamente), el criterio utilizado fue que presentaban al menos en apariencia un grado diferente de aislamiento geográfico. De la subzona SO, se incluyó información genética correspondiente a 15 territorios, distribuidos por terrenos montañosos dominados por matorral y arbolado disperso. Por otro lado, de la subzona SE, se incluyo la información correspondiente a 10 territorios que se distribuyen por un paisaje fuertemente modificado por prácticas humanas, con extensas áreas de minas abandonadas que remplazan a la vegetación natural y que además, muestran contaminación local por metales pesados (Gómez-Ramírez *et al.* 2011, Espín *et al.* 2014). Los conejos son relativamente escasos en las subzonas de estudio del SE y SO pero muy abundantes en la zona N (Sánchez *et at.* 2004).

Entre 2004 y 2009, se muestrearon anualmente para el análisis genético 68 territorios de búho real, registrando la ocupación y los parámetros reproductivos. Un total de 30 individuos adultos y 490 pollos (1-4 por nido) se capturaron en sus territorios o nidos durante los siete años de

estudio. Los adultos y pollos se muestrearon simultáneamente en solo 14 (9,2%) de los 151 nidos totales muestreados a lo largo del periodo de estudio en los 68 territorios. Así pues, en un 39,1% de los nidos se muestreó un sólo pollo, en un 27,5% dos pollos y en un 18% tres pollos. Todas los adultos y pollos se marcaron con una anilla de metal para evitar la pseudo-replicación, con una media de $1,54 \pm 0,75$ individuos muestreados por nido y año.

6.2.2 Extracción de ADN, amplificación por PCR y chequeo de microsatélites

Las muestras de sangre se extrajeron de la vena radial de los pollos y adultos de y se conservaron en alcohol absoluto, heparina de litio, heparina de sodio o congeladas. Acorde el protocolo de Sambrook *et al.* (1989), se extrajo el ADN genómico de un volumen de sangre de 80 μ l de cada individuo. Las muestras se analizaron para obtener la variación de cada uno de los siete microsatélites, previo aislamiento y caracterización en el trabajo de Isaksson y Tegelstrom (2002); sin embargo, sólo seis de ellos amplificaron correctamente. El polimorfismo de estos seis microsatelites (*loci*) se testó mediante dos PCRs múltiples (Bubo2 y Bubo 3) y una PCR simple (Bubo1) diseñadas en el laboratorio (tabla 6.1). Cada PCR incluye un volumen total de 10 μ l, que incluyen 50 ng de ADN, 1,5 mM $MgCl_2$, 0,5 μ M de cada *primer*, 130 μ M de dNTP, tampón y 0,1 unidades de *Taq* polimerasa. Las condiciones de las reacción son: una etapa inicial de desnaturalización de 5 min a 94°C, con 30 ciclos de 30 segundos a 94°C, 30 s a 44°C (Bubo2), 50°C (Bubo3) y 50 s a 53°C (Bubo1) de temperatura de anillamiento, 45 s a 72°C y finalmente una etapa de extensión de 5 min a 72°C.

Tabla 6.1.- Caracterización de los seis microsatélites usados para genotipar individuos de *Bubo bubo* del SE España. (T_a = temperatura de anillamiento)

Multiplés PCR	Locus	Motivo de repetición	Código acceso Genbank	Secuencia del cebador (5'-3')	No. de alelos	Tamaño alélico (bp)	T_a (°C)
BUBO1	Bb131	(AC) ₂ C(AC) ₆ GC(AC) ₁₁	AF32098	F: FAM-AAATGCACTGATTCTTCACTG R-AAACATGCCAGATGCTGTAGC	3	151-155	53
BUBO2	Bb145	(CA) ₄ TGCACTT(AC) ₁₀	AF32099	F: HEX-CAAGCTGAAAATACACATACGCAC R-CACAATAGCAGCAGCAGAGTACAG	3	196-200	44
	Bb42	(CA) ₂₀	AF32093	F: FAM-TTGCATGACATAAAAGAGTG R-AATAAGCCAAGGAAAAGTAG	6	298-310	44
BUBO3	Bb101	(AC) ₁₀	AF32095	F: FAM-AATAACCCCAATAGAAGC R-ACCAGAAGGAGATGAGACC	5	170-178	50
	Bb111	(AG) ₁₀	AF32096	F: HEX-CTTTGTCAAGTTTCCCTGTAG R-ATCAGTCAAGTCATCACCAATA	2	199-201	50
	Bb126	(GA) ₁₅	AF32097	F: NED-TCTCCAGAAGGGTTGTCATC R-TGCTAAAACCTTACAGAATAACAG	7	195-213	50

Los individuos se genotiparon usando cebadores 5'-3' marcados con FAM (SIGMA), HEX (SIGMA) y NED (Applied Biosystems), la determinación del tamaño alélico se realizó con un secuenciador automático ABI 3700. La clasificación alélica se realizó usando el programa STRand v. 2.3.94 (Toonen & Hughes, 2001) y el paquete MsatAllele (Alberto, 2009) del programa estadístico R (R Core Team, 2015). Se detectaron algunas dificultades para la discriminación de algunos alelos pertenecientes a los *loci* Bb131 y Bb145, que se resolvieron mediante su secuenciación.

6.2.3 Análisis estadísticos

La información genética se analizó considerando dos escalas espaciales, *a*) entre las tres unidades de estudio previamente definidas y *b*) entre los territorios. De los 520 individuos analizados mediante microsatélites, sólo 285 ejemplares se consideraron para el análisis estadístico. Las muestras de estos ejemplares se genotiparon con éxito para los seis microsatélites: 213 pertenecientes a la zona N (23 adultos y 190 pollos), 33 de la subzona SE (2 adultos y 31 pollos) y 39 de la subzona SO (2 adultos y 37 pollos).

Las frecuencias alélicas, la riqueza alélica media y total, el número de alelos privativos, la heterocigosis esperada (H_e) y observada (H_o) se calcularon usando los programas GENETIX v.4.1 (Belkhir *et al.* 2004) y ARLEQUIN v. 3.11 (Excoffier *et al.* 2005). El desequilibrio de ligamiento,

entendido como la asociación no aleatoria de alelos de dos o más *loci*, también se testó para cada combinación de locus-población usando el mismo programa, empleando el método de la cadena de Markov con 10,000 interacciones y siguiendo el algoritmo de Guo y Thompson (1992). Las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) se caracterizaron por el índice de endogamia (F_{IS}) evaluando su significación mediante el test exacto. En los casos donde las frecuencias genotípicas observadas se desviaron significativamente de HWE, el programa MICRO-CHECKER v. 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2004) se utilizó para inferir las causas más probables de tales desviaciones.

La estructura genética a escala espacial se estudió usando diferentes métodos estadísticos. Las diferencias genéticas entre las tres unidades de estudio y entre los territorios se compararon mediante análisis de correspondencia en las frecuencias alélicas (González-Wangüemert *et al.* 2009, 2010, 2012), que se analizaron con el paquete BiodiversityR del programa R (Kindt & Coe 2005). Las diferencias entre las unidades de estudio y los territorios se cuantificaron por F_{ST} (usando el estimador θ de Weir & Cockerham, 1984) y el test exacto se usó para evaluar la heterogeneidad de las frecuencias alélicas (20.000 etapas). La hipótesis nula de la no existencia de diferenciación genética se testó por el método de permutación usando el programa GENETIX. Los análisis de diferenciación génica y genotípica (*G*-based) para todos los pares de unidades de estudio y territorios se realizaron usando GENEPOP v. 3.0 (Rousset, 2008). También, se calcularon las distancias genéticas de Cavalli-Sforza y la corrección de Bonferroni que se aplicó a los valores de F_{ST} y distancias genéticas. La correlación entre distancias genéticas y geográficas se estimó usando el test de Mantel (1.000 permutaciones) que implementa el programa GENETIX. Las distancias geográficas (km) se computaron como la distancia geográfica lineal entre los centroides de cada unidad de estudio. Un análisis estructurado de la varianza molecular (AMOVA), permitió evaluar el componente de la diversidad genética atribuible a: *a*) la varianza entre unidades de estudio; *b*) la variación entre los territorios de las unidades; *c*) la varianza dentro de los territorios. Dicho análisis se llevó a cabo usando el programa ARLEQUIN v. 3.11.

Para entender la direccionalidad del flujo génico, se utilizó la estrategia de máxima verosimilitud para calcular el tamaño efectivo de las poblaciones (*Q*) y las tasas de migración asimétricas entre las unidades de estudio. Para este análisis, se utilizó el programa MIGRATE v. 3.0.3 (Beerli & Felsenstein, 2001), que usa una estrategia basada en la cadena de Markov Monte

Carlo (MCMC) explorando todas las posibles genealogías y proporcionando estimas (mediante la estrategia de máxima verosimilitud) del tamaño de la población y de las tasas de migración. Las estimaciones para el tamaño poblacional se calcularon como $\theta = Ne\mu$ y la tasa de migración escalada por la tasa de mutación se calculó como $M = m/\mu$, donde Ne es el tamaño efectivo poblacional, m es la fracción de los nuevos inmigrantes por generación en la población y μ es la tasa de mutación del gen. El primer MCMC llevado a cabo consistió en 10 cadenas cortas (muestreo 20.000 árboles) y una cadena larga (muestreo 10.000 árboles) con un período de quemado interno (*burn-in*) de 10.000 árboles. La estrategia Bayesiana se implementó (forzando un modelo de migración total) con tres réplicas testadas para cada conjunto de datos (Beerli, 2009). Cada análisis se desarrolló con cuatro cadenas conectadas, usando calentamiento estático (1.000.000, 3, 1,5, 1), un período de calentamiento de 10.000 etapas, seguidas por 90.000 etapas, donde los parámetros se registraron cada 100 etapas. Con el fin de obtener las estimas de las tasas de migración por generación (y no escaladas por mutación) se utilizó una tasa general de mutación de 0,1% por generación.

Las probabilidades individuales de asignación (Cornuet *et al.* 1999) también se calcularon para determinar el origen geográfico más probable de cada individuo muestreado, y para asignar el origen de los búhos reales sólo en los datos genotípicos. Cada individuo se asignó a la muestra con mayor "probabilidad de pertenecer" (GENECLASS v. 1.0; Cornuet *et al.* 1999). Considerando las características biológicas de los búhos reales, con respecto a su supuesta monogamia, se analizó la presencia de cuellos de botella. Estos pueden detectarse tanto por la disminución del número de alelos y el exceso de heterocigosis. Para ello se usaron los test de Sign y Wilcoxon implementados en el programa BOTTLENECK v. 1.2.2 (Piry *et al.* 1999). Los cálculos se basaron en los modelos de alelos infinitos (IAM, Infinite Allele Model) y en el de dos fases de mutación (TPM, Two Phased Model of Mutation).

