

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

**Comportamiento migratorio de la avutarda común en la  
Península Ibérica**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR

**Carlos Palacín Moya**

DIRECTORES:

**Juan Carlos Alonso**  
**Javier Antonio Alonso López**

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



532562978X

T 598.321 (460)

PAL  
COM



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

## Comportamiento Migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica



Museo Nacional de  
Ciencias Naturales



Memoria presentada por Carlos Palacín Moya para optar al título de Doctor en Ciencias  
Biológicas, codirigida por el Dr. Juan Carlos Alonso (Museo Nacional de Ciencias  
Naturales, CSIC) y el Dr. Javier Alonso (Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad  
Complutense de Madrid)

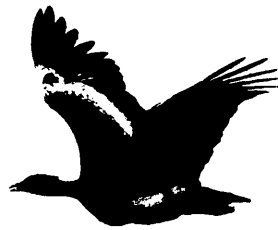
Madrid, enero de 2007

36804903 (202)



Q-23801165

Portada: macho adulto en exhibición nupcial (Daganzo, Madrid, 17 de abril de 2004)  
© del texto y las fotografías: Carlos Palacín Moya  
Dirección de contacto: [cpalacin@mncn.csic.es](mailto:cpalacin@mncn.csic.es); [cpalacin@yahoo.es](mailto:cpalacin@yahoo.es)



*“Pasan muy altas unas avutardas, un grupo de seis o siete”*

10 de julio de 1946, Fuente de San Juan, Viana de Mondéjar, Guadalajara

Camilo José Cela, *Viaje a la Alcarria*





## ÍNDICE

	Agradecimientos	1
	Introducción	3
<b>Capítulo 1</b>	Tamaño Poblacional y Distribución de la Avutarda Común en España y en el Resto del Mundo. Dinámica de la Población Española	5
<b>Capítulo 2</b>	Comportamiento Migratorio de los Machos	39
<b>Capítulo 3</b>	Diferencias Ambientales entre las Áreas de Reproducción y las Áreas Estivales de los Machos Migradores	87
<b>Capítulo 4</b>	Comportamiento Migratorio de las Hembras	109
<b>Capítulo 5</b>	Diferencias Ambientales entre las Áreas de Reproducción y las Áreas de Invernada de las Hembras Migradoras	131
<b>Capítulo 6</b>	Movimientos Estacionales de Jóvenes e Inmaduros: ¿Dispersión Juvenil ó Migración?	154
<b>Capítulo 7</b>	Resumen y Conclusiones	169
	Bibliografía	179



## Agradecimientos

No recuerdo cuando oí hablar por primera vez de las avutardas, pero seguro que fue a muy temprana edad. Mi familia procede de Castilla, donde aves y personas han convivido durante siglos y ojalá lo puedan seguir haciendo en el futuro. Vaya hacia las primeras, por ser las protagonistas de este trabajo y por los buenos momentos que me han deparado, mi agradecimiento.

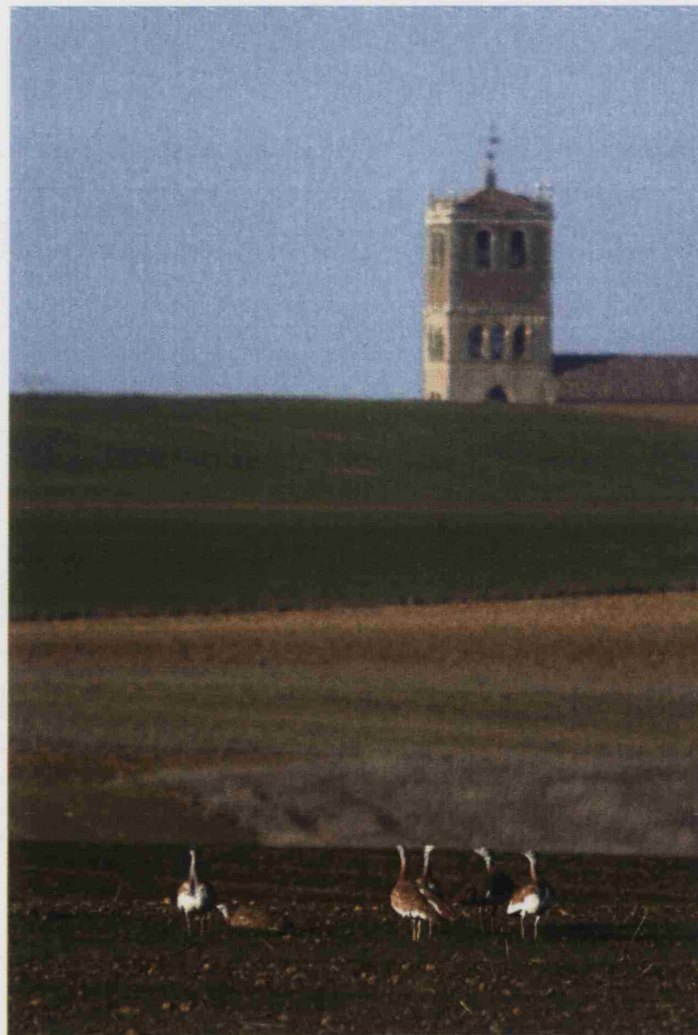
La consecución de esta Tesis ha seguido un camino largo y, en ocasiones, arduo. Su origen fue una iniciativa de Juan Carlos Alonso, cuya cooperación ha sido esencial en todo momento. Javier Alonso promovió su desarrollo y realizó las más de 600 horas de vuelo empleadas en las localizaciones aéreas. Ambos pusieron a punto las técnicas de captura, marcaje y radio-localización aérea imprescindibles en este trabajo. A su lado he pasado momentos inolvidables, compartidos, como no, con mis compañeros en el Museo: Carlos Martín, Marina Magaña y Beatriz Martín. Asimismo quiero destacar a los primeros doctorandos del grupo, Enrique Martín y Manolo Morales, cuyo esfuerzo y dedicación también se ven reflejados aquí. La labor de Pablo Sastre fue indispensable para la obtención de la información ambiental analizada. Simon Lane y Luis Miguel Bautista realizaron valiosas aportaciones en diversas fases del trabajo. Rubén Manzanedo, Alicia de la Hoz, Iván de las Eras y Pablo Vergara: gracias por vuestra “práctica” ayuda. Y a los compañeros más recientes: Carlos Ponce, Carolina Bravo y Alfredo García, suerte en el futuro.

Quisiera agradecer especialmente a Benedicto Campos, Alejandro Onrubia y Antonio Torrijo su amabilidad y el haber sabido compartir sus conocimientos. José Antonio Cruz y Diego González, en Andalucía, y Carlos y Mariano Pérez, en Valladolid, facilitaron, siempre que se les solicitó, la información requerida. A Javier Marchamalo, Jorge Hernández, Javier Prieta, Juan José Ramos Encalado, Adolfo Rodríguez, Fabián Casas, John Muddeman, Francisco Collantes, Ángel Contreras, Javier Blasco, Carlos Usieto, Diego Villanúa, Paco Chiclana, Juan Luis Hernández, José Luis Lagares y Carlos Torralbo, que respondieron amablemente a mis peticiones de información; y a Mercedes Gil, por su valiosa ayuda.

Gracias a la amabilidad de Víctor y Fernando Defarges, así como de Pedro Alfonso Domingo y Miguel Ángel Soriano, de TECNOMA, pude solicitar una beca predoctoral FPI del Ministerio de Educación, la cual sirvió para iniciar el trabajo. El estudio también fue posible gracias a la financiación del proyecto PB97-1252 de la Dirección General de

Investigación Científica Técnica y a la Dirección General de Conservación de la Biodiversidad del Ministerio de Medio Ambiente. Gracias a los representantes de las administraciones de Madrid, Castilla y León, Toledo, Guadalajara, Albacete, Aragón, Navarra y Andalucía por los permisos de marcaje concedidos y por facilitar la información sobre los últimos censos disponibles. Gracias a los pilotos y mandos del 42 Grupo del Ejército del Aire por su imprescindible colaboración al hacer posible los vuelos de localización de las avutardas más viajeras.

A los amigos que me ayudaron a llegar hasta aquí: Escolano, Álvaro, José Luis, Pablete, Steffano, Jordi; y a los que se quedaron en el camino. A Piñón, única y paciente compañía en los miles y miles de kilómetros recorridos. Y a los más importantes: a mi hermana Alicia, a mis padres Narciso y María, y a mi esposa Marisa, a quien va dedicada esta tesis.



*Grupo de machos (Villalón de Campos, Valladolid, 30 de diciembre de 2004)*

## Introducción

La Avutarda Común (*Otis t. tarda* L., 1758) es una de las 25 especies que integran la familia de las Otíidas. Posee unas características morfológicas y etológicas que hacen de ella una especie excepcional: es uno de los vertebrados con mayor dimorfismo sexual, los machos pueden triplicar el peso de las hembras y se han descrito casos de machos que han llegado a alcanzar hasta 18 kg (Glutz 1973), lo que las convierte en una de las aves voladoras de mayor peso, junto con la Avutarda Kori (*Ardeotis kori*). Machos y hembras forman bandos unisexuales y viven por separado a lo largo del año, excepto en la época de celo, entre finales de marzo y primeros de mayo, cuando se reúnen en los lugares de exhibición. El sistema reproductivo es colectivo y poligínico; y la exhibición sexual, denominada “rueda” (Cabrera 1925), resulta espectacular. Como el resto de las Otíidas, las hembras nidifican en el suelo y ponen de uno a tres huevos. Los pollos son nidífugos y la crianza de los mismos es llevada a cabo exclusivamente por las madres. En la Península Ibérica está adaptada a vivir en llanuras cultivadas con cereales, un hábitat creado y modelado por el hombre a lo largo de siglos. Se alimenta de vegetales durante todo el año; pero también come invertebrados, especialmente coleópteros, en primavera y verano. En muchos lugares de Europa la especie se extinguió o sufrió una notable reducción poblacional durante el Siglo XX, lo que motivó su clasificación como especie globalmente amenazada. En la Meseta Central de la Península Ibérica se mantiene la población más abundante a nivel mundial. Todas estas circunstancias han propiciado la realización de variados estudios sobre su biología, buena parte de los cuales serán citados en los capítulos que conforman esta tesis.