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Unidades de estudio (zona N y subzonas SO y SE)

Como puede observarse en la tabla 6.2, la zona N muestra el mayor número de alelos, aunque incluye el mayor número de individuos muestreados, lo que podría incrementar la probabilidad de encontrar alelos privados. De hecho, esta zona N tiene el mayor número de alelos privados (Bb101-178, Bb42-298, Bb42-306, Bb42-310 y Bb131-155), la subzona SO sólo tiene

uno (Bb101-172) mientras que la subzona SE no tiene ninguno (tabla 6.2). Sólo tres alelos (Bb101-170, Bb111-199 y Bb126-213) se compartieron entre las unidades de estudio N y SO. La heterocigosis observada y esperada en los 6 *loci* analizados fueron diferentes entre unidades de estudio, mostrando la subzona SE los valores más altos (tabla 6.2). Se detectó desequilibrio de ligamiento en dos pares de *loci*, Bb101/Bb111 y Bb101/Bb131, pero no en todas las unidades de estudio. Por tanto, se acabaron usando todos los *loci* en los análisis posteriores. Se observaron desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg en las tres unidades de estudio, mostrando la subzona SO el menor valor que indica la mayor desviación de HWE ($F_{IS} = -0,0545$), aunque estas desviaciones no fueron significativas. Cuando se analizaron todos los *loci* por separado, la desviación observada se debía principalmente a tres *loci* (Bb131, Bb126 y Bb111). El programa MICRO-CHECKER no detectó la presencia de alelos nulos en ninguno de los locus.

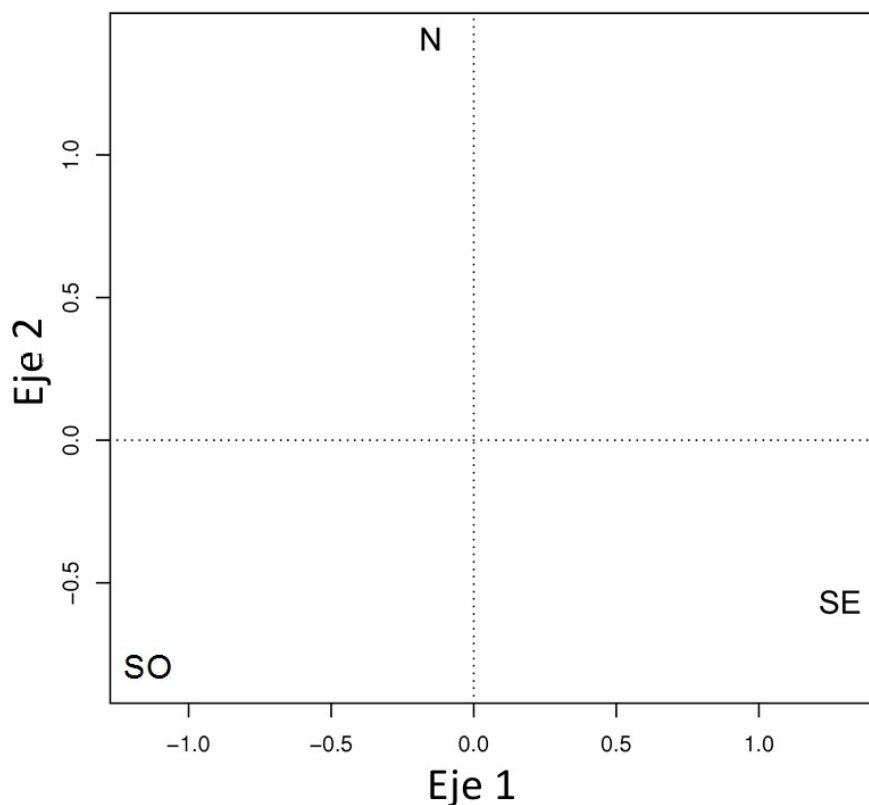
Tabla 6.2. Estimaciones de diversidad genética de las unidades de estudio de *búho real* (*Bubo bubo*) basadas en 6 marcadores de microsatélites. *n*, número de individuos; *A*, número de alelos; *AP*, número de alelos privados; *Ho*, heterocigosis observada; *He*, heterocigosis esperada; F_{IS} , índice de endogamia, desviación medida del equilibrio Hardy-Weinberg. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Locus	Zona N (n = 213)					Subzona SE(n = 33)					Subzona SO (n = 39)				
	<i>A</i>	<i>AP</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	F_{IS}	<i>A</i>	<i>AP</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	F_{IS}	<i>A</i>	<i>AP</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	F_{IS}
Bb101	4	1	0.4554	0.4396	-0.0359	2	0	0.6666	0.4960	-0.3512	4	1	0.2820	0.3899	0.2793*
Bb111	2	0	0.0516	0.0593	0.1295	1	0	0.0000	0.0000	-	2	0	0.1538	0.1438	-0.0704
Bb126	7	0	0.6948	0.6653	-0.0444	6	0	0.6969	0.7090	0.0174	7	0	0.7948	0.6859	-0.1612
Bb145	3	0	0.0798	0.0775	-0.0288	3	0	0.1515	0.1449	-0.0458	3	0	0.1282	0.1235	-0.0383
Bb42	6	3	0.6291	0.6196	-0.0153***	3	0	0.5151	0.6568	0.2184	3	0	0.5128	0.4612	-0.1136
Bb131	3	1	0.3896	0.3886	-0.0026	2	0	0.5454	0.4512	-0.2126	2	0	0.3076	0.2637	-0.1692
Total	25	5	0.3834	0.3750	-0.0224	17	0	0.5151	0.4916	-0.0486	21	1	0.3632	0.3447	-0.0545

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Para tratar de detectar la estructura genética entre las tres unidades de estudio consideradas, se llevó a cabo un análisis de correspondencia usando las frecuencias alélicas. Las componentes I y II explicaron el 66,79% de la varianza, siendo detectado un gradiente a lo largo de la componente I con la subzona SE en el lado positivo y la zona N y subzona SO en el lado negativo. La componente II diferenció estas dos últimas unidades, situándolas en los extremos del gradiente (Fig 6.1). Se obtuvieron resultados similares con el test exacto ($P = 0.0175$; 20.000

cadenas de Markov), la diferenciación génica y genotípica (*G*-based) y las distancias genéticas de Cavalli-Sforza (resultados no mostrados), corroborando las diferencias significativas entre las unidades de estudio. Los valores de F_{ST} también mostraron diferenciación genética significativa ($P < 0,001$ en todos los casos) entre las unidades de estudio, los valores detectados oscilaron entre 0,0721 (SO-SE) y 0,0179 (N-SO) siendo el valor de F_{ST} entre las unidades N-SO (0,0214) intermedio. Acorde con estos resultados significativos, las tres unidades de estudio podrían considerarse poblaciones diferentes (de ahora en adelante expresadas como población N, población SO y población SE). De hecho, el programa Migrate detectó un flujo génico limitado entre las tres poblaciones (Fig 6.2). La población N mostró valores mayores de conectividad con la población SO (8,72 migrantes por año) que con la población SE (2,62 migrantes por año); sin embargo, el flujo génico entre las poblaciones SO y SE fue bajo y principalmente en la dirección de SE a SO (2,58 migrantes por año).



Figuras 6.1.- Análisis de correspondencia de las frecuencias genotípicas de tres poblaciones de búho real en el SE de España. (N: Norte; SO: Suroeste; SE: Sureste).

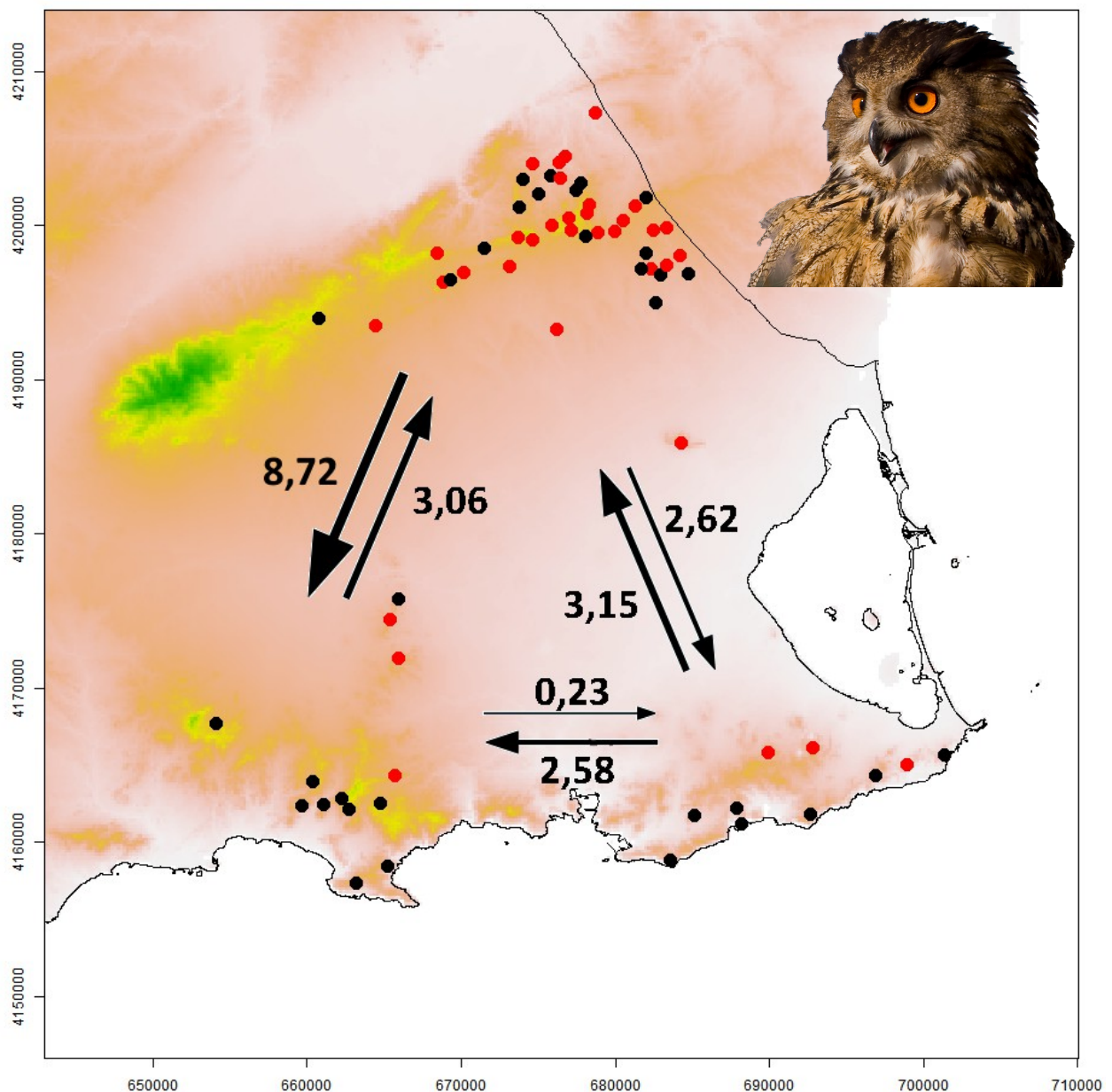


Figura 6.2- Conectividad genética de las unidades de estudio y distribución de los territorios de búho real. Los puntos rojos representan el análisis genético a escala territorial. Los puntos negros junto con los puntos rojos se usaron para el análisis genético a escala poblacional en el área de estudio. Los números y flechas muestran el flujo génico (número de migrantes por generación) entre las poblaciones, que se obtiene de la computación del programa MIGRATE.

Los tests de asignación demostraron que un 50 % de los individuos se clasificaron correctamente en la población de la que procedían (Fig. 6.3). Es importante resaltar que la población SE mostró valores de autoasignación más altos (72,72%), hecho que podría implicar un menor flujo génico con las demás poblaciones. Además, las poblaciones del SE y SO presentaron una alta asignación a la población del N, lo que demuestra un alto flujo génico con esta población. Estos resultados corroboran el patrón de flujo génico obtenido mediante el programa MIGRATE. Los tests de Sign y Wilcoxon usando los modelos IAM y TPM no detectaron ningún cuello de botella en las poblaciones de búho real estudiadas.

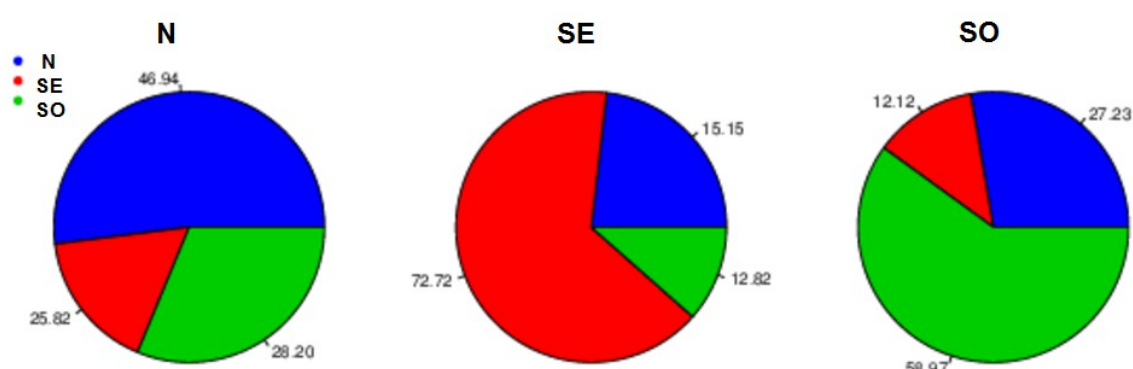


Figura 6.3.- Test de asignación de los individuos de búho real basado en 6 *loci* microsatélites. Los gráficos circulares indican la probabilidad media ajustada de los individuos asignados pertenecientes a una población dada (basada en la prueba de exclusión-simulación).

6.3.2 Escala territorial

Se analizaron 34 territorios que contribuyeron con al menos 4 individuos durante todo el periodo de estudio y con información completa para los seis microsatélites (tabla 6.3). La heterocigosis observada más alta correspondió al territorio TR15-N ($H_o = 0,5560$) y la más baja al TR10-N ($H_o = 0,2000$). Sin embargo, el territorio con el número de alelos medio más alto fue el TR31-SO ($A = 2,7$), mientras que el TR50-SO mostró el valor más bajo ($A = 1,5$). También se detectó un patrón genético en los territorios del sur: donde los territorios TR51, TR24 y TR48 de la población del SE presentaron mayor heterocigosis que TR31, TR50 y TR30 de la población del SO, a pesar del mayor número de alelos encontrados en estos últimos territorios (excepto TR50).

El test de AMOVA identificó diferencias significativas entre las tres poblaciones (4,04%, $P < 0,0019$). El análisis jerárquico de la varianza molecular reveló que la mayor variación genética se atribuyó a la variación detectada en los territorios analizados (84,5%, $P < 0,001$), aunque parte de la varianza se explicó por las diferencias significativas encontradas entre los territorios dentro de la poblaciones. (11,06%, $P < 0,001$).

Tabla 6.3. Estimaciones de diversidad genética de los territorios de búho real (*Bubo bubo*) basadas en seis microsatélites (n : número de individuos; H_o : heterocigosis observada; H_e : heterocigosis esperada; A : Número medio de alelos por territorio).

		LOCUS														
		Bb101		Bb111		Bb126		Bb145		Bb42		Bb131		Total		
TERRITORIO	<i>n</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>A</i>
TR1N	6	0	0	0	0	0.611	1.000	0	0	0.611	0.833	0.500	0.333	0.287	0.361	1.833
TR2N	7	0.133	0.143	0.133	0.143	0.694	1.000	0	0	0.337	0.429	0.490	0.857	0.298	0.429	2.167
TR3N	7	0.459	0.714	0	0	0.541	0.429	0	0	0.357	0.429	0	0	0.226	0.262	1.833
TR4N	9	0.401	0.333	0.105	0.111	0.370	0.444	0	0	0.593	0.444	0.475	0.556	0.324	0.315	2.167
TR5N	6	0	0	0	0	0.486	0.500	0.278	0.333	0.569	0.500	0.486	0.833	0.303	0.361	2.000
TR6N	5	0.480	0.800	0	0	0.420	0.600	0.000	0.000	0.460	0.600	0.480	0.400	0.307	0.400	1.833
TR7N	8	0.492	0.875	0	0	0.555	0.750	0.117	0.125	0.625	0.875	0.633	0.625	0.404	0.542	2.333
TR9N	8	0.305	0.375	0	0	0.469	0.750	0.219	0.250	0.648	0.875	0.539	0.500	0.363	0.458	2.167
TR10N	5	0.460	0.600	0	0	0.460	0.600	0	0	0	0	0	0	0.153	0.200	1.667
TR11N	9	0.346	0.444	0.198	0.222	0.549	0.667	0.401	0.556	0.438	0.333	0	0	0.322	0.370	2.167
TR13N	5	0.620	0.800	0	0	0.620	0.800	0	0	0.180	0.200	0.420	0.600	0.307	0.400	2.000
TR15N	6	0.444	0.667	0	0	0.764	0.833	0.375	0.500	0.500	1.000	0.278	0.333	0.394	0.556	2.333
TR19N	4	0.500	1.000	0	0	0.656	1.000	0.219	0.250	0.406	0.500	0	0	0.297	0.458	2.167
TR20N	7	0.500	0.714	0	0	0.520	0.714	0	0	0.571	0.857	0.133	0.143	0.287	0.405	2.000
TR21N	11	0.496	0.727	0.484	0.636	0.533	0.727	0	0	0.430	0.455	0	0	0.324	0.424	2.000
TR22N	5	0.320	0.400	0	0	0.580	0.600	0	0	0.620	0.800	0.180	0.200	0.283	0.333	2.167
TR25N	4	0.375	0	0	0	0.719	0.750	0	0	0.625	0.750	0.500	0	0.370	0.250	2.167
TR40N	4	0	0	0	0	0.625	0.750	0	0	0.500	1.000	0	0	0.188	0.292	1.500
TR41N	10	0.180	0.200	0.095	0.100	0.535	0.500	0	0	0.635	1.000	0.495	0.500	0.323	0.383	2.333
TR42N	5	0.320	0.400	0	0	0.660	1.000	0	0	0.580	0.600	0.320	0.400	0.313	0.400	2.167
TR47N	6	0.486	0.167	0	0	0.611	0.833	0	0	0.500	0.667	0	0	0.266	0.278	1.667
TR49N	10	0.095	0.100	0	0	0.545	0.600	0	0	0.595	0.800	0.320	0.400	0.259	0.317	2.000
TR55N	4	0.375	0.500	0	0	0.719	1.000	0	0	0	0	0.469	0.750	0.260	0.375	1.833
TR59N	6	0.486	0.500	0	0	0.653	0.833	0	0	0.653	1.000	0.375	0.500	0.361	0.472	2.167
TR61N	7	0.337	0.429	0	0	0.643	0.714	0	0	0.571	0.571	0.459	0.714	0.335	0.405	2.167
TR62N	7	0.561	0.714	0	0	0.500	0.429	0	0	0.459	0.429	0.500	1.000	0.337	0.429	2.000
TR68N	6	0.444	0.667	0	0	0.653	0.500	0	0	0.611	1.000	0.444	0.667	0.359	0.472	2.000
TR69N	4	0.656	1.000	0	0	0.375	0.500	0	0	0.375	0.500	0.500	0.500	0.318	0.417	1.833
TR24SE	4	0.500	1.000	0	0	0.219	0.250	0	0	0.500	1.000	0.469	0.750	0.281	0.500	1.667
TR30SO	4	0.406	0.500	0	0	0.531	0.500	0.219	0.250	0	0	0.219	0.250	0.229	0.250	2.000
TR31SO	7	0.531	0.429	0	0	0.704	0.857	0.133	0.143	0.449	0.571	0.245	0.286	0.344	0.381	2.667
TR48SE	7	0.459	0.714	0	0	0.622	1.000	0.337	0.429	0.408	0	0.500	0.714	0.388	0.476	2.000
TR50SO	8	0	0	0.375	0.500	0.500	1.000	0	0	0.375	0.500	0	0	0.208	0.333	1.500
TR51SE	7	0.408	0.571	0	0	0.602	0.571	0.133	0.143	0.561	0.857	0.459	0.714	0.361	0.476	2.333

Cuando se consideraron los valores de F_{ST} para testar la diferenciación genética entre territorios, el territorio TR50-SO presentó valores de F_{ST} significativamente más altos que los del resto de los territorios. Características similares se detectaron en los territorios TR19, TR15, TR10 y TR20 de la población N y TR48 de la población SE, que presentó diferencias significativas con todos los territorios excepto con tres. Sin embargo, otros territorios, como el TR22, TR25, TR42 y TR47 de la población N, mostraron un alto grado de similaridad con los otros territorios (con valores de F_{ST} negativos o bajos y no significativos). Los restantes territorios no mostraron un patrón de conectividad claro.

Finalmente, cuando se testó la existencia de cuellos de botella, sólo el territorio TR48-SE presentó valores significativos para los dos tests (Sign y Wilcoxon) utilizando los modelos IAM y TPM, aunque varios de los otros territorios tuvieron valores significativos para algunos de los test y modelos usados, pero no para todos simultáneamente.

6.4 DISCUSIÓN

6.4.1 Diversidad genética

En general, las poblaciones de búho real estudiadas mostraron baja variabilidad genética. El número de alelos y la heterocigosis esperada mostraron bajos valores comparados con los valores obtenidos en otras especies de búhos (Thode *et al.* 2002, Henke, 2005, Koopman *et al.* 2007a, Funk *et al.* 2010). La heterocigosis observada, sin embargo, fue similar a la registrada en otras especies de aves rapaces (Gautschi *et al.* 2003, Martínez-Cruz *et al.* 2004, 2007, Rudnick *et al.* 2005, Literák *et al.* 2007, Banhos *et al.* 2008, Le Gouar *et al.* 2008, Takaki *et al.* 2009, Bourke *et al.* 2010). Sin embargo, es importante resaltar que existen limitaciones cuando se comparan los parámetros de diversidad genética entre especies, debido a las diferentes características ecológicas y biológicas que presentan (incluyendo el tamaño poblacional efectivo, número de crías y los patrones de dispersión). Por ejemplo, las poblaciones con poca dispersión y/o con una disminución del número de crías y reproductores, con el tiempo, podrían fijar algunos alelos (por deriva) y perder otros, especialmente aquellos que están presentes a baja frecuencia, disminuyendo su diversidad genética total. Sin embargo, es importante destacar que el trabajo anterior en la especie objeto de estudio (Isaksson & Tegelstrom, 2002), no pudo establecer los niveles correctos de la diversidad genética de la especie, ya que utilizó un número limitado de individuos criados en cautividad.