El presente trabajo pretende mejorar los conocimientos sobre la conducta migratoria de la Avutarda Común en la Península Ibérica, un aspecto básico de su comportamiento. Se espera que los resultados obtenidos puedan contribuir a establecer las estrategias y las preferencias futuras de conservación. La memoria se ha estructurado del siguiente modo: en el capítulo primero, a modo de introducción, se describe y actualiza la distribución y la abundancia de la especie en España así como en el resto del mundo. En este capítulo se detallan algunas de las características básicas de las poblaciones estudiadas, con lo que se pretende favorecer la interpretación de la información relativa a la migración tratada posteriormente. Los cinco capítulos siguientes abordan diversos aspectos de la conducta migratoria. En el capítulo segundo se revisan los conocimientos existentes sobre la migración de la Avutarda Común, tanto a escala ibérica como mundial, y se describe el

comportamiento migratorio de los machos de Avutarda en gran parte del área de distribución de la especie en España en base al radio-seguimiento de individuos marcados. En el tercer capítulo se definen las características del hábitat de las zonas de agregación estival de los machos, se analizan las diferencias ambientales entre los lugares de reproducción y los estivales; y se buscan las posibles causas de selección de las áreas de agregación estival. El capítulo cuarto trata el comportamiento migratorio de hembras radio-marcadas en el centro de la Península y la existencia de una posible conducta migratoria femenina extendida a otras poblaciones ibéricas. En el capítulo quinto se describen las características de hábitat de las áreas de agregación invernal de las hembras migradoras, se analizan las diferencias ambientales y de hábitat entre los lugares de reproducción y de invernada y se identifican las variables ambientales que pueden determinar la selección de las mismas. El capítulo sexto está dedicado a los movimientos estacionales realizados por jóvenes e inmaduros y se analiza la posible interacción entre dispersión y migración. Para finalizar, en el séptimo y último capítulo se recogen las conclusiones derivadas de los capítulos anteriores.

## Tamaño Poblacional y Distribución de la Avutarda Común en España y en el Resto del Mundo. Dinámica de la Población Española

### INTRODUCCIÓN

La Avutarda Común es una especie *globalmente amenazada* y ha sido catalogada como *vulnerable* según la lista roja de la Unión Mundial para la Naturaleza (IUCN 2004). Esta catalogación se debe, conforme a los criterios de BirdLife, a que la privatización de la tierra y los subsiguientes cambios del uso del suelo en el este de Europa, Rusia y Asia pueden tener un impacto negativo sobre su hábitat, de forma que su población podría sufrir una rápida reducción, equivalente o superior al 30%, en los próximos 10 años. Globalmente, se considera que la tendencia poblacional es decreciente (BirdLife International 2004a) debido, principalmente, a los diversos procesos de reducción poblacional y extinción acontecidos a lo largo del siglo XX, los cuales son descritos, sucintamente, a continuación:

(a) La población de *Otis tarda dybowskii*, residente en Asia Oriental, empezó a decrecer al final del siglo XIX y principios del XX. En la región de Chita (unión de las fronteras rusa, mongola y china), la población habría sufrido una notable reducción desde la primera mitad del siglo XX (Goroshko & Kiriliuk 2000). Esa tendencia podría haberse mantenido hasta la década de los noventa, época en que parece estabilizarse. Desde 2000 parece existir un periodo de sequía, muy desfavorable para las avutardas, que las ha obligado a desplazarse hacia el norte, desde las estepas mongolas hacia las estepas rusas arboladas, donde su caza es muy frecuente. Estas circunstancias podrían estar motivando una nueva reducción poblacional en los últimos años (Goroshko 2004).

(b) En el occidente de la antigua Unión Soviética, donde reside la subespecie *Otis tarda tarda*, son conocidos varios casos de extinción de la especie: (1) Ucrania: en la región de

Podolie era una reproductora común a principios del siglo XX. Los cambios en los usos de la tierra y el desarrollo agrícola a lo largo de ese siglo parece que provocaron su extinción (Matveyev & Tabachishin 2003). En la región de los Cárpatos existían centenares de individuos antes de 1940, pero actualmente han desaparecido debido a la caza y a los cambios en los usos del suelo (Skilsky 2000); (2) Azerbaijan: se reprodujo hasta la década de los cuarenta y actualmente sólo existe una población invernante de pocas decenas o centenas de individuos (Del Hoyo *et al.* 1996); (3) Kazajistán: parece haber desaparecido del área histórica de distribución en el este del país: en el siglo XIX y en la primera mitad del XX era una de las aves más típicas y comunes de esa región. En los ochenta solamente existen observaciones en pequeñas áreas al suroeste de las montañas Altai, en el valle de Chiliktinskaya y en el norte de Prizaysanye y Tarbagatay (Berezovikov 1992); (4) Turkmenistán: era un ave común en la primera mitad del siglo XX, posteriormente debió sufrir un importante declive poblacional (Saparmuradov 2003); y (5) Región de Altaisky: la población estaba en declive en los 80-90, y actualmente sólo se constata la presencia de ejemplares aislados (Irisova 2000).

(c) En Europa, donde también reside la subespecie *Otis tarda tarda*, está bien documentado el proceso de extinción de algunas poblaciones (Cramp & Simmons 1980): en el siglo XIX desapareció de Suecia, Dinamarca, Francia e Inglaterra (para el último país ver detalles en Waters & Waters, 2005); y en la primera mitad del XX de Alemania occidental y Holanda. Al final del siglo XX prosiguió el proceso de extinción de pequeños núcleos en Europa Central: (1) Bulgaria: parece extinguida como reproductora desde 1997 (Deleriev *et al.* 2004); (2) Rumania: se habría extinguido en 1994 (BirdLife International 2004c); (3) Polonia: existieron dos individuos hasta 1991 y desde 1993 se la considera extinguida (Bereszynski 1992); y (4) República Checa: se observaban de 2 a 5 individuos hasta 1994, siendo posible que desde 2000 esté extinguida (Kren 2000). En Europa recibe la misma calificación de *vulnerable* debido a que varias de sus poblaciones han disminuido y a que en conjunto ha sufrido un declive poblacional, superior al 30%, durante las últimas tres generaciones (en los últimos 42 años) (BirdLife International, 2004c).

En España también es una especie amenazada y recibe la categoría de *vulnerable*, ya que sufrió una notable disminución poblacional (muy probablemente superior al 30%) entre 1960 y 1980 (Palacín *et al.* 2004b). La población española está considerada desde la década de los ochenta como la más numerosa en el contexto mundial (Purroy 1982; Collar 1985; Hidalgo 1990; BirdLife International 2000; Alonso 2004; Palacín *et al.* 2004b). La

última revisión de BirdLife International consideraba que la población mundial de Avutarda estaba constituida por 31.000-37.000 efectivos, de los que el 55% pertenecerían a la población española (BirdLife International 2000). Más recientemente se han efectuado nuevas estimaciones de la población mundial, las cuales oscilan entre los 40.000-45.000 individuos, de los que aproximadamente el 50% corresponderían a España (Alonso 2004; Palacín *et al.* 2004b). Consecuentemente, la dinámica poblacional de la población española posee una gran relevancia de cara a establecer la tendencia mundial de la especie.

Una de las claves para realizar una gestión adecuada de las especies amenazadas es contar con información fidedigna sobre la evolución numérica de sus poblaciones. Los censos realizados en escalas temporales amplias permiten detectar cambios en el tamaño de la población y ayudan a diferenciar las tendencias reales de la población de las fluctuaciones a corto plazo (Cody & Smallwood 1996; Primack 1998). Únicamente es posible obtener esta información mediante el seguimiento o control periódico poblacional, el cual ha de contemplar tanto su variación en el tiempo como su distribución en el espacio (Tellería 2002). En algunos casos, como el de las especies con un marcado comportamiento gregario, es posible censar de forma completa sus poblaciones, siempre que se apliquen las técnicas de censo adecuadas (Tellería 2002). En la Avutarda Común se dan ambas circunstancias: por una parte, es factible la elaboración de censos completos debido a la detectabilidad de la especie (por tamaño, comportamiento y características visuales del hábitat); y por otra, existen censos realizados a lo largo de las dos últimas décadas, con una metodología adecuada y homogénea, que permiten definir la tendencia reciente de la población española; así como establecer su distribución (Alonso & Alonso 1996; Alonso *et al.* 2003). Además, a principios del siglo XXI se han realizado nuevos censos en la mayor parte de las zonas de distribución de la especie en el mundo, de forma que ha mejorado sustancialmente el conocimiento actual sobre su distribución y demografía.

Los propósitos del presente capítulo son los siguientes: en primer lugar se hace una revisión y actualización de la situación de la Avutarda Común en España y en el resto del mundo. En segundo lugar se establece la tendencia reciente de la población española y se determinan algunos aspectos demográficos del conjunto de la población, como la tasa de crecimiento, evaluada por primera vez en este trabajo, y la productividad; así como la relación de ambas con la dinámica poblacional. Otro propósito del capítulo ha sido registrar los procesos de extinción local, identificar sus causas y analizar la variación temporal de las mismas. Por último, se espera que los resultados obtenidos puedan ser de

interés para valorar adecuadamente el estado de conservación y la categoría de amenaza, tanto a nivel nacional como internacional, así como para establecer las estrategias y las preferencias de conservación de la especie en el futuro.