Las poblaciones de búho real estudiadas mostraron baja diversidad genética, incluso en la población N que alberga una gran número de individuos con densidades de 40 parejas en 100 km² (Penteriani *et al.* 2010). Ciertas características biológicas de los búhos reales podrían explicar estos resultados: *a*) las distancias y direcciones de dispersión natal parecen estar determinadas por la localización y las características de cada lugar de nidificación (Penteriani & Delgado, 2011); *b*) altas tasas de mortalidad juvenil y adulta por factores naturales y/o antrópicos (Marchesi *et al.* 2002, Sergio *et al.* 2004, Martínez *et al.* 2006, Schaub *et al.* 2010); y *c*) los búhos exhiben un alto grado de monogamia (Marks *et al.* 1999, Muller *et al.* 2001, Arsenault *et al.* 2002, Koopman *et al.* 2007b, Saladin *et al.* 2007).

Por último, no se detectaron cuellos de botella en las poblaciones estudiadas pero estos resultados no necesariamente implican que estos no existan. Aunque los métodos usados para detectar los cuellos de botella tienen un gran potencial para detectar cambios en los tamaños efectivos de las poblaciones, su poder y limitación en poblaciones naturales está siendo explorado todavía (Funk *et al.* 2010). Una limitación de los tests de cuellos de botella, es la falta de potencial adecuado para detectar tasas de decrecimiento poblacional lentas y constantes que ya se han descrito en algunas especies de aves rapaces (como ocurre con el búho moteado, *Strix occidentalis caurina*; Funk *et al.* 2010) y que pueden estar presentes también en las poblaciones estudiadas de búho real.

6.4.2 Diferenciación entre poblaciones

Nuestros análisis muestran que las tres poblaciones son significativamente diferentes, con valores de F_{ST} similares a los detectados en otras poblaciones de aves rapaces separadas por cientos de kilómetros (Martínez-Cruz *et al.* 2004, Funk *et al.* 2008, Le Gouar *et al.* 2008, Takaki *et al.* 2009, Hull *et al.* 2010, Agudo *et al.* 2011). La población SE mostró los valores más altos de F_{ST} con respecto a las otras dos poblaciones, los mayores índices de heterocigosis, el menor número de alelos, la no presencia de alelos privativos, el mayor índice de asignación y la menor conectividad con las otras poblaciones. Todas estas características demostraron que ésta es la población con el mayor aislamiento genético, probablemente debido a su aislamiento geográfico. La población SE se encuentra delimitada por el mar Mediterráneo al este y al sur (Fig 6.2), mientras que hacia el norte la existencia de numerosos elementos de origen antrópico (como las líneas eléctricas, carreteras y

alambradas), podrían incrementar la mortalidad de los individuos dispersantes. El uso de pesticidas y la actividad de caza también son comunes en este área. Por lo que, todas estas características implican un alto riesgo de mortalidad y una disminución del flujo génico para el búho real.

Las características de dispersión del búho real también podrían explicar el aislamiento observado en la población SE. El patrón de dispersión de esta especie, con su flujo anisotrópo de individuos, es asimétrico y está influenciado por la estructura espacial y la conectividad de los parches en el paisaje (el número de áreas de asentamiento disponible) y por la direccionalidad de los vientos locales al inicio de la dispersión (Penteriani & Delgado, 2009, Delgado *et al.* 2010). La población SE es la menos conectada por parches con las otras dos poblaciones, y los vientos soplan predominantemente desde el oeste al inicio del periodo de dispersión.

Por otro lado, los niveles menores de influencia antrópica podrían explicar el mayor flujo génico entre las poblaciones N y SO, incrementando la supervivencia durante la dispersión de los búhos juveniles en estas áreas.

6.4.3 Análisis territorial

El análisis AMOVA mostró que la escala espacial a nivel territorial constituye un importante componente para explicar la variación genética dentro de las poblaciones. De hecho acorde a los valores de F_{ST} , se pueden definir tres patrones genéticos entre territorios: a) El primer patrón es representado sólo por el territorio TR50-SO, que fue significativamente diferente del resto de territorios, mostrando un bajo flujo génico y un alelo de baja frecuencia (Bb111-199), y a su vez se mostró continuado a lo largo del tiempo en este territorio. Estas características podrían explicarse considerando la permanencia de la misma pareja en este territorio a lo largo de los años de estudio. b) El segundo patrón incluye cinco territorios (TR19, TR15, TR10, TR20 de la población N y TR48 de la población SE), que difieren de la mayoría de los otros territorios en su alto aislamiento genético y bajo flujo génico. Todos estos territorios muestran la presencia de uno o dos alelos a baja frecuencia (Bb145-198 en TR19-N y TR48-SE; Bb126-207 y Bb145-200 en TR15-N; Bb101-170 y Bb126-211 en TR10-N) o alelos comunes combinados en homocigosis a baja frecuencia genotípica (Bb101-176 en TR15.N; Bb42-300 en TR19-N; Bb42-302 en TR20-N; Bb131-153 en TR48-SE). Estas características podrían explicarse o bien por un flujo génico limitado y una menor tasa de renovación de los individuos reproductores, o por la existencia de flujo génico con individuos de

Patrones de estructura genética

territorios de fuera del área de estudio. c) Finalmente el tercer grupo constituido por cuatro territorios (TR22, TR25, TR42, TR47 de la población N), que mostraron alta similitud con los otros territorios y la mayoría de los alelos comunes (Bb101-174, Bb111-201, Bb126-203, Bb126-195, Bb145-196, Bb42-308 y Bb131-151). Este escenario sugiere alta conectividad territorial por medio de una tasa de migración alta o cambios sustanciales de los individuos entre estos territorios a lo largo de los años, llevando a su homogeneidad. Los territorios restantes no muestran un patrón de conectividad claro.

6.4.4 Conclusiones

Los resultados obtenidos sugieren que en la dispersión del búho real, el efecto de algunas características ambientales (como la estructura del paisaje y el aislamiento geográfico), podría explicar la diferenciación genética significativa encontrada en varias poblaciones a pequeña escala espacial (10–10² km). Por tanto, es crucial el diseño de muestreo y el tratamiento de los datos de aves nocturnas para la realización de estudios genéticos, ya que un diseño erróneo podría generar resultados y conclusiones sesgadas. También es importante resaltar la necesidad de llevar a cabo estudios genéticos a nivel de territorio cuando los búhos son la especie objetivo. Esta escala proporciona información relevante acerca de los patrones de conectividad reales, las relaciones entre los individuos y la tasa de renovación. Este estudio proporciona los niveles de referencia de diversidad genética en poblaciones de búho real de alta densidad, que pueden usarse en otros estudios de genética de poblaciones de esta especie.

REFERENCIAS

- Agudo R, Rico, C, Hiraldo F, Donázar JA (2011) Evidence of connectivity between continental and differentiated insular populations in a highly mobile species. *Divers Distrib*, 17: 1-12.
- Alberto F (2009) MsatAllele_1.0: An R Package to visualize the binning of microsatellite alleles. *J Heredity*, 100: 394-397.
- Arsenault DP, Stacey PB, Hoelzer GA (2002) No extra-pair fertilization in flammulated owls despite aggregated nesting. *Condor*, 104: 197-201.
- Athrey G, Barr KR, Lance RF, Farias IP (2012) Birds in space and time: Genetic changes accompanying anthropogenic habitat fragmentation in the endangered black-capped vireo (*Vireo atricapilla*). *Evol Appl*, 5: 540-552.
- Banhos A, Hrbek T, Gravena W, Sanaiotti T, Farias IP (2008). Genomic resources for the conservation and management of the harpy eagle (*Harpia harpyja*, Falconiformes, Accipitridae). *Genet Mol Biol*, 31: 146-154.
- Beerli P Felsenstein J (2001) Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in subpopulations using a coalescent approach. *P Natl A Sci*, 98: 4563-4568.
- Beerli P (2009) How to use MIGRATE or why are Markov chain Monte Carlo programs difficult to use? In: Bertorelle G, Bruford MW, Hauffe HC, Rizzoli A, Vernesi C (Eds.): *Population Genetics for Animal Coservation*, pp. 42-79. Cambridge University Press. Cambridge. UK
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, Logiciel sous Windows TM pour la Génétique des Populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171. Université de Montpellier II. Montpellier.
- Bourke BP, Frantz AC, Lavers CP, Davison A, Dawson DA, Burke TA (2010) Genetic signatures of population change in the British golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *Conserv Genet*, 11: 1837-1846.
- Brook BW, Tonkyn DW, O'Grady JJ, Frankham R (2002) Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conserv Ecol*, 6: 16.
- Cornuet JM, Piry S, Luikart G, Estoup A, Solignac M (1999). New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics*, 153: 1989-2000.
- Dalbeck L, Heg D (2006) Reproductive success of a reintroduced population of eagle owls *Bubo bubo* in relation to habitat characteristics in the Eifel, Germany. *Ardea*, 94: 3-11.