## **MÉTODOS**

### **Distribución y tamaño poblacional**

La distribución y la estimación del tamaño de la población mundial han sido determinadas mediante la recopilación de la información original más reciente de los censos y estimaciones poblacionales de cada uno de los países con presencia natural de la especie. En el caso de España fueron seleccionados los censos regionales más actuales, siempre y cuando cumplieran las siguientes condiciones: (a) que el método de censo empleado fuese el descrito por Alonso *et al.* (1990a, 2005d), el cual consiste, básicamente, en recorridos en coche a baja velocidad por las zonas con hábitat adecuado, realizados durante las primeras horas de la mañana o últimas de la tarde, coincidiendo con los periodos de máxima actividad de la especie (Martínez 2000), parando en tantos puntos como sea necesario para visualizar de forma completa el área prospectada y contando con la participación de observadores familiarizados con la especie; y (b) que la época de censo fuese la prenupcial, generalmente en marzo o al comienzo de abril, cuando las avutardas permanecen agrupadas en las áreas de reproducción (Alonso *et al.* 2001; Alonso *et al.* 2000; Morales *et al.* 2000) y se divisan con mayor facilidad debido al comportamiento manifestado en esa época y a las características visuales del hábitat de exhibición. Para realizar la estimación del número de aves en España se revisó la información anterior, comprobando la cobertura y las áreas prospectadas en cada censo; y se verificó la posible existencia de otras zonas con presencia de avutardas durante la época prenupcial que no hubiesen sido censadas. En este último caso, se incorporaron los datos más recientes de esas zonas, de forma que la información regional fuese lo más completa posible.

La cartografía digital y los sistemas de información geográfica permiten abordar la realización de un mapa detallado de la distribución contemporánea de la especie en España. La elaboración del mapa se ha basado en la cartografía de los censos regionales, en los que se delimitan tanto las áreas prospectadas como la localización de los bandos observados. Dicha información se incorporó a un sistema cartográfico digital (Centro Geográfico del

Ejército 1999), de forma que han podido ser representadas las áreas de distribución durante la época prenupcial (Figura 1.4).

### Parámetros demográficos de la población española

El parámetro demográfico seleccionado para describir la dinámica poblacional ha sido la *tasa de crecimiento anual acumulada* ( $r$ ), la cual describe los ritmos de crecimiento poblacional en intervalos anuales, teniendo en cuenta que el crecimiento siempre será relativo al tamaño de la población al empezar cada nuevo año (Vinuesa 1994; Preston *et al.* 2001). Se obtiene aplicando la siguiente función

$$r = (P_{t+n}/P_t)^{1/n} - 1$$

donde  $P_t$  es la población inicial y  $n$  el número de años transcurridos entre censos (amplitud del periodo contemplado).

La tasa de crecimiento anual acumulada ha sido calculada de dos maneras: (a) para establecer la tasa del conjunto de la población española se han utilizado las revisiones de la población nacional efectuadas a partir de 1996, ya que los censos anteriores a esa fecha podrían carecer de la suficiente fiabilidad por los argumentos expresados por Alonso & Alonso (1990; 1996); y (b) seleccionando censos prenupciales de áreas específicas, realizados a lo largo de las dos últimas décadas.

Para calcular la productividad y la proporción de individuos jóvenes en la población han sido utilizados los censos realizados en época posreproductiva (septiembre o primeros de octubre), cuando es posible determinar la cantidad mínima de pollos incorporados a la población. Los parámetros poblacionales mencionados han sido obtenidos aplicando las siguientes funciones:

Productividad =  $(n^\circ \text{ de pollos en septiembre} \times 100) / n^\circ \text{ de hembras en septiembre}$

Proporción de jóvenes en la población =  $(n^\circ \text{ de pollos en septiembre} \times 100) / n^\circ \text{ total de individuos en marzo}$

### Extinciones locales

Para complementar la información relativa a la tendencia de la población en España en las cuatro últimas décadas, se han recopilado los datos alusivos a los sucesos de extinción local de la especie, entendida ésta como la desaparición de una población en una localidad hasta entonces ocupada (Harrison 1991). Siempre que ha sido posible, se ha especificado la zona geográfica, el año, el número de individuos afectados y la causa más probable de extinción.

## RESULTADOS

### Distribución mundial

La distribución mundial de la Avutarda Común se encuentra fragmentada a lo largo del Paleártico en diversas áreas situadas entre los paralelos 34° y 54° de latitud norte. Las observaciones más meridionales de la especie durante la época de reproducción corresponden a Marruecos 34°31' N (observación personal) e Irán 34°47' N (Tareh 2000). En Asia existen observaciones al sur del paralelo 34°, pero se trata de individuos exclusivamente invernantes (BirdLife International 2001). Por el norte, el límite de distribución de la especie se encuentra en Rusia, al norte de Saratov, en el bajo Volga, a 53°30' N (Khrustov *et al.* 2003) y en Alemania, al noreste de Berlín a 53°10' N (Litzbarski & Litzbarski 1996). En Asia, las citas más septentrionales están registradas en la región de Chita 52°20' N (Gorosko & Kiriliuk 2000). De este a oeste, la especie se distribuye del siguiente modo:

(a) La ssp. *O. t. dybowskii* habita al este de Asia, en la zona fronteriza entre el norte de Mongolia, sur de Rusia Oriental y noreste de China (Figura 1.1). Se distinguen varias zonas principales: Chita (junto a la frontera entre Rusia-Mongolia-China) y la Cuenca del río Basín (frontera entre Mongolia y Rusia). Estas poblaciones realizan una migración invernal hacia el centro-oeste de China. Algunos individuos alcanzan Corea, donde era un invernante común hasta la primera mitad del siglo XX y Japón, donde es una especie accidental (BirdLife 2001).

(b) En el este de Kazajistán y en el noroeste de China, en la región de Xinjiang (Figura 1.1), existen poblaciones de *O. t. korejewi*, para algunos autores inseparable de la subespecie nominal *O. t. tarda* (Cramp & Simmons 1980). Se trata de una de las poblaciones de

avutardas más desconocidas del mundo debido a que se ignora cual es el tamaño poblacional y su distribución actual, las rutas migratorias o los lugares de invernada (Chan & Goroshko 1998). En 1992 se la consideraba en peligro de extinción en el este de Kazajistán y algunos grupos habitaban al sur del Altai (Berezovikov 1992). En la misma década se citan disminuciones rápidas de la especie (BirdLife International 2000). Desde entonces la especie no debe ser muy abundante y se encuentra catalogada en este país con la máxima categoría de amenaza (The Red Data Book of Kazakhstan. V1. Animals. Part 1 Vertebrates. 1996. Almaty). Probablemente las avutardas kazajas realizan una migración invernal hacia el sur, quizás hacia Uzbekistán, Turkmenistán y noreste de Irán (más detalles en el capítulo segundo). En Pakistán está considerada como una especie accidental, apareciendo esporádicamente en algunos lugares próximos a la frontera con Afganistán. En la primera mitad del Siglo XX existen varias citas de individuos cazados, todos entre los meses de diciembre a abril (Roberts 1991). A comienzos del Siglo XX invernaba regularmente en la llanura de Danaghorí, al norte de Afganistán (Meinertzhagen 1938).



**Figura 1.1.** Mapa de Asia en el que se muestra la distribución de la Avutarda Común. Las superficies verdes indican las áreas de reproducción y las azules las de invernada. Los símbolos de interrogación indican áreas con información deficiente (basado en BirdLife International 2001; Goroshko & Kiriliuk, 2000; Tsevenmyadag 2002; Khrustov *et al.* 2003).

(c) En Rusia occidental, al oeste de los Urales, (Figura 1.1) se encuentra una de las poblaciones más abundantes del mundo: el área principal se encuentra en el bajo Volga, en las regiones de Saratov y Volgogrado (Shlyakhtin *et al.* 2004). La población rusa se extiende por el suroeste hasta el sur de Ucrania. En este país, la zona principal para la especie está en Crimea, particularmente en la Península de Kerch, principal lugar de invernada de las avutardas rusas (Domashlinets & Andriushchenko 2004). El límite sur de esta población se encuentra en Azerbaijan, donde es un visitante invernal muy raro (Del Hoyo *et al.* 1996), y en Georgia, donde únicamente se la encuentra en paso o invernando (Abuladze 1992). La distribución en Rusia occidental se extiende por el este de Bashkortostan (al norte de Kazajistán), donde debe ser muy escasa, con estimaciones de 0 a 10 individuos (Karyakin 2000).

(d) Turquía, noreste de Irán y noroeste de Irak (Figura 1.2). La población turca de avutardas ocupa dos áreas preferentes: la primera, situada en Turquía central, en la cuenca de Konya (Heunks *et al.* 2001); y la segunda en el suroeste, en el entorno del lago Van y en el valle del alto Tigris (Kasperek 1989). Durante el invierno ocupan zonas fronterizas de Turquía con el noreste de Siria y noreste de Irak. En Irán se distribuye por el noreste, en las provincias de Azerbaijani, Kordestan y Kermanshah, junto a la frontera con Iraq, al este y sur del lago Urnia (Razdan & Mansoori 1989; Tareh, 2000).



**Figura 1.2.** Mapa de Oriente Próximo y Medio en el que se muestra la distribución de la Avutarda Común. Las superficies verdes indican las áreas de reproducción y las azules las de invernada (basado en Kasperek 1989; Tareh 2000; Heunks *et al.* 2001)

(e) Hungría, Austria, Eslovaquia (Figura 1.3). En Hungría existen tres zonas: la principal se encuentra al este del país, en el valle del río Tisza; la secundaria en el centro, en el valle del Danubio; y la tercera, en el extremo noroeste, en contacto con la población austriaca y eslovaca.

(f) Alemania (Figura 1.3). La exigua población alemana se encuentra en el entorno de Berlín: existe un área principal al oeste de la ciudad, en el valle del Elba, y una secundaria al oeste y norte de la misma, junto a la frontera con Polonia, en la orilla oeste del río Oder.

(g) Península Ibérica (Figura 1.4): En Portugal se distribuye por el centro del tercio sur del país y junto a la frontera con Extremadura (Pinto *et al.* 2005). En España reside en la Meseta (Castilla-León, Castilla-La Mancha y Madrid), Extremadura, Depresión del Ebro (Aragón y Navarra) y Depresión del Guadalquivir (Andalucía) (Palacín *et al.* 2003).

(h) Marruecos (Figura 1.4). Se distribuye en el extremo noroeste, sobre la franja Atlántica situada entre Tánger (por el norte) y el río Sebou (por el sur) (Alonso *et al.* 2005e).



**Figura 1.3.** Mapa de Europa y norte de África en el que se muestra la distribución de la Avutarda Común. Las superficies verdes indican la distribución de la especie durante la época prenupcial (basado en Chavko & Vongrej 1996; Faragó 1996; Georgiev 1996; Litzbarski & Litzbarski 1996; Palacín *et al.* 1996; ETI 1998; Onrubia *et al.* 2000; Gosálvez *et al.* 2002; Palacín *et al.* 2003, Palacín *et al.* 2004a; Campos *et al.* 2004; Alonso *et al.* 2005a; Alonso *et al.* 2005c; Alonso *et al.* 2005d, Corbacho *et al.* 2005; Pinto *et al.* 2005; y datos propios).

### Tamaño de la población mundial

En el presente trabajo, la población mundial de avutardas se estima en 39300-46300 individuos (Tabla 1.1). España es el país con la población más numerosa del mundo, y alberga entre el 56% y el 63% de la población total (Tabla 1.1). Le siguen, en cuanto a abundancia de individuos, Rusia Occidental, con el 20-22%; Mongolia, Rusia Oriental y noreste de China (que comparten la población de *O. t. dybowskii*), con el 3-4%; Hungría y Portugal, ambas con el 3%, Turquía, con el 2% y Ucrania, con el 1%. El resto de países mantienen poblaciones inferiores al 1%. En cuanto a las áreas con una información más imprecisa sobre el número de individuos, destaca el noreste de China y Kazajistán, que podrían albergar entre el 1 y el 6% de la población mundial de avutardas.

**Tabla 1.1.** Estimación de tamaño poblacional de la Avutarda Común por países (por orden de abundancia).

<b>País</b>	<b>Nº individuos</b>	<b>Año</b>	<b>Referencia</b>
España	25.200 - 26.200	2006	Presente estudio
Rusia occidental	8.000 - 10.000	2000,2003	Khrustov <i>et al.</i> 2003
Mongolia + SE Rusia +N China	1.500 - 1.700	2004	Goroshko <i>et al.</i> 2004
Kazajistán + NO China	250 - 3.000	2001	BirdLife International 2001; Kong & Li 2005
Hungría	1.353	2006	Túzokvédelmi Program 2006
Portugal	1.150 - 1.435	2002	Alonso <i>et al.</i> 2003b; Pinto <i>et al.</i> 2005
Turquía	764 - 1.250	2004	Kiliç & Eken, 2004
Ucrania	640 - 850	2004	Domashlinets 2004
Alemania	84	2004	Einsenberg 2004
Austria	107 - 140	2004	Rainer 2004
Marruecos	91 - 108	2005	Alonso <i>et al.</i> 2005e
Irán	60 - 89	2000	Tareh 2000
Serbia y Montenegro	35 - 40	2004	Garovnikov 2004
Eslovaquia	8 - 16	2000, 2003	BirdLife International 2004c
Grecia	3	2005	Moschovis 2005
República Checa	0	2000	Kren 2000
Moldavia	0	2000	BirdLife International 2004c
Bulgaria	0	2004	Deleriev <i>et al.</i> 2004
Rumanía	0	2004	BirdLife International 2004c
<b>Total</b>	<b>39.245 - 46.268</b>		

**Distribución en España**

En la Figura 1.4 se representan las áreas de distribución de la especie en el periodo prenupcial en España, Portugal y Marruecos. Los límites de distribución en la Península Ibérica durante esa época son los siguientes: el área de reproducción más septentrional corresponde a Hontomín, Burgos (42°34' N, 3°40' O; observación personal); por el noreste a Bujaraloz, Zaragoza (41°29' N, 0°06' O; observación personal); y por el noroeste a Santas Martas, León (42°25' N, 5°25' O; ETI 1998). Por el sur, hasta abril de 2006 (mes en el que murió el último macho que sobrevivía en esta zona), tenía el límite de distribución en Tahivilla, Cádiz (36°10' N, 5°45' O; observación personal). Actualmente, el área más meridional en la que la especie se reproduce en la Península corresponde a Osuna, Sevilla (37°16' N, 5°10' O; Alonso *et al.* 2005b); por el sureste en Ayora, Valencia (38°59' N, 1°10' O; Campos 2004) y por el suroeste en Castro Verde, Portugal (37°43' N, 7°57' O; Pinto *et al.* 2005).



**Figura 1.4.** Distribución de la Avutarda Común en la Península Ibérica y en África durante la época prenupcial (basado en Palacín *et al.* 1996; ETI 1998; Onrubia *et al.* 2000; Gosálvez *et al.* 2002; Palacín *et al.* 2003, Palacín *et al.* 2004a; Campos *et al.* 2004; Alonso *et al.* 2005a; Alonso *et al.* 2005c; Alonso *et al.* 2005e, Corbacho *et al.* 2005; Pinto *et al.* 2005; y datos propios).

Existen observaciones en lugares situados fuera de los límites detallados anteriormente (p. ej. en Galicia, Asturias, Cantabria, Murcia, Granada y Málaga), generalmente fuera de la época reproductiva. Estas observaciones podrían estar asociadas a la existencia de individuos migradores o dispersantes en la Península, comportamiento que será descrito y analizado en el capítulo siguiente.

Por Comunidades Autónomas presenta la siguiente distribución (por orden de abundancia):

(1) *Castilla y León*: es la comunidad con una distribución más continua, principalmente en el centro de la comunidad: norte de Valladolid, noreste de Zamora, sureste de León y suroeste de Palencia (Tierra de Campos); sur de Valladolid (Tierra de Medina), sureste de Zamora, noreste de Salamanca y norte de Ávila (La Moraña), centro de Palencia y oeste de Burgos. Además, en el sur de Burgos, Segovia, centro-oeste de Salamanca y Soria existen áreas fragmentadas de distribución temporal.

(2) *Extremadura*: se distribuye de forma discontinua por Badajoz y por la mitad meridional de Cáceres.

(3) *Castilla-La Mancha*: la zona principal se encuentra en la mitad oriental de Toledo y en el oeste y sur de Cuenca. En la mitad septentrional de Albacete, mitad oriental de Ciudad Real y sur y oeste de Guadalajara existen áreas fragmentadas.

(4) *Madrid*: al este de la Comunidad, en el límite de Guadalajara, se encuentra la zona más importante. En el sur existen diversos grupos, algunos de ellos junto al límite con la provincia de Toledo.

(5) *Andalucía*: distribución muy fragmentada en pequeñas áreas del oeste de Jaén y este de Córdoba (Campiña) y en noroeste de Córdoba (Alto Guadiato), centro de Sevilla (Campiñas de Osuna y Écija), oeste de Huelva (Andévalo occidental). En Cádiz, tras la muerte del macho de Tahivilla, las observaciones más recientes corresponden a la época invernal en el entorno de Jerez de la Frontera.

(6) *Aragón*: distribución fragmentada en dos grupos principales en el este de Zaragoza y sur de Huesca (Monegros) y en el noroeste de Teruel y suroeste de Zaragoza (Cuenca de Gallocanta).

(7) *Navarra*: se distribuye en el suroeste de la Comunidad (Ribera), en zonas próximas al límite con La Rioja. En Bárdenas existen observaciones estacionales. Las poblaciones más próximas se encuentran en Burgos y Zaragoza, a más de 100 km.

(8) *Murcia*: cría esporádicamente en el extremo N de la Comunidad y es habitual en invierno.

(9) *Valencia*: existe como reproductora en una sola zona del centro-oeste de la provincia, junto al límite con la provincia de Albacete.

### **Tamaño de la población en España**

La población actual española ha sido estimada en 25.200-26.200 individuos (Tabla 1.2) y representa, aproximadamente, entre el 56% y el 63% del total mundial. Castilla y León alberga la mayor cantidad de individuos (45% del total estimado), seguida de Extremadura (25%), Castilla-La Mancha (22%) y Madrid (6%). El resto de Comunidades contienen poblaciones mucho menores, fragmentadas y, en general, muy amenazadas: Andalucía (1,3%), Aragón (0,4%) y Navarra (0,1%). Las provincias donde la especie es más abundante son: Zamora (17%), Badajoz (16%), Valladolid (13%), Toledo (12%), Cáceres (10%), Madrid (6%), Palencia (5%) y León (5%).

Tabla 1.2. Censo y estimación de la población de Avutarda Común en España.