- Delaney KS, Riley SPD, Fisher RN (2010) A rapid, strong, and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *PLoS ONE*, 5 (9): e12767.
- Delgado MM, Penteriani V, Revilla E, Nams V (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal Animal Ecology*, 79: 620-632.
- Espín S, Martínez-López E, León-Ortega M, Calvo JF, García-Fernández AJ (2014) Factors that influence mercury concentrations in nestling eagle owls (*Bubo bubo*). *SciTotal Environ*, 470-471: 1132-1139.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2005). Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinformatics Online*, 1: 47-50.
- Funk WC, Forsman ED, Mullins TD Haig SM (2008). Introgression and dispersal among spotted owl (*Strix occidentalis*) subspecies. *Evol Appl*, 1: 161-171.
- Funk WC, Forsman ED, Johnson M, Mullins TD, Haig SM (2010) Evidence for recent population bottlenecks in northern spotted owls (*Strix occidentalis caurina*). *Conserv Genet*, 11: 2013-1021.
- Gautschi B, Muller JP, Schmid B, Shykoff JA (2003) Effective number of breeders and maintenance of genetic diversity in the captive bearded vulture population. *Heredity*, 91: 9-16.
- Gómez-Ramírez P, Martínez-López E, León-Ortega M, Maria-Mojica P, García-Fernández AJ (2011) Blood lead levels and δ -ALAD inhibition in nestlings of Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) to assess lead exposure associated to an abandoned mining area. *Ecotoxicology*, 20: 131-138.
- González-Wangüemert M, Cánovas F, Marcos C, Pérez-Ruzafa Á (2009) Phosphoglucose isomerase variability of *Cerastoderma glaucum* as a model for testing the influence of environmental conditions and dispersal patterns through quantitative ecology approaches. *Biochemical Systematics Ecol*, 37: 325-333.
- González-Wangüemert M, Cánovas F, Pérez-Ruzafa A, Marcos C, Alexandrino P (2010) Connectivity patterns inferred from the genetic structure of white seabream (*Diplodus sargus* L.). *J Experimental Marine Biol Ecol*, 383: 23-31.
- González-Wangüemert M, Vega-Fernández T, Pérez-Ruzafa A, Giacalone M, Badalamenti F (2012) Genetic impact of a restocking experiment of white seabream in Sicily (northwestern Mediterranean Sea). *JSea Res*, 68: 41-48.
- Guo SW, Thompson EA (1992) Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for

- multiple alleles. *Biometrics*, 48: 361-372.
- Henke LA (2005) Spotted Owl (*Strix occidentalis*) Microsatellite Variation in California. Dissertation. San Jose State University. Paper 2722. (URL: http://scholarworks.sjsu.edu/etd_theses/2722). Accessed on 18th September 2013.
- Hiraldo F, Andrada J, Parreño FF (1975) Diet of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. *Doñana, Acta Vertebrata*, 2: 161-177.
- Hull JM, Keane JJ, Savage WK, Godwin SA, Shafer JA, Jepsen EP, Gerhardt R, Stermer C, Ernest HB (2010) Range-wide genetic differentiation among North American great gray owls (*Strix nebulosa*) reveals a distinct lineage restricted to the Sierra Nevada, California. *Mol Phylogenetics Evol*, 56: 212-221.
- Isaksson M, Tegelstrom H (2002). Characterization of polymorphic microsatellite markers in a captive population of the eagle owl *Bubo bubo*, used for supportive breeding. *Mol Ecol Notes*, 2: 91-93.
- IUCN. (2015). *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2015.1. (URL: <http://www.iucnredlist.org>). Accessed 1 Septiembre 2015.
- Kindt R, Coe R (2005) Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi. ISBN 92-9059-179-X.
- Koopman ME, Hayward GD, McDonald DB (2007a) High connectivity and minimal genetic structure among North American boreal owl (*Aegolius funereus*) populations, regardless of habitat matrix. *Auk*, 124: 690-704.
- Koopman ME, McDonald DB, Hayward GD (2007b). Microsatellite analysis reveals genetic monogamy among female boreal owls. *J Raptor Res*, 41: 314-318.
- Le Gouar P, Rigal F, Boisselier-Dubayle MC, Sarrazin F, Arthur C, Choisy JP, Hatzofe O, Henriquet S, Lécuyer P, Tessier C, Susic G, Samadi S (2008). Genetic variation in a network of natural and reintroduced populations of griffon vulture (*Gyps fulvus*) in Europe. *Conserv Genet*, 9: 349-359.
- Literák I, Mrlík V, Hovorková A, Milkulíček P, Lengyel, Št'astný K, Cepák J, Dubská L (2007). Origin and genetic structure of white-tailed sea eagles (*Haliaeetus albicilla*) in the Czech Republic: An analysis of breeding distribution, ringing data and DNA microsatellites. *European J Wild Res*, 53: 195-203.
- Marchesi L, Sergio F, Pedrini P (2002) Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes

- for the eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 144: 164-177.
- Marks JS, Dickington JL, Haydock J (1999) Genetic monogamy in long-eared owls. *Condor*, 101: 854-859.
- Martínez JA, Martínez JE, Mañosa S, Zuberogoitia I, Calvo JF (2006) How to manage human-induced mortality in the eagle owls *Bubo bubo*. *Bird Conserv International*, 16: 265-278.
- Martínez-Cruz B, Godoy JA, Negro JJ (2004). Population genetics after fragmentation: the case of the endangered Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *Mol Ecol*, 13: 2243-2255.
- Martínez-Cruz B, Godoy JA, Negro JJ (2007) Population fragmentation leads to spatial and temporal genetic structure in the endangered Spanish imperial eagle. *Mol Ecol*, 16: 477-486.
- Muller W, Epplen JT, Lubjuhn T (2001) Genetic paternity analyses in little owls (*Athene noctua*): does the high rate of paternal care select against extra-pair young? *J Ornithol*, 142: 195-203.
- Mikkola H (1994) Eagle owl. In: G. M. Tucker and M. F. Heath (Eds.): *Birds of Europe: their Conservation Status*, pp 326-327 Cambridge University Press. Cambridge.
- Penteriani V, Delgado MM (2009) Thoughts on natal dispersal. *J Raptor Res*, 43: 90-98.
- Penteriani V, Delgado MM (2011) Birthplace-dependent dispersal: Are directions of natal dispersal determined *a priori*? *Ecography*, 34: 729-737.
- Penteriani V, Gallardo M, Roche P (2002). Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *J Zool*, 257: 365-372.
- Penteriani V, Delgado MM, Alonso-Álvarez C, Sergio F (2007) The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owls signal by badge brightness. *Behav Ecol*, 18:143-147.
- Penteriani V, Delgado MM, Pérez-García JM, Botella F, García S, Sánchez-Zapata JA, León-Ortega M, Martínez JE, Calvo JF, Ortego J, Penteriani G, Melletti M, Krugersberg I, Mora O (2010) Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression. *Ornis Fennica* 87: 135-143.
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM (1999). Bottleneck: A computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *J Heredity*, 90: 502-503.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reed DH Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv Biol*, 17:

230-237.

- Rousset F (2008) GENEPOP ' 007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Mol Ecol Res*, 8: 103-106.
- Rudnick JA, Katzner TE, Bragin EA, Rhodes OE Jr, Dewoody JA (2005) Using naturally shed feathers for individual identification genetic parentage analyses, and population monitoring in an endangered Eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) population from Kazakhstan. *Mol Ecol*, 14: 2959-2967.
- Saladin V, Ritschard M, Roulin A, Bize P, Richner H (2007). Analysis of genetic parentage in the tawny owl (*Strix aluco*) reveals extra-pair paternity is low. *J Ornithol*, 148: 113-116.
- Sambrook J, Fritschi EF Maniatis T (1989). *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. New York.
- Sánchez MA, Sánchez-Zapata J A Díez de Revenga E (2004). El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en la Región de Murcia. *Actas del II Congreso de la Naturaleza de la Región de Murcia*: 169-179.
- Schaub M, Aebischer A, Giménez O, Berger S, Arlettaz R (2010). Massive immigration balances high anthropogenic mortality in a stable eagle owl population: Lessons for conservation. *Biol Conserv*, 143: 1911-1918.
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Ferrer M, Penteriani V (2004). Electrocutation alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *J Appl Ecol*, 41: 836-845.
- Serrano D (1998) Diferencias interhábitat en la alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en el valle medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola*, 45: 35-46.
- Solonen T (2011). Impact of dominant predators on territory occupancy and reproduction of subdominant ones within a guild of birds of prey. *The Open Ornithol J*, 4: 23-29.
- Takaki Y, Kawahara, T, Kitamura H, Endo K, Kudo T (2009). Genetic diversity and genetic structure of northern goshawk (*Accipiter gentilis*) populations in eastern Japan and Central Asia. *Conserv Genet*, 10: 269-279.
- Thode AB, Maltbie M, Hasen LA, Green LD, Longmire J (2002). Microsatellite markers for the Mexican spotted owl (*Strix occidentalis lucida*). *Mol Ecol Notes*, 2: 446-448.
- Toonen RJ, Hughes S (2001). Increased throughput for fragment analysis on ABI Prism? 377 Automated Sequencer using a membrane Comb and STR and Software. *Biotechniques*, 31: 1320-1324.

Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes*, 4: 535-538.

Weir BS, Cockerham CC (1984). Estimating F -statistics for the analysis of population structures. *Evolution*, 38: 1358-1370.

Zuberogoitia I, Torres JJ, Martínez J A (2003) Reforzamiento poblacional del búho real *Bubo bubo* en Bizkaia (España). *Ardeola*, 50: 237-244.

CAPÍTULO 7
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES



La presente memoria tiene como objetivo estudiar diversos aspectos ecológicos del búho real escasamente tratados hasta la fecha en la literatura científica. En los diferentes capítulos se han analizado los factores determinantes en la ocupación territorial, el éxito reproductor y la supervivencia, la evaluación de la eficacia de las áreas protegidas en la conservación de la especie y la estructura genética de poblaciones a escala local.

El área de estudio constituye un ejemplo representativo de ecosistemas mediterráneos semiáridos, en los que se albergan importantes poblaciones de búho real. Hecho remarcable dada la alta abundancia de su presa principal (el conejo) que hace que se encuentren de forma local áreas donde se describen las poblaciones con la mayor densidad (40 parejas/100 km²) descrita para la especie (Penteriani *et al.* 2010, Ortego 2007, Pérez-García *et al.* 2012, León *et al.* 2014). El paisaje mediterráneo es un mosaico clave de ecosistemas para la distribución del conejo, cuya abundancia se relaciona principalmente con la presencia de áreas caracterizadas por una buena cobertura de matorral y arbolado disperso, con amplias zonas abiertas de uso agrícola; este mosaico paisajístico determina la existencia de hábitats óptimos para la viabilidad de poblaciones de conejo y por tanto del búho real (Carrascal *et al.* 2005). Esta circunstancia se refleja en la alta eficacia biológica mostrada por la reproducción de la especie en estas áreas mediterráneas y en las poblaciones estudiadas en este trabajo, que muestran además los valores más altos de productividad y éxito reproductor de toda su área de distribución (Ortego & Díaz 2004, Penteriani *et al.* 2010, Pérez-García *et al.* 2012). Por otro lado trabajos previos de selección de hábitats de nidificación a diferentes escalas espaciales, muestran de forma clara como el búho real, aun siendo una especie ecléctica en la elección de tipos hábitats (Carrascal *et al.* 2005), tiene preferencia por zonas abruptas de matorral con roquedos en los que emplazar sus nidos, situados preferentemente cerca de hábitats abiertos, adecuados para cazar (Martínez & Calvo 2000, Penteriani *et al.* 2002, 2004, Martínez *et al.* 2003, Ortego & Díaz 2004).

El control y seguimiento de la ocupación territorial y la reproducción de una especie nocturna y de difícil detección precisa de una serie continuada de inspecciones con el fin de confirmar la presencia y el éxito reproductor. Los modelos de ocupación mostraron que las parejas con éxito en la reproducción son más fáciles de detectar conforme avanza el periodo reproductor, especialmente cuando los nidos albergan pollos crecidos y su entorno inmediato está muy manchado de deyecciones (lo que resulta más fácil para localizar y detectar la presencia y

Discusión general y conclusiones

reproducción de la pareja). Los búhos reales podrían utilizar su propia experiencia reproductiva en los territorios que regentan (Switzer, 1997), para evaluar la calidad territorial y eficacia biológica potencial de las distintos lugares de nidificación. Los modelos de ocupación mostraron también que la probabilidad de re-ocupación y de éxito reproductor de un territorio es significativamente mayor en aquellos que también presentaron éxito reproductor el año previo. Por tanto, los eventos pasados de suceso previo adquieren gran relevancia en el búho real a la hora de tomar la decisión de ocupar o reocupar un territorio u otro, así como determinar el éxito futuro en la reproducción.