Comunidad	Provincia	Censo <sup>1</sup>	Año	Referencias	Estimación
<b>Andalucía</b>		<b>335</b>	<b>2005-2006</b>		<b>363</b>
	Cádiz	0	2006	COCN 2006	0
	Córdoba	155	2005	Alonso <i>et al.</i> 2005c	166
	Huelva	9	2005	Alonso <i>et al.</i> 2005c	21
	Jaén	38	2005	Alonso <i>et al.</i> 2005c	38
	Sevilla	133	2005	Alonso <i>et al.</i> 2005c	138
<b>Aragón</b>		<b>107</b>	<b>2004</b>		<b>115</b>
	Teruel y Zaragoza	107	2004	Palacín <i>et al.</i> 2004a	115
<b>Castilla-La Mancha</b>		<b>5.647</b>	<b>1996-2003</b>		<b>5.825</b>
	Albacete	1.375	2003	Campos <i>et al.</i> 2004	1375
	Ciudad Real	349	2000, 2001	Suárez <i>et al.</i> 2000; Gosálvez <i>et al.</i> 2002	350
	Cuenca	225	1996	Palacín <i>et al.</i> 1996	400
	Guadalajara	448	2001	Datos propios	450
	Toledo	3.250	2003	Cons. Medio Amb. Deleg. Toledo	3250
<b>Castilla y León</b>		<b>11.443</b>	<b>1998-2005</b>		<b>11.780</b>
	Ávila	586	1998	ETI 1998	590
	Burgos	148	1998	Román <i>et al.</i> 1996; ETI 1998	207
	León	994	1998	ETI 1998	1.000
	Palencia	1237	1998	ETI 1998	1.390
	Salamanca	817	1998	Aguilera 1992; ETI 1998	930
	Segovia	59	2006	Datos propios	60
	Soria	3	2004	Datos propios	3
	Valladolid	3.302	2003-2005	Pérez & Pérez 2005	3.300
	Zamora	4.297	1998-2001	ETI 1998; Junta de Castilla y León	4.300
<b>Extremadura</b>		<b>5.176<sup>2</sup></b>	<b>2002-2003</b>		<b>5.500-6.500</b>
	Badajoz	3.467 <sup>2</sup>	2002-2003	Corbacho <i>et al.</i> 2005	3.500-4.000
	Cáceres	1.709 <sup>2</sup>	2002-2003	Corbacho <i>et al.</i> 2005	2.000-2.500
<b>Madrid</b>		<b>1.453</b>	<b>2006</b>	Alonso 2006	<b>1.537</b>
<b>Murcia</b>		<b>6</b>	<b>2004</b>	B. Campos (com. pers.); Ortuño 2006	<b>5-10</b>
<b>Navarra</b>		<b>43</b>	<b>2006</b>	A. Onrubia (com. pers.)	<b>47</b>
<b>Valencia</b>		<b>4</b>	<b>2004</b>	Campos 2004	<b>4</b>
<b>TOTAL ESPAÑA</b>		<b>24.214</b>			<b>25.176-26.187</b>

<sup>1</sup> Se indica el censo máximo obtenido en el periodo indicado en 'año de censo'.

<sup>2</sup> Censo invernal, de enero de 2003; el censo de primavera de 2002 arrojó un total de 2.852 individuos, que podría infravalorar el tamaño real de la población (Corbacho *et al.* 2005).

**Dinámica y parámetros demográficos de la población española**

En la Tabla 1.4 se presentan las estimaciones de la población de avutardas realizadas en España desde la década de los años sesenta hasta la actualidad. La primera estimación basada en la organización de un censo nacional se realizó en 1977 y arrojó una cantidad de 11.282 individuos (De la Peña 1980). Entre 1981 y 1982 se efectuaron nuevas estimaciones fundamentadas en censos y encuestas realizadas en gran parte de las zonas de distribución. El censo de 1981 fue organizado por la CODA, contó con la participación de voluntarios y tuvo una cobertura desigual (Garzón 1981). El de 1982 fue iniciativa del antiguo ICONA (Otero 1985). Entre ambos se consiguió una cobertura aceptable, pero las metodologías empleadas difirieron entre uno y otro. Las estimas basadas en esos censos oscilaron entre los 6.000-8.000 individuos (Garzón 1981); los 8.000-9.000 (Purroy 1982); o los 10.500 (Otero 1987). A finales de la década de los ochenta se realizan nuevas estimaciones: Hidalgo (1990) efectuó una revisión con datos obtenidos hasta 1987 y evaluó la población entre 10.200 y 11.450 avutardas. En 1990 Alonso & Alonso (1990) estimaron la población en 13.500 a 14.000 individuos. Los últimos autores realizan una nueva revisión en 1996 y obtienen una estimación de 17.000 a 19.000 individuos. Años después, Alonso *et al.* (2003b) obtienen una cantidad máxima de 23.000 ejemplares. Los últimos autores realizan en 2004 otra estima máxima de 24.500 avutardas (Alonso *et al.* 2005d). Finalmente, en la presente revisión se alcanza un valor máximo de 26.200 avutardas.

**Tabla 1.4.** Estimaciones del tamaño de la población española de Avutarda Común, por orden cronológico.

<b>Año de la estimación</b>	<b>Nº de individuos censados</b>	<b>Nº de individuos estimados</b>		<b>Referencia</b>
		<b>mínimo</b>	<b>máximo</b>	
1966		15.000	20.000	Bernis 1966 en Ena 1988
1970		16.000	17.000	Trigo 1971
1975		11.830		Palacios <i>et al.</i> 1975
1977	11.282			De la Peña 1980
1981		6.000	8.000	Garzón 1981
1982		8.000	9.000	Purroy 1982
1982	8.292		10.000	Ena & Martínez 1988
1982			10.500	Otero 1987
1987		10.200	11.450	Hidalgo 1990
1989		13.500	14.000	Alonso & Alonso 1990
1994	17.906	17.000	19.000	Alonso & Alonso 1996
2002	20.243	19.000	23.000	Alonso <i>et al.</i> 2003b
2004	21.279	22.700	24.500	Alonso <i>et al.</i> 2003d
2006	23.348	25.200	26.200	Presente estudio

*Tasa de crecimiento anual*

La tasa de crecimiento anual acumulada ( $r$ ) calculada con el número de aves estimadas correspondientes a las revisiones de 1994 y 2006 (17.000-19.000 frente a 25.200-26.200 respectivamente), es de 0,027-0,030; lo que significa que la población española de avutardas habría crecido cada año, a lo largo de ese periodo, aproximadamente un 2,8%. Al realizar el mismo cálculo con el número de individuos censados (17.906 en 1994 y 23.348 en 2006) la tasa de crecimiento anual se sitúa en el 2,6%.

También se ha calculado la tasa de crecimiento utilizando los datos demográficos de algunas poblaciones bien estudiadas, cuyo resultado se presenta en la Tabla 1.5. La tasa  $r$  va desde valores negativos extremos de -14%, en Bujalance (Córdoba), que expresa un grave peligro de extinción local si se mantiene esa tendencia decreciente, a situaciones como las de la Mesa de Ocaña (Toledo oriental) +12,8%, que indica un crecimiento no registrado en otras poblaciones.

**Tabla 1.5.** Tasa de crecimiento anual acumulativo en áreas bien estudiadas (por orden creciente de  $r$ ). Se indica el número de aves y el año de realización del censo.

Área	Población inicial (año de censo)	Población final (año de censo)	$r$ (%)	Referencias
Bujalance (Córdoba)	32 (2002)	15 (2005)	-14,0	Alonso <i>et al.</i> 2005b
Gerena (Sevilla)	16 (2001)	11 (2005)	-7,2	Alonso <i>et al.</i> 2005b
Fuentidueña (Madrid)	62 (1988)	33 (2006)	-3,4	Alonso <i>et al.</i> 1990b; Alonso 2006
Cobeña (Madrid)	47 (1988)	31 (2006)	-2,2	Alonso <i>et al.</i> 1990b; Alonso 2006
Pinto (Madrid)	84 (1988)	60 (2006)	-1,8	Alonso <i>et al.</i> 1990b; Alonso 2006
Monegros (Zaragoza)	76 (1995)	66 (2004)	-1,6	DGA 1997; Palacín <i>et al.</i> 2004a
Campillo (Guadalajara)	34 (2001)	41 (2004)	1,4	Datos propios; A. Torrijo com. pers.
Villafáfila (Zamora)	1.769 (1988)	2.103 (1999)	1,5	Alonso <i>et al.</i> 1990c; Morales 2000
León	413 (1984)	502 (1994)	1,9	Lucio & Purroy 1990; Purroy com. pers.
Navarra	26 (2000)	33 (2005)	2,5	Onrubia <i>et al.</i> 2000; Onrubia com. pers.
La Moraña (Ávila)	1.014 (1991)	1.267 (1998)	3,2	Martín & Martín 1997; ETI 1998
Jarama-Henares (Madrid)	739 (1998)	925 (2005)	3,2	Alonso <i>et al.</i> 1998; 2005a
Llanos de Cáceres	612 (1994)	889 (2002)	4,7	Hellmich 1994; Corbacho <i>et al.</i> 2005
Albacete	475 (1994)	1.073 (2004)	8,4	Palacín <i>et al.</i> 1996; Campos <i>et al.</i> 2004
Mesa de Ocaña (Toledo)	230 (1994)	980 (2006)	12,8	Palacín <i>et al.</i> 1996; Datos propios

**Tabla 1.6.** Resultados de los censos de marzo (prenupcial) y septiembre (posreproductivo) de diversas áreas españolas en el periodo 1987/2005 y Productividad y Proporción de jóvenes en la población en septiembre.

Zona	Año	Nº en marzo	Nº en sept. ♀♀	Pollos	Prod.	Prop. Jón.	Referencia
Villafáfila	1987	1.320	608	176	28,95	13,33	Alonso <i>et al.</i> 1990c
Villafáfila	1988	1.769	552	56	10,14	3,17	Alonso <i>et al.</i> 1990c
Villafáfila	1989	1.453	567	56	9,88	3,85	Alonso <i>et al.</i> 1990c
Villafáfila	1991	1.615	767	69	9,00	4,27	Morales <i>et al.</i> 2002a
Villafáfila	1992	1.797	675	27	4,00	1,50	Morales <i>et al.</i> 2002a
Villafáfila	1993	1.844	729	102	14,00	5,53	Morales <i>et al.</i> 2002a
Villafáfila	1994	1.713	774	209	27,00	12,20	Morales <i>et al.</i> 2002a
Villafáfila	1995	2.008	900	36	4,00	1,79	Morales <i>et al.</i> 2002a
León	1982	277	73	7	9,59	2,53	Lucio & Purroy 1990
León	1984	413	154	12	7,79	2,91	Lucio & Purroy 1990
León	1985	406	107	20	18,69	4,93	Lucio & Purroy 1990
León	1986	376	192	31	16,15	8,24	Lucio & Purroy 1990
León	1987	393	139	38	27,34	9,67	Lucio & Purroy 1990
León	1988	282	124	27	21,77	9,57	Lucio & Purroy 1990
León	1998	994	378	108	28,57	10,87	ETI 1998
Palencia	1998	1.237	398	57	14,32	4,61	ETI 1998
Burgos	1998	148	66	17	25,76	11,49	ETI 1998
Zamora	1998	3.776	1195	221	18,49	5,85	ETI 1998
Valladolid	1998	2.544	933	142	15,22	5,58	ETI 1998
Salamanca	1998	777	191	24	12,57	3,09	ETI 1998
Ávila	1998	586	215	31	14,42	5,29	ETI 1998
Sierra de	1988	487	226	96	42,48	19,71	Hellmich 1990
Torreillas de	1988	87	34	9	26,47	10,34	Hellmich 1990
Madrigal	1991	1.149	437	34	7,78	2,96	Martín & Martín 1997
Andalucía	2001	117	80	3	3,75	2,56	Alonso <i>et al.</i> 2005c
Andalucía	2002	252	95	8	8,42	3,17	Alonso <i>et al.</i> 2005c
Andalucía	2003	285	158	19	12,03	6,67	Alonso <i>et al.</i> 2005c
Andalucía	2004	309	165	12	7,27	3,88	Alonso <i>et al.</i> 2005c
Albacete	2003	1.375	703	293	41,68	21,31	Campos <i>et al.</i> 2005
Madrid	1988	642	237	46	19,41	7,17	Alonso <i>et al.</i> 1990b
Madrid	1989	582	271	30	11,07	5,15	Alonso <i>et al.</i> 1990b
Madrid <sup>1</sup>	1997	989	455	190	41,76	19,21	Martín 2001
Madrid	1998	1.156	509	72	14,25	6,22	Alonso <i>et al.</i> 1998
Madrid <sup>1</sup>	1999	1.359	762	84	11,02	6,18	Martín 2001
Madrid <sup>1</sup>	2000	1.457	607	32	5,27	2,20	Martín 2001
Madrid <sup>1</sup>	2001	1.324	612	56	9,15	4,23	Alonso <i>et al.</i>
Madrid <sup>1</sup>	2002	1.245	714	85	11,90	6,83	Alonso <i>et al.</i>
Madrid <sup>1</sup>	2003	1.512	700	72	10,29	4,76	Alonso <i>et al.</i>
Madrid <sup>1</sup>	2004	1.455	828	127	15,34	8,73	Alonso <i>et al.</i>
Madrid	2005	1.367	742	50	6,73	3,65	Alonso <i>et al.</i> 2005a
Madrid	2006	1.453	647	86	13,29	5,91	Alonso 2006
Navarra	1997	19	11	4	36,36	21,05	Onrubia <i>et al.</i> 2000
Navarra	1998	23	12	5	41,67	21,74	Onrubia <i>et al.</i> 2000
Navarra	1999	25	14	5	35,71	20,00	Onrubia <i>et al.</i> 2000
Navarra	2005	33	19	10	52,63	30,30	Onrubia com. Pers.
TOTAL		44.430	18.775	2.894	15,41	6,51	

<sup>1</sup> Incluye el censo de grupos reproductores de Guadaluja limítrofes con Madrid.

*Productividad y Proporción de jóvenes en la población*

En la Tabla 1.6 se exponen los resultados de los censos pre y posreproductivos de diversas áreas en el periodo 1987/2005; y los valores de la productividad en septiembre y de la proporción de jóvenes en la población. La productividad global obtenida es del 15,4%, lo que supone que la proporción de individuos jóvenes en la población en septiembre es del 6,5%. El rango de los valores anuales de productividad va desde mínimos como los de Andalucía (3,4%), Villafáfila (4%) ó Madrid (5,3%) a valores máximos como los de Navarra (52,6%), Sierra de Fuentes (42,5%), Madrid (41,8%), Albacete (41,7%) o Villafáfila (28,9%):

**Extinciones locales**

En la Tabla 1.3 se exponen los detalles de las zonas en las que han sido identificados procesos de extinción local desde los años sesenta. Por Comunidades Autónomas se han obtenido los siguientes resultados:

*Andalucía*

(a) Bajo Guadalquivir: hasta 1960 era nidificante común en las llanuras de Jerez de la Frontera y Trebujena (Cádiz), e Isla Mayor, Isla Menor y Las Cabezas (Sevilla), contabilizándose hasta 200 individuos durante la época posreproductiva (Valverde 1960). García *et al.* (1987) estiman, en el Delta del Guadalquivir, una población de 500 individuos a mediados del siglo XX, reducida a 15-20 en la década de los ochenta, observándose algún ejemplar aislado. Ceballos y Guimerá (1992) indican la presencia de algún individuo divagante en otoño e invierno en las marismas de Trebujena.

(b) Sevilla: Palacios *et al.* (1975) señalan la práctica extinción de “abundantes bandadas” en los alrededores de Morón de la Frontera. Próxima a esta zona, en El Coronil, existen referencias sobre la caza de avutardas (Inés *et al.* 1995). La distribución de la avutarda en Sevilla debió extenderse a lo largo de toda la Campiña, quedando reducida en la actualidad a tres áreas de reproducción. Además existen datos sobre la nidificación, al menos hasta 1994, en otra zona al oeste de la provincia, que se extendería por Huelva, posiblemente extinguida en la actualidad (Alonso *et al.* 2005b).

(c) Cádiz: la especie se distribuía por la Campiña de Jerez, Arcos de la Frontera, Villamartín, Espera y Bornos (Ceballos & Guimerá 1992). En 1981-82 fueron censados 10 individuos

en Tahivilla y Vejer de la Frontera (Ena & Martínez 1988); Ceballos & Guimerá (1992) estimaron para esta zona 12-14 individuos, existiendo citas de cría hasta 1987. Los últimos autores indican la presencia de individuos divagantes en otoño-invierno en Conil de la Frontera y Vejer de la Frontera en la década de los noventa. En la primavera de 2006 muere por colisión contra tendido eléctrico el último macho adulto conocido de la provincia (COCN 2006).

(d) Córdoba: hasta principios de los ochenta se encontraba un bando de nueve individuos en una zona próxima a la capital (Carpintero *et al.* 1991). Otro núcleo con presencia de unas 20 avutardas a principios de la década de los ochenta, el de La Carlota-Santaella, también parece haber desaparecido (datos propios).

(e) Almería: entre 1969 y 1970 se cazaron cinco individuos en Almería y 11 en Granada (Trigo 1971). Actualmente está extinguida (Alonso *et al.* 2005b).

(f) Granada: según la recopilación de Pleguezuelos (1991) se reprodujo en El Temple (López Seoane 1861) y en las Depresiones de Guadix y Baza (Sánchez & García 1885), probablemente hasta mediados del siglo XX (Pleguezuelos & Manrique 1987). En la depresión del Guadix se mantuvo en los Llanos del Marquesado del Zenete hasta 1972, aunque en esa época probablemente ya no nidificara (Zúñiga *et al.* 1982). En 1969 y 1970 se cazaron 11 ejemplares en Granada (Trigo 1971) y actualmente se la considera extinguida (Alonso *et al.* 2005b).

(g) Málaga: criaba en el valle del Guadalhorce (Arévalo 1887), pero desde finales del siglo XIX se la considera extinguida como reproductora en la provincia. El diez de febrero de 1987 se produjo una observación de tres ejemplares en las inmediaciones de la laguna de Fuente de Piedra (Garrido & Alba 1997).

#### *Cataluña*

Lérida: existen citas de cría en Fraga y Alfarrás correspondiente a la década de los sesenta, antes de las grandes transformaciones de cultivos de secano en regadío (Muntaner *et al.* 1983). En las temporadas de caza 1969 y 1970 se cazaron ocho ejemplares (Trigo 1971). Actualmente extinguida como reproductora en Cataluña, aunque presente accidentalmente (Estrada *et al.* 1996). Existe una cita de seis ejemplares en Fraga el 25 de febrero de 1986, probablemente procedentes de la población aragonesa (Canut *et al.* 1987).

### *Aragón*

(a) Teruel: según un estudio realizado a finales de los ochenta, se pasó de tener abundantes referencias de cría ha considerarla desaparecida como tal (Lagares 1988). En la cuenca del Jiloca se reprodujo hasta 1987, desapareciendo como reproductora en la década de los noventa. En Campo de Visiedo y Campo Romanos no se reproduce desde la década de los ochenta (J.L. Lagares, com. pers.). Tampoco existen observaciones de la especie en Alcañiz desde 1989-90 (Lagares 1998). Las avutardas turolenses fueron sometidas a una enorme presión cinegética, en 1969 y 1970 se cazaron 35 individuos (Trigo 1971).

(b) Zaragoza: existen referencias de la desaparición de los siguientes grupos reproductores: en Mediana y en Cinco Villas, ambas con poblaciones de 10 individuos, a principios de los ochenta; el segundo rarificado desde la segunda mitad de los ochenta (Sampietro 1998) y desaparecido en la presente década (Onrubia *et al.* 1998). En la década de los sesenta desaparece como reproductora en el Bajo Cinca (Sampietro 1998). En esta provincia la caza debió ser una de las principales causas de desaparición de la especie ya que en 1969 y 1970 fueron abatidos 42 individuos (Trigo 1971).

### *La Rioja*

En la década de los setenta se consideraba que no se reproducía en La Rioja (De Juana, 1980). Sin embargo, hasta el final de esa década parece que existió un grupo de unos 12 individuos en la Rioja Alta, pudiéndose observar algún ejemplar en dispersión procedente de la subpoblación Navarra (González 1996). En 1969 se cazaron dos individuos (Trigo 1971). Existen observaciones recientes de avutardas cruzando el Ebro desde Navarra hacia Alfaro y Calahorra (J.M. García en Gámez *et al.* 1997; A. Onrubia en Lopo *et al.* 2000).

### *Madrid*

Las poblaciones madrileñas de avutardas debieron sufrir un enorme impacto negativo debido a la caza en las décadas de los sesenta y setenta: en las temporadas de 1969 y 1970 fueron cazadas en esta provincia 205 avutardas. Es muy probable que la caza de la especie provocase la extinción local en algunas zonas:

(a) Parla: hasta mediados de los años setenta era una especie frecuente. Al final de la década parece extinguirse debido a la caza practicada desde avionetas desde la cercana base aérea de Getafe y a la creciente urbanización (Gómez 1998).