La fidelidad territorial es común en numerosas especies, donde la permanencia o retorno a un territorio previamente ocupado se relaciona con el éxito reproductor obtenido el año anterior (Switzer 1997, Martínez *et al.* 2006, Jiménez-Franco *et al.* 2013), lo que se interpreta como un mecanismo de decisión condicionado por la propia experiencia del individuo. A diferencia del proceso de ocupación territorial, determinado exclusivamente por el suceso previo, el éxito reproductor estuvo supeditado también a variaciones anuales. Las variaciones anuales en el éxito reproductor suelen estar condicionadas principalmente por la disponibilidad de alimento, reguladas a su vez por las posibles variaciones climáticas entre años u otros factores como epidemias o enfermedades en las especies presa. Además, el éxito reproductor estuvo influenciado negativamente por un mayor grado de abruptuosidad del entorno de anidamiento. Este resultado podría estar relacionado con un mayor grado de zonas abiertas, ricas en presas, en la cercanía del entorno de anidamiento, circunstancia que podría determinar un mayor éxito en la captura de presas por los búhos, y un menor gasto energético necesario para abastecer de alimento a la nidada al tener que realizar vuelos de desplazamientos hacia el nido en zonas de menor pendiente, lo que facilitaría el éxito reproductor. Por consiguiente, la disponibilidad y accesibilidad a los recursos alimentarios relacionados con las variaciones anuales encontradas y el grado de abruptuosidad de los territorios podrían ser factores limitantes en la eficacia reproductiva encontrada en esta especie.

Hasta la fecha no se disponía de información sobre la supervivencia/mortalidad y los factores asociados en el búho real, por lo que esta memoria presenta las primeras estimas de supervivencia adulta, así como una evaluación de los factores que influyen en este parámetro demográfico. En comparación con los resultados encontrados en otras especies de aves de presa (Grande *et al.* 2009, Hernández-Matías *et al.* 2011), los valores de supervivencia estimados permiten establecer que los búhos reales del área de estudio sufren una elevada mortalidad.

Los análisis de supervivencia realizados permitieron encontrar diferencias entre sexos y, en menor medida, variaciones entre los periodos reproductor y no reproductor. Las hembras presentaron tasas de supervivencia más bajas que la de los machos durante el periodo no reproductor, lo que parece estar relacionado con las diferencias de comportamiento y uso del espacio entre sexos a lo largo de su ciclo biológico. Las hembras se encargan de la incubación y la crianza de los polluelos, mientras que los machos se encargan de la defensa y el aprovisionamiento de presas al nido. Llegado el momento en el que los pollos se emancipan (periodo no reproductor), las parejas aumentan sus áreas de campeo, principalmente las hembras (que pueden recorrer áreas un tercio mayores que las recorridas por los machos), como se ha descrito en la población estudiada de Sevilla (Penteriani *et al.* 2015). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo sobre la diferencia de áreas de campeo entre sexos (capítulo 5) no han respaldado tales observaciones, debido probablemente a que el conjunto de datos usados, sólo tuvo en cuenta los datos relativos a todo el ciclo reproductor, sin contar con la variación temporal en el área de campeo que caracteriza la especie y que varía en función de la fase del ciclo biológico en la que se encuentre (Campioni *et al.* 2013). El aumento del área de campeo fuera de la época de nidificación y el menor apego de la pareja a los nidos, sobre todo de las hembras, podría determinar que los búhos reales prospecten y pasen más tiempo en áreas más humanizadas. El análisis de las causas de mortalidad mostró que los búhos reales siguen sufriendo una elevada mortalidad por electrocución (Murcia) y persecución directa (Sevilla). Sin embargo, no se observaron diferencias entre sexos en función de las causas de muerte, con lo que sólo el uso asimétrico del espacio puede explicar la diferencias entre sexos como se ha descrito en otras poblaciones de aves rapaces (Lambertucci *et al.* 2012).

Las áreas de campeo de los búhos reales en poblaciones mediterráneas son de pequeñas dimensiones (Campioni *et al.* 2013) El tamaño del área de campeo puede determinarse por diversos factores, como el sexo del individuo (Henry *et al.* 2005). A diferencia de lo observado en otras especies de rapaces (Martínez *et al.* 2007, Guixé & Arroyo 2011), las hembras de búho real tienden a tener mayores áreas de campeo que los machos (Penteriani *et al.* 2015), aunque en la población estudiada las diferencias encontradas no fueron estadísticamente significativas. Otro factor potencialmente influyente en las dimensiones de las áreas de campeo es la calidad del hábitat de alimentación. En el búho real, las áreas de campeo de menor tamaño se han asociado a una alta heterogeneidad de hábitats y a una mayor disponibilidad de conejos, y por tanto a una mayor

Discusión general y conclusiones

calidad del hábitat de aprovisionamiento de presas (Penteriani *et al.* 2015, Lourenço *et al.* 2015), por lo que el tamaño de las áreas de campeo puede utilizarse para evaluar la eficacia de las áreas protegidas en diversos parámetros biológicos de la especie. En la población estudiada, las áreas de campeo resultaron ser más pequeñas dentro que fuera de las áreas protegidas, hecho que podría estar relacionado con la mayor calidad de los hábitats protegidos, y determinaría por consiguiente un menor nivel de requerimiento espacial por parte de los búhos en estas zonas protegidas. No obstante, estos resultados contrastan con la mayor tasa de ocupación encontrada en los territorios “no protegidos” respecto a los territorios “protegidos”, circunstancia que complica la interpretación del efecto de las áreas protegidas sobre las características y dinámica poblacional, y que a su vez, podría estar relacionada con la mayor cercanía de estos territorios a las áreas de asentamiento temporal que se encuentran normalmente en la periferia de los núcleos poblacionales. Asimismo, no se encontraron diferencias en la productividad y el éxito reproductor dentro y fuera de las áreas protegidas, donde los valores obtenidos fueron elevados en ambas zonas. Esta circunstancia podría tener su explicación en que en ambas zonas el conejo es extraordinariamente abundante y disponible para el búho real, maximizando su balance reproductor. Tampoco se encontraron diferencias en las tasas de supervivencia de individuos de territorios localizados dentro y fuera de áreas protegidas. En resumen, las áreas protegidas resultan eficaces para garantizar la preservación de la mayor parte de las áreas de nidificación y las áreas de campeo de las parejas protegidas, aunque no generan un efecto positivo significativo en las tasas de reproducción y supervivencia.

Aunque las características ecológicas de las poblaciones de búho real estudiadas en esta memoria (alta densidad y eficacia biológica, moderada supervivencia pero con alta tasa de renovación y dominios vitales de pequeño tamaño) sugieren una tendencia estable en su dinámica poblacional, el estudio de la estructura genética indicó una baja diversidad y conectividad genética entre las poblaciones de las diferentes zonas del área de estudio. Este resultado puede explicarse por la contribución de un conjunto de factores tales como *a)* la existencia de una elevada disponibilidad de alimento y hábitats adecuados para la reproducción en el área de estudio, ya que estos factores favorecen un alto grado de filopatría (caracterizado en la población de estudio por distancias cortas de dispersión, datos no mostrados) que configuran áreas de asentamiento temporal próximas a los enclaves de nidificación, y además *b)* el grado de aislamiento geográfico de algunas de las poblaciones estudiadas, y la mayor o menor disposición de factores antrópicos entre las distintas zonas de reproducción, que puede afectar a su supervivencia y conectividad poblacional. Por tanto,

a consecuencia de la baja diversidad y conectividad genética observada entre las poblaciones de estudio, el reducido potencial evolutivo aparente, podría influir en la estabilidad y viabilidad poblacional futura de la especie, por lo que es recomendable acometer futuros trabajos que contemplen el empleo de un mayor número de microsátélites con objeto de profundizar en este tema.

En definitiva, las características y rasgos ecológicos del búho real lo convierten en una de las especies clave de los paisajes mediterráneos, principalmente en ecosistemas semiáridos de la Península Ibérica. La abundancia de la especie, su dinámica de uso territorial supeditada a la experiencia y calidad individual, su estrategia de caza de depredador al acecho, junto con la capacidad de explotar pequeñas áreas para sobrevivir y tener una alta eficiencia biológica, le hacen ser un elemento indispensable en la depredación y control de poblaciones de conejo y/o otros depredadores. Por tanto, el conocimiento de la ecología del búho real y de los factores determinantes estudiados en esta memoria son extraordinariamente importantes para contribuir al conocimiento de los procesos ecológicos en los ecosistemas mediterráneos y su funcionamiento, así como para el establecimiento de modelos de gestión sostenible y uso eficiente de los recursos naturales, dirigidos a la conservación de los valores naturales y de la biodiversidad.

CONCLUSIONES

1. Las poblaciones estudiadas de búho real (*Bubo bubo*) de la Región de Murcia mostraron tasas elevadas de ocupación territorial, productividad y éxito reproductor, que se relacionan con la elevada abundancia local de conejos en el área de estudio.
2. El suceso previo (eventos pasados de reproducción) fue el principal factor determinante en la ocupación territorial, lo que sugiere una posible contribución de la calidad (experiencia) y fidelidad del individuo en la decisión de ocupar un territorio y en el establecimiento de nuevas parejas reproductoras en la población.
3. Las variaciones anuales, el suceso previo y la irregularidad topográfica fueron los factores determinantes del éxito reproductor en las poblaciones estudiadas, que a su vez pueden estar relacionados con la disponibilidad de presas entre años y cercanía a las zonas abiertas de aprovisionamiento de alimento.
4. La tasa de supervivencia exhibida por la especie resultó ser inferior a las encontradas en otras aves de presa de vida larga. Además este estudio mostró una supervivencia diferencial entre sexos y periodos, siendo menor en hembras y fuera de la época de reproducción, lo que podría relacionarse con un uso diferencial del espacio entre sexos y a lo largo de su ciclo biológico anual.
5. Las principales causas de mortalidad no natural del búho real fueron la electrocución en tendidos eléctricos de distribución y la persecución directa, por lo que resulta recomendable acometer medidas de gestión encaminadas a mitigar la mortalidad inducida por el hombre en el área de estudio.
6. Las áreas de campeo de los búhos fueron significativamente más pequeñas dentro que fuera de las áreas protegidas. Este resultado obedece probablemente a la mayor calidad de los hábitats de caza en el interior de las áreas protegidas.
7. La supervivencia y los parámetros reproductivos (productividad y tasa de éxito) no mostraron diferencias dentro y fuera de las áreas protegidas.

8. Las áreas protegidas garantizan la protección del grueso de los territorios de cría así como de las superficies requeridas por los búhos protegidos durante los movimientos de búsqueda de presas. Sin embargo, las tasas de supervivencia y los parámetros reproductivos en los territorios “no protegidos” no son inferiores a las de los territorios “protegidos”, lo que sugiere una elevada importancia en el mantenimiento de las poblaciones y la necesidad de abordar medidas específicas de protección fuera, y sobre todo en el entorno cercano, de las áreas protegidas.
9. La estructura genética de las poblaciones de búho real analizadas muestra valores significativos de diferenciación poblacional a una escala local, baja conectividad y diversidad genética, principalmente en la población de mayor densidad y tamaño poblacional, lo que podría afectar a su potencial evolutivo e implicar una incipiente endogamia.
10. Los patrones de conectividad genética entre territorios y/o poblaciones mostraron que la conectividad entre territorios podría relacionarse con el flujo génico y la tasa de renovación de reproductores en los distintos territorios. Además, el grado de aislamiento geográfico y la presencia de factores antrópicos relacionados con la supervivencia de la especie entre las distintas poblaciones, podrían explicar los diferentes grados de conexión de las poblaciones estudiadas.

REFERENCIAS

- Campioni L, Delgado MM, Lourenço R, Bastianelli G, Fernández N, Penteriani V (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived, territorial species. *Oecologia* 172: 371–385
- Carrascal LM, Weykman S, Palomino D, Lobo JM, Díaz L (2005) Búho real (*Bubo bubo*). En: Atlas Virtual de las Aves Terrestres de España. Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales – CSIC y Sociedad Española de Ornitología. SEO/BirdLife. Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/aves/atlas/pdf/bubbub.pdf>
- Grande JM, Serrano D, Tavecchia G, Carrete M, Ceballos O, Díaz-Delgado R, Tella JL, Donazar JA (2009) Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. *Oikos* 118: 580–590
- Guixé D, Arroyo B (2011) Appropriateness of Special Protection Areas for wideranging species: the importance of scale and protecting foraging, not just nesting habitats. *Anim Conserv* 14: 391 – 399.
- Henry C, Poulle ML, Roeder JJ (2005) Effect of sex and female reproductive status on seasonal home range size and stability in rural red foxes (*Vulpes vulpes*). *Ecoscience* 12 (2), 202-209
- Hernández-Matías A, Real J, Pradel R, Ravayrol A, Vincent-Martin N (2011) Effects of age, territoriality and breeding on survival of bonelli's eagle *Aquila fasciata*. *Ibis* 153: 846–857
- Jiménez-Franco MV, Martínez JE, Pagán I, Calvo JF (2013) Factors determining territory fidelity in a migratory forest raptor, the booted eagle *Hieraaetus pennatus*. *J Ornithol* 154: 311–318.
- Lambertucci SA, Carrete M, Donazar JA, Hiraldo F (2012) Large-scale age-dependent skewed sex ratio in a sexually dimorphic avian scavenger. *PLoS ONE* 7: e46347
- León-Ortega M, González-Wangüemert M, Martínez JE, Calvo JF (2014) Spatial patterns of genetic diversity in Mediterranean eagle owl *Bubo bubo* populations. *Ardeola* 61: 45–62.
- Lourenço R, Delgado MM, Campioni L, Korpimäki E, Penteriani V (2015) Evaluating the influence of diet -related variables on breeding performance and home range behaviour of a top predator. *Pop Ecol...* En prensa
- Martínez JA, Serrano D, Zuberogoitia I (2003) Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography*, 26: 21-28.
- Martínez JE, Calvo JF (2000) Selección de hábitat de nidificación por el Búho Real *Bubo bubo* en ambientes mediterráneos semiáridos. *Ardeola*, 47: 215-220.
- Martínez JE, Pagán I, Calvo JF (2006) Factors influencing territorial occupancy and reproductive

Discusión general y conclusiones

output in the booted eagle *Hieraaetus pennatus*. Ibis 148: 807–819.

Martínez JE, Pagan I, Palazón JA, Calvo JF (2007) Habitat use of booted eagles (*Hieraaetus pennatus*) in a Special Protection Area: implications for conservation. Biodivers. Conserv. 16, 3481–3488.

Ortego J (2007) Consequences of eagle owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. Ornis Fennica, 84: 78-90.

Ortego J, Díaz M (2004) Habitat preference models for nesting eagle owls *Bubo bubo* in central Spain: how much can be inferred from changes with spatial scale. Ardeola, 51: 385–394.

Penteriani V, Gallardo M, Roche P (2002) Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. J. Zool. (Lond.) 257: 365-372.

Penteriani V, Delgado MM, Gallardo M, Ferrer M (2004) Spatial heterogeneity and structure of bird populations: a case example with the eagle owl. Popul. Ecol., 46: 185–192.

Penteriani V, Delgado MM, Pérez-García JM, Botella F, García S, Sánchez-Zapata JA, León-Ortega M, Martínez JE, Calvo JF, Ortego J, Penteriani G, Melletti M, Krugersberg I, Mora O (2010) Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression. Ornis Fennica 87: 135-143.

Penteriani V, Delgado MM, Campioni L (2015) Quantifying space use of a long-lived species during the life time scale using individual movement data. SCI Nat (Naturwissenschaften) 102:21

Pérez-García JM, Sánchez-Zapata JA, Botella F (2012) Distribution and breeding performance of a high-density eagle owl *Bubo bubo* population in southeast Spain. Bird Study 59: 22–28.

Switzer PV (1997) Past reproductive success affects future habitat selection. Behav Ecol Sociobiol 40:307-312

ABSTRACT & CONCLUSIONS



Ecological studies of Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) populations in south-eastern Iberia: territorial occupancy, reproduction, survival, home range and genetic structure.

ABSTRACT

The Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) is a long lived apex predator which is one of the most representative species of Mediterranean ecosystems, particularly semiarid environments. In Spain and the south-east provinces of the Iberian Peninsula it is a relatively common species, with highest densities in some locations rich in rabbits, which has led to these sites being designated under the Birds Directive (Special Protection Areas, SPA).

At the end of the last century, knowledge about the ecology of the eagle-owl was quite limited and the work that had been done looked at distribution aspects, reproduction and diet. Nearly two decades later not only has there been an increase in the quantity of the research but also in the quality, due to the contribution of prestigious research groups. As a result of this intense scientific activity, many studies have been published in scientific articles in international journals, among them I might highlight works on the influence of the landscape spatial structure and composition on the occurrence and breeding success of this species in Mediterranean habitats, factors affecting the vocal behavior of the territorial individuals, social organization and the habitat use, among others. However, there is little information about other relevant ecological aspects such as factors that influence territorial occupancy, reproductive success and survival, evaluation of the effectiveness of the protected areas in the conservation of breeding populations and study of the genetic structure; which have been analysed in different chapters of this PhD thesis.

Species and study area

The eagle-owl is a large nocturnal species with a strong territorial behaviour and sedentary habits. It is distributed throughout the Palearctic region, occupying a variety of habitats, from boreal coniferous, mixed and deciduous forests, to Mediterranean scrub, steppes and deserts, although their preferred habitat is the open area. The eagle-owl is a species with a hierarchic structure, in which monogamy prevails socially. They express reversed sexual size dimorphism (RSD; females being larger than males). Both members of the pair shows a different parental behaviour, the female being in charge of incubation, brooding, shading and feeding of chicks, while the male is in charge of hunting and providing food for the nest. Also, this species shows high reproductive performance in

Abstract

the Mediterranean region, mainly because of the favourable climate and dietary local specialization on European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*).

The present study was carried out in the Mediterranean area of the south-east of Spain (Province of Murcia), limited by two mountainous landscapes with a 40 km plain between them (zone N and zone S). These areas show marked differences in the characteristics of the landscape, degree of humidification and rabbit availability, the main prey of the eagle-owl in the study area. Zone N is formed by open landscapes and gentle hilly slopes (46-646 m a.s.l.), covered in scrubs (mainly *Rosmarinus officinalis*, *Stipa tenacissima*, etc.), small areas of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) and plains covered in irrigated and dry crops, with areas of natural vegetation, which, together, create a heterogeneous landscape. In this zone N there are four protected areas and one of the most dense eagle-owl populations (82 territories and densities of 40 pairs/100 km²) presumably as a result of the plentiful supply of rabbits (6 rabbits/ha).

In contrast, zone S has abrupt landforms (0-629 m a.s.l.) and its landscape is formed by vast extensions of scrubland and scattered trees, with few and small areas dryland crops near the foothills of the mountain. This zone contains substantial extensions of terrain altered by human activity, with many abandoned mines which have replaced the natural vegetation and serious local contamination of heavy metals. Zone S has 9 protected areas, which host a lower density of eagle-owls (45 territories and densities of 20 pairs/100 km²) and a lower density of rabbits. In the case of chapter 6, zone S was divided into two subzones (South-east SE and South-west SW), because of the different degrees of geographical isolation and degrees of anthropic activity that characterize these population groups.

Field work

The field work was carried out in two periods. Between 1999 and 2005, most of the territories and nests were found using a variety of census methods (recording spontaneous calling owls, broadcast of male territorial voices (playbacks), direct observation of cliffs and searching for nests). Then, between 2006 and 2014, the detected territories were systematically monitored through direct observation of potentially suitable cliffs for the species and daytime inspections of perches and nests. In this second period, once the nests had been found, they were visited four times during the reproductive period (from 15 December to 15 July) with the aim of evaluating the

reproductive status of the pairs in a sequential manner. During the first visit the occupation of the territory by the pair was confirmed, while during the second, third and fourth visits, the incubation, the number of chicks in the nest and the number of fledglings, respectively, were monitored.

Also, during this second period, some 30 adult individuals were captured and radio-tagged, with the aim of estimating their home range and their survival rate ($n = 30$). In total, 183 nocturnal outings were made to localize the radio-tagged individuals, resulting in one or two findings per individual and night, with a week between outings. Moreover, for the analysis of survival, 33 radio-tagged eagle-owls were used in a Seville population (Sierra Norte) with similar characteristics to those of the Murcia area. Also biometric measurements were made of some adults and 25 and 45 day-old chicks to assess their age and sex (only in the case of adults). These examples were tagged individually with metal rings and blood serum samples were extracted for genetic and other toxicology studies unrelated with this PhD thesis. Blood was extracted by pricking the brachial vein with a 23G needle. The samples were kept in different media (ethanol or heparin) and were frozen at -40°C until analysis.

Territorial occupancy and reproductive success: related parameters and factors.

The territorial occupancy and reproductive success were studied in the populations of eagle-owls for a period of 7 years (2006-2012). Multiple state and year occupational models were used to estimate the probability of occupation and reproductive success in this species, evaluating the contribution of five different types of variables (past events, year, habitat, human pressure and area) and selecting the best models based on the Akaike's information criterion. Also, the probabilities of detection of occupation and reproductive success were modelled. The estimation of the probability of detection of occupation was high until incubation, but showed contrary tendencies as the reproductive period progressed (negative in not unsuccessfully occupied territories and positive in successfully occupied territories). In contrast, the estimations of the probability of detection of reproduction strongly increased as the period advanced, especially during the fourth visit when the nests contained grown chicks (45 days of age) and the indirect signals of their presence was more evident. This result suggests that the failure at the beginning of reproduction and development of the chicks is a key factor in the probability of detection of territorial occupancy and reproduction, respectively.