(b) Navacarnero: en el periodo febrero-mayo de 1980 se realizó un censo de avutardas en Madrid en el que fue detectado en esa localidad un grupo de unos 40 individuos (Domínguez & Vigal 1982). En 1998 se realizó, durante la época prenupcial, una prospección de esta zona, en la cual no se detectó la presencia de avutardas, constatándose la desaparición en tiempos recientes de este núcleo (Alonso *et al.* 1998).

(c) Paracuellos de Jarama: en 2003 se urbaniza una zona utilizada por un grupo de invernada y reproducción de 17 aves provocando la destrucción total del hábitat y, consecuentemente, la desaparición de la especie de ese lugar.

#### *Castilla y León*

(a) León: Lucio & Purroy (1985) destacaron la desaparición de las poblaciones occidentales (comarca de El Payuelo) y la continuada tendencia a la baja de las poblaciones más norteñas, así como la desaparición de la especie, debido a la transformación agraria, en la Comarca del Páramo, en la que a mediados de siglo existían unos 200 individuos.

(b) Soria: la especie pudo desaparecer como reproductora en la década de los setenta, no obstante en 1981-82 se contabilizaron 16 individuos en época nupcial en las comarcas de Gómara y Almazán (Ena & Martínez 1988), zonas hoy en día utilizadas como áreas de veraneo (ver capítulo segundo). Actualmente existen observaciones aisladas y puntuales de algún individuo en época prenupcial en Barahona y Coscurita (datos propios; J.L. Hernández, com. pers.) y algunas citas dudosas de reproducción en Layna (1996), Pinilla del Campo (1993) y en La Cueva de Soria y Noviercas (1992) (García 1997)

(c) Segovia: en 1982 y 1985 se censaron en época prenupcial 54 y 57 individuos respectivamente (Faragó *et al.* 1988). En 1998, durante el censo prenupcial de la especie en Castilla-León, sólo se detectó algún individuo junto al límite con Valladolid (ETI 1998).

(d) Burgos: a lo largo de la década de los años ochenta pudo existir un declive de las poblaciones burgalesas de Avutarda: según los datos aportados por Román *et al.* (1996) sobrevivirían 100-130 individuos en Burgos, mientras que dicha población era cifrada en 340 ejemplares en 1981-82 (Ena & Martínez 1988). No obstante, según el primer autor parece existir en los últimos años una tendencia a la recuperación del área de nidificación en zonas marginales, como en el Páramo de Masa.

Tabla 1.3. Extinciones locales de la Avutarda Común registradas en España desde la década de los 50.

Comunidad Autónoma o Provincia	Área	Nº de individuos o situación	Año de la estimación	Década de la extinción	Causa probable de extinción	Referencia
Andalucía	Almería	5	1969-1970	1970 - 1980	Caza	Trigo 1971
	Almería	60	1950	1970- 1980	Caza, Transformación agrícola	Valverde 1960; Parody 1987
	Cádiz	14	1960	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Parody 1987
	San José del Valle	200	1960	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Parody 1987
	Arros de la Frontera	70	1960	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Parody 1987
	Costa Noroeste	100	1950	1960 - 1970	Caza, Transformación agrícola	Parody 1987
	Comarca de la Janda	12 - 14	1987	2006	Transf. agrícola, Infraestructuras	Ceballos & Guinera 2002; COCN
	Tahivilla	20	1980	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Datos propios
	La Carlota-Santacella	9	1980	1980 - 1990	Desconocida	Carpintero <i>et al.</i> 1991
	Córdoba	9	1950	1960 - 1970	Transformación agrícola	Trigo 1971; Pleguezuelos 1991
Granada	El Temple	Presencia	1972	1970 - 1980	Caza	Trigo, 1971; Pleguezuelos 1991
	Hoya de Guadix	Reproductor	1950	1970 - 1980	Caza	Trigo, 1971; Pleguezuelos 1991
	Hoya de Baza	Reproductor común	1960	1980 - 1990	Transformación agrícola	Valverde 1960; García <i>et al.</i> 2000
	Bajo Guadalquivir	Abundante	1989	1970 - 1980	Caza	Palacios <i>et al.</i> 1975
Sevilla	Morón de la	5	1965	1970 - 1980	Desconocida	Alonso <i>et al.</i> 2003b
	Carmona	20	1960	1970	Caza	Alonso <i>et al.</i> 2003b
	Utrera	Abundante	1970	1980	Desconocida	Alonso <i>et al.</i> 2003b
	Écija	Reproductor	1970	1980	Desconocida	Alonso <i>et al.</i> 2003b
	Estepa	Reproductor	1970	1980	Desconocida	Alonso <i>et al.</i> 2003b
Aragón	Valle del río Jiloca	Reproductor	1950-70	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Lagaros 1988
	Campos Romanos	Reproductor	1960-70	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Lagaros 1988
Zaragoza	Bajo Cinca	Reproductor	1981	1980 - 1990	Desconocida	Sampiero 1998
	Cinco Villas	10	1981	1980 - 1990	Desconocida	Sampiero 1998
Mediana	Mediana	10	1981	1980 - 1990	Desconocida	Sampiero 1998

Comunidad Provincia	Área	Nº de individuos o situación	Año de la estimación	Década de la extinción	Causa probable de extinción	Referencia
Navarra	Olitze	Reproductor	1972	1981	Caza	Onrubia <i>et al.</i> 1998
	Tudela	Reproductor	1980	1981	Caza	Onrubia <i>et al.</i> 1998
	Mendavia	Reproductor	1979	1981	Caza	Onrubia <i>et al.</i> 1998
La Rioja	Rioja Alta	12	1975-80	1970 - 1980	Caza	Trigo 1971; González 1996
Cataluña	Alfarras-Fraga	Reproductor	1962-64	1970 - 1980	Caza, Transformación agrícola	Trigo 1971; Muntaner <i>et al.</i> 1983
Lérida	Madrid	Abundante	1975	1970 - 1980	Caza, Urbanización	Gómez 1998
		40	1980	1980 - 1990	Caza, Urbanización	Dominguez & Vigal 1982
		17	2003	2003	Urbanización	Datos propios
Murcia	Yecla-Jumilla	Reproductor	1970	1970 - 1980	Transformación agrícola	Martínez <i>et al.</i> 1996
Castilla y León	Centro-Este Moraña	Reproductor común	1960	1970 - 1980	Transformación agrícola	Marín & Martín 1997
Ávila	El Páramo	10	1981	1980 - 1990	Transformación agrícola	Purroy <i>et al.</i> com. pers.
León	Campo de Gómara	10	1981	1980 - 1990	Desconocida	Eina & Martínez 1988; Datos propios
Soria	Campo de Almazán	10	1981	1980 - 1990	Desconocida	Eina & Martínez 1988; Datos propios
Valladolid	Bercero	40	1986	1990 - 2000	Transformación agrícola	Datos propios
Castilla-La Mancha	Orgaz	30	1980	1980	Desconocida	Perea 2004
Toledo	Seseña	15	1999	2003	Urbanización e Infraestructuras	Datos propios
Pais Vasco	Álava	1	1969		Caza	Trigo 1971; Álvarez <i>et al.</i> 1982

(e) Valladolid: la transformación agrícola de los cultivos de secano a regadío, con la consiguiente concentración parcelaria, instalación de pivots, instalación de tendidos eléctricos, sustitución de cultivos herbáceos por otros incompatibles con la existencia de aves esteparias, etc. están provocando la desaparición de la Avutarda de las áreas más transformadas, como en la Campiña de Villalar.

#### *País Vasco*

Trigo (1971) recoge la muerte por caza de 1 individuo en 1969 en Álava. Desde la década de los ochenta, en base a los datos del Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa (Álvarez *et al.* 1985) la especie no se reproduce en el País Vasco.

#### *Castilla – La Mancha*

(a) Toledo: existen referencias sobre la desaparición de la especie en dos áreas: en Orgaz a principios de los ochenta (Perea 2004); y en Seseña, en 2003, junto al límite provincial con Madrid debido a la construcción de la autopista R-4 y a la subsiguiente urbanización de los terrenos aledaños a ésta (datos propios).

#### *Murcia*

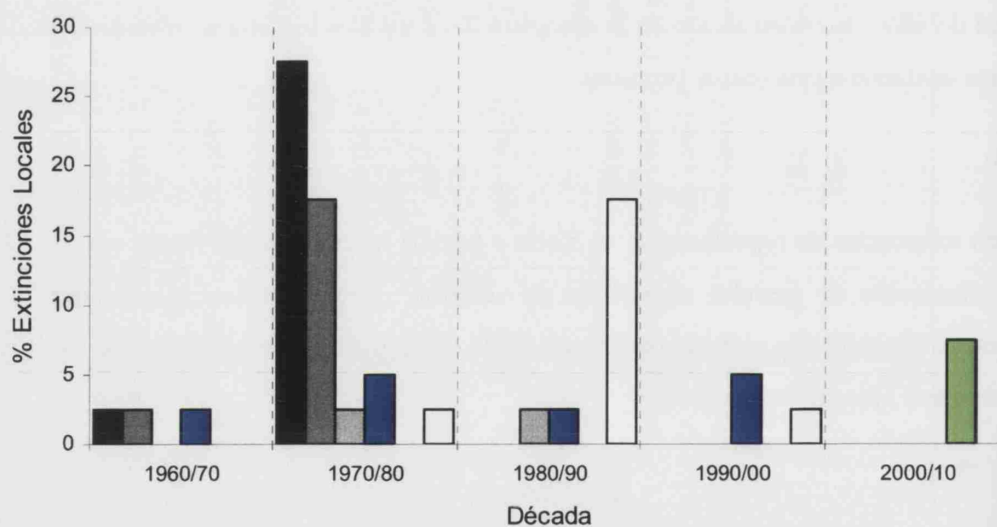
Existen referencias de reproducción en Yecla y Jumilla hasta la década de los setenta, antes de la plantación de grandes superficies de viñedos. Actualmente se la considera como nidificante esporádica y se tiene constancia de la desaparición como nidificante habitual de al menos seis áreas (Ortuño 2006).