The best models obtained related occupied territory and reproductive success with the previous

Abstract

breeding success, which was a key factor in the probability of reoccupation and reproduction of eagle-owls in the following year. The best occupation model showed that the probability of territorial occupancy was only conditioned by previous breeding success, which suggests a possible contribution of the individual in the decision to occupy a territory in the subsequent year and the establishment of new reproductive pairs in the population. On the other hand, the best model of reproductive success revealed that the probability of success was determined by the time factor (year), the past event and the topographic irregularity, which could be related to a possible variation in the prey abundance and accessibility, the experience and quality of the individual, and the selection of lower elevations, with easy access to high densities of prey.

Survival: related parameters and factors

The survival rate is a key parameter in the monitoring of populations of long-lived species. Therefore, analysis of the variations in the survival rates and the factors influencing the same are essential for understanding the population dynamic. In this chapter I study key factors for survival and the causes of mortality of eagle-owls in two Mediterranean populations in Spain (Murcia and Seville), in which the survival rates and the factors that affect them are unknown.

Between 2003 and 2010, 63 owls were captured and radio-tagged. The quarterly rates of survival were estimated using of known-fate model with the MARK program. The average annual rate of survival was 0.77 (95% CI = 0.76-0.78), no differences being observed between the studied populations. There were some differences of survival between sexes, and between the reproductive vs non-reproductive periods, although no close fit was found for any of the particular models.

It was therefore concluded that: *a)* females have a lower rate of survival than males, probably because of their wider foraging areas, which increases the risk of death; *b)* the rate of survival for both sexes was lower during the non-reproductive period; and *c)* the causes of mortality are significantly different in both populations, the main causes being gunshot in Seville and electrocution in Murcia.

Effectiveness of the protected areas for the conservation of eagle-owl populations

The establishment of protected areas, in which I can find the surrogate species, has been the most used tool to guarantee the preservation of biodiversity. Any evaluation of the effectiveness of these protected areas in the conservation of such species is based mainly on the suitable and effective management of the protected areas and its target species. I evaluate in this chapter, for the

first time, the effectiveness of protected areas for the conservation of eagle owl populations in the south-east of the Iberian Peninsula. The eagle owl is listed in Annex I of the Bird Directive and in Appendix II of the Bern Convention, and is one of the most important species for the designation of Important Bird Areas and SPA in Spain and the province of Murcia. For this, I establish two specific objectives: *a)* analysis of the size of the home ranges and the survival of the individuals within, outside, and at the periphery of the protected areas, and *b)* evaluation of the demographic parameters (occupancy, breeding success and productivity) inside and outside the protected areas. The size of eagle owls home ranges that were found inside the protected areas was significantly lower ($P = 0.01$) than the home ranges found outside and at the periphery, with no significant difference between these two last two ($P = 0.65$). The mean home range of individuals inside the protected areas was 400.3 ± 216.0 ha, at the periphery 1115.5 ± 712.9 ha and outside protected areas 1248.8 ± 695.7 ha. However, only the territorial occupancy of the whole set of studied parameters showed significant differences ($P = 0.040$) regarding their localization in protected areas, being higher in territories located outside protected areas. Nevertheless, 75% of nests were located inside the protected areas, so I consider the protected areas network to be acceptably effective at conserving the population of eagle-owls. The smaller size of home ranges inside the protected areas could reflect the greater quality in the protected territories compared with non-protected ones with greater anthropic influence and fewer rabbits. The higher occupation rate of the territories outside protected areas could be because of the high recruitment of floater individuals from nearby settlement areas with high densities of prey.

Spatial patterns of genetic diversity in Mediterranean populations of the eagle-owl

The capacity for reproduction, variation and heredity are the most important evolutionary properties when defining life, which by natural selection, acquire complex adaptations for survival and reproduction of living organisms. Genetic diversity is basic to maintaining the potential and evolutionary flexibility in wild populations, so any loss as a result of mankind (for example, fragmentation of habitats) may compromise the long term survival of a species. Also, there is little information available about the patterns of genetic connectivity in owls.

This chapter is about the genetic structure of the eagle-owl at two different spatial scales in the south-east of Spain. To reach this objective I used seven microsatellites previously described for this species, although only six amplified correctly. The low genetic diversity observed could be explained by the reduced dispersion distances of the species, the high mortality rate and the high

Abstract

degree of monogamy shown by this large owl. As expected, the highest genetic isolation was detected in the most geographically isolated population. I detected significant genetic differentiation between units separated by less than 50 km. Territorial analysis showed interesting patterns of connectivity related to the gene flow and the rate of renovation of reproducers. The least genetic diversity was found in the nucleus with the highest population size, which could imply inbreeding.

CONCLUSIONS

1. The studied populations of eagle-owls in the province of Murcia showed high rates of territorial occupation, productivity and reproductive success, which can be related to the high local abundance of rabbits in the study area.
2. Past events (previous reproduction history of each territory) was the main key factor in territorial occupancy, which suggests a possible contribution to the quality (experience) and the faithfulness of the individual in the decision to occupy a territory and the establishment of new reproductive pairs in the population.
3. Annual variations, the previous event and topographic irregularity were key factors for the reproductive success in the studied populations, which can be related to the inter-annual abundance of prey and closeness to open areas of food.
4. The survival rate shown by the species was seen to be lower than for other long lifespan birds of prey. Also this study showed differences in survival between sexes and periods, being shorter in females and outside the mating season, which be related to the difference in foraging space between sexes and their annual biological cycle.
5. The main causes of non-natural mortality in the eagle-owl was electrocution by power lines and direct persecution, I recommend taking steps towards lowering human induced mortality in the study areas.
6. The home ranges of eagle-owls were significantly smaller inside than outside protected areas, probably because of the better quality of the hunting habitats inside the protected areas.
7. Survival and reproductive parameters (productivity and success rate) showed no differences inside or outside the protected areas.
8. Protected areas guarantee the protection of most of the breeding areas as well as the area required for the protected owls to hunt for prey. However, the survival rates as well as the

Abstract

reproductive parameters in the non-protected territories were not lower than in protected territories, which suggests their importance in the maintenance of the populations and the need to take specific measures of protection outside, especially near the perimeter of the protected areas.

9. The genetic structure of the populations of eagle-owl analysed showed significant differences in the populations at a local scale, low connectivity and diverse genetics, mainly in the population of highest density and population size, which could affect evolutionary potential and imply incipient inbreeding.
10. The patterns of genetic connectivity between territories and/or populations showed that the connection between territories could be related to the gene flow and the rate of renovation of reproducers in the different territories, and also that the degree of geographical isolation and the presence of anthropic factors related to the survival among the different populations could explain the different degrees of connection of the studied populations.



AGRADECIMIENTOS

Largo sin duda fue el camino..., para mi esta historia empezó hace muchísimos años, siendo un crío revoltoso y zalamero. Allí me encontraba yo, acompañado de uno de mis mejores amigos Tomás García, en aquella mañana de marzo junto aquel garrofero, ahora ya desaparecido por las inclemencias de una actividad agrícola cada vez más agresiva con el entorno que nos rodea. Esa mañana soleada dio un vuelco en mi vida, tras mirar aquel atractivo agujero de este hueco árbol, una gran sorpresa y consecuente alegría inundo nuestros tiernos cuerpos. El descubrimiento del que sería el primer nido de mochuelo que observamos en vida, que con cinco esféricos huevos de un blanco nacarado perfecto nos hizo dar hasta volteetas y piuretas aéreas, fue el comienzo de lo que para mi ha marcado una gran andanza y trayectoria en mi vida. Así junto con otros dos magníficos amigos, Pedro Francisco García y Evaristo Guerrero, auduvíamos de pequeños tras cualquier animal que se moviera y denambulara cerca del alcance de nuestra vista. Como no, gracias sobre todo a mi queridísima y preciosa madre, que tras la mirada esceptica de un padre de educación dura, firme e inflexible, era la que con su querer nos llevaba a todos y cada uno de los espacios naturales y sierras que queríamos visitar.

Fue poco después cuando conocimos a Eloy Pérez Romero, magnífico naturalista y gran lector de las señales que se expresan en la naturaleza. Eloy fue el que nos enseñó en abril de 1993, en un monte de color negro volcánico que se desgranaba a cada paso que dabas por sus impresionantes pendientes, un increíble nido de la rapaz nocturna más grande que podamos observar, como no el Gran Duc!. Estas aves de gran camoto, resultaban ser ya en aquellos entonces bastante frecuentes y comunes por las sierras de Columbares, Altaona y Escalona, Por lo que poco a poco fuimos conociendo los casi cada vez más innumerables territorios para esta especie. Poco después en 1997 conocimos a José Alfonso Lacalle, gran entusiasta y observador de la naturaleza, el junto con otros viejos y grandes amigos (Salvador Buendía y Pedro José Gómez) se unieron al grupo de seguimiento de esta especie. Con ellos comenzamos también en el mundo de la escalada, los cada vez más arriesgados nidos del búho, muchos de ellos localizados en cornisas y oquedades inaccesibles, nos desventuraban la necesidad de aprender las técnicas y el manejo de la escalada, el rapel, las cintas, mosquetones, el nudo de alondra... así pues, dada la dificultad de acceso al nido, distinguíamos dos subespecies de búho en función de como era su nido, el *Bubo bubo cartaginensis* se hipotizaba en nuestra mente, ya que las sierras de cartagena más agrestes y difíciles de andar eran un handicap añadido al seguimiento de la especie.

Ya en el año 2001 llegó la universidad, Martina Carrete, incansable alumna de doctorado,

por aquellos entonces, que a través de los agentes medioambientales conoció a Eloy, y vio que en este grupo había algo que no era muy común en el seguimiento de las especies de aves rapaces, un grupo de personas con una alta capacidad de seguimiento y constancia. El búho real por aquel entonces era una especie desconocida, a la que nadie le hacía mucho caso (una especie nocturna, mimética y huidiza lo dice todo). Así, ingresé como alumno interno en el departamento de Ecología, Allí conocí a José Enrique Martínez (uno de mis directores de tesis), que me hizo cambiar en gran medida mi perspectiva del estudio de la naturaleza, la importancia de la ciencia y me hizo ver la gran diversidad de factores y variables que influyen en la dinámica de las especies y los ecosistemas. Que junto de la mano de José Francisco Calvo Sensín, de toque elegante y fino, pero grotesco a la vez, hemos podido realizar y dar rienda suelta a este largo seguimiento que acaba de empezar con la culminación de esta tesis doctoral. Como alumno interno, buenos fueron los compañeros Iluminada Pagán, Maite Pardo, Nestor Yelo, Marcelo, Jimmy, Irene, Jesus Miñano, Paqui Carreño, Ester Cerezo, entre muchos otros... el Laza, Pedro Abellan, David Sánchez, Maria la Larga...

Por todo ello doy mil gracias a todos los que me habéis acompañado y seguido en esta andanza, y no solo eso, sino a todos los que siguen apoyando, empujando e enriqueciendo este seguimiento con sus experiencias, citas, ímpetu y dedicación altruista e desinteresada.

Un cordial abrazo y tiernos besos.

Marius Leonus Ortegus Magnus