### **Causas y cronología de las extinciones locales**

Han sido identificados 40 sucesos de extinción local de grupos de Avutarda Común desde la década de los sesenta hasta la actualidad (Tabla 1.3). Al menos un 55% de esos episodios estuvieron relacionados con la caza y perduraron hasta la prohibición de la misma en 1980/81. Las transformaciones agrícolas (intensificación agraria, nuevos regadíos, nuevos cultivos leñosos, concentración parcelaria) vienen actuando de forma constante desde la década de los sesenta hasta la actualidad, y por sí solas habrían provocado el 15% de las extinciones constatadas. Esta causa, asociada con la caza, también habría provocado un 20% de las extinciones locales. Por último, la urbanización y construcción de

infraestructuras (entre las que se incluyen autovías, nuevos trazados del tren de alta velocidad, tendidos eléctricos y centrales eólicas) han provocado el 7,5% de las extinciones y representan en la actualidad la principal causa de desaparición de la especie, especialmente en zonas muy humanizadas como el entorno metropolitano de Madrid.

La década con mayor frecuencia de extinciones corresponde a la de los años setenta, con un 55% del total. En la década siguiente se producen un 22% de las desapariciones, muchas de ellas sin una causa clara, aunque todas con características comunes de poblaciones “marginales”, caracterizadas por Lucio & Purroy (1985) como las aisladas geográficamente, con baja densidad poblacional, alta inestabilidad espacial y escaso índice reproductor. Hoy en día se siguen dando casos de desaparición de la especie, todos ellos debidos a la urbanización y construcción de infraestructuras.



**Figura 1.5.** Causas de extinción local de la Avutarda Común en España desde la década de los sesenta hasta la actualidad: caza (columnas negras), caza + transformación agrícola (columnas gris oscuro), caza + urbanización (columnas en gris claro), transformación agrícola (columnas azules), urbanización (columnas verdes), causa desconocida (columnas blancas).

## DISCUSIÓN

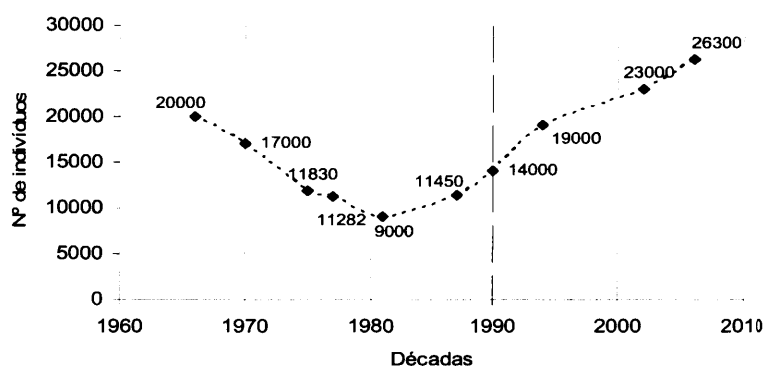
### Tamaño poblacional

La población mundial correspondiente a la década de los ochenta fue evaluada en 22.480-23.860 individuos (Hidalgo 1990), la de los noventa en 31.000-37.000 (BirdLife International 2000), la de principios del siglo XXI en 40.000-45.000 (Alonso 2004; Palacín *et al.* 2004b) y la actual en 38.600-46.400. Según estas valoraciones, y teniendo en cuenta las debidas precauciones al realizar este tipo de comparaciones, la población mundial no parece tener en conjunto una evolución decreciente en los últimos 20 años, lo cual supondría un cambio en la tendencia considerada hasta el momento (BirdLife International 2000). A esta situación ha contribuido, de forma principal, la tendencia de la población española, que representa al 60% del total mundial; pero existen otros indicios que sugieren un ligero incremento, en años muy recientes, de las poblaciones centroeuropeas, como la húngara (Túzokvédelmi Program 2006), austriaca (Rainer 2004) y alemana (Einsenberg 2004). Así mismo, varios autores rusos han sugerido la recuperación de las población de Saratov indicando que desde la década de los ochenta está en aumento (Khrustov *et al.* 2000; Chernobai 2003; Shlyakhtin *et al.* 2004). La recuperación de las poblaciones rusas podría ser debida a la buena adaptación de la especie a los sistemas agrícolas actuales, al aumento de las medidas de conservación y a la crisis de las infraestructuras agrícolas en los noventa (Chernobai 2003). Por el contrario, la tendencia poblacional en otras zonas, parece decreciente, como es el caso de Turquía, Kazajistán y China Occidental. La información correspondiente a estos países es deficiente, particularmente la de los dos últimos, con una evaluación poblacional muy imprecisa de 250–3.000 individuos. Sería necesario priorizar y dedicar mayores esfuerzos para esclarecer el estado actual de las poblaciones en Turquía, Irán, Kazajistán y China Occidental. En cuanto a la subespecie *dybowskii*, parece estabilizada en los noventa (Goroshko 2000), aunque actualmente podría presentar una tendencia negativa (Goroshko 2004).

La significación de la población española en el contexto mundial va en aumento: en 1990 representaba entre un 43-51% (Hidalgo 1990), en 2000 un 51-55% (Alonso *et al.* 2004; Palacín *et al.* 2004b) y actualmente podría suponer hasta un 63%.

### Dinámica de la población española

La metodología empleada en los diversos censos de la población española ha mejorado a lo largo de tiempo, debido a lo cual, la comparación de los mismos ha de realizarse con la debida precaución. En las últimas décadas la tendencia poblacional de la especie en España (Figura 1.6) podría haber sufrido un cambio como consecuencia, principalmente, de la práctica cinegética sobre la especie, tal y como han sugerido diversos autores (Hidalgo 1997; Alonso *et al.* 2003b; Palacín *et al.* 2004b). A finales de los años sesenta y principios de los setenta fueron cazadas, en dos temporadas consecutivas, un mínimo de 4.093 avutardas (2.057 y 2.036 en 1969 y 1970, respectivamente, Trigo 1971). Por este motivo, la población sufrió, sin duda, una notable reducción hasta la temporada cinegética de 1980/81, en que se estableció la prohibición de su caza (Orden de Vedas de 26 de junio de 1980). De hecho, en un 66% de las áreas en las que se produjo una extinción local, ésta estuvo relacionada con la caza (Tabla 1. 3).



**Figura 1.6.** Valores de las estimaciones de la población española de avutardas entre 1966 y 2006 (ver fuentes en la Tabla 1.4).

Particularmente grave debió ser la incidencia sobre las poblaciones del Valle del Ebro (Aragón, Navarra y La Rioja) y de Andalucía (Tabla 1. 7): en dos temporadas fueron abatidas 150 avutardas en el Valle del Ebro y 130 en Andalucía (Trigo 1971). Teniendo en cuenta las estimaciones de las poblaciones de avutardas de comienzos de los años setenta

para ambas zonas (Trigo 1971) y la de los ochenta (Garzón 1981; Purroy 1982), la caza pudo provocar un declive superior al 80% en ambas poblaciones. Otras provincias que soportaron una elevada presión cinegética fueron: Cáceres, con 877 individuos; Toledo, con 425; Palencia con 402; Valladolid con 283; Cuenca, con 241; Ciudad Real con 235 ó Madrid con 205.

**Tabla 1.7.** Evolución probable de la población de avutardas en la Depresión del Ebro y en la de Andalucía.

Año	Nº estimado de individuos		Referencia
	Valle del Ebro	Andalucía	
1971	1.000	1.000	Trigo 1971
1975	330	1.000	Palacios <i>et al.</i> 1975
1977	99	508	Garzón 1981
1980	89		Aragüés y Lucientes 1980, Flósegui 1994
1982	90	200	Garzón 1981, Purroy 1982
1984	100	300	Otero 1987
2006	162	363	Presente estudio; Alonso <i>et al.</i> 2005c

La caza de la avutarda en España representa un ejemplo excepcional del efecto deletéreo de esta práctica sobre la dinámica poblacional de una especie: la actividad cinegética provocó una mortalidad tan elevada que no pudo ser compensada con la productividad; lo cual supuso una reducción poblacional, en algunos casos tan crítica, que condujo a la extinción local de la especie, como sucedió en buena parte de Andalucía, Aragón y Navarra. Esas desapariciones se ajustan a las extinciones locales de origen estocástico causadas por la alteración de los parámetros demográficos descritas por Harrison (1991). Una situación parecida sucede actualmente en Europa con la Perdiz Pardilla *Perdix perdix*, donde la persistencia de la caza está contribuyendo a la extinción de pequeñas subpoblaciones y supone una amenaza para las restantes (De Leo *et al.* 2004).

Existen otros casos bien documentados de especies de la familia *Otididae* incluidas en la lista mundial de especies amenazadas (IUCN 2004) en los que se apunta a la caza como una de las causas de esa situación. Entre las más amenazadas se encuentra el Sisón Bengalí *Houbaropsis bengalensis*, además de la pérdida de hábitat, se considera que la caza ha contribuido al decrecimiento poblacional y es una amenaza muy grave, especialmente en Camboya (BirdLife International 2001). Otra de las especies más amenazadas es el Sisón de Penacho *Sypheotides indicus*, entre los peligros principales se cita a la caza de machos para trofeo (BirdLife International 2001). La Avutarda India *Ardeotis nigriceps*, también se

encuentra *en peligro* a nivel mundial debido, entre otros factores, a la caza (Rahmani 2002). La Avutarda Cafre *Neotis denhami* es una especie *casi amenazada* cuyas poblaciones decrecieron debido a la caza, especialmente en el Sahel (Newby 1990) y en el oeste de África (Turner & Goriup 1989). Esta especie, junto a la Avutarda Árabe *Ardeotis arabs*, han sido cazadas habitualmente en Senegal y probablemente esta haya sido la causa de su desaparición en ese país (Morel 1989). Lo mismo ocurre con la Avutarda Nubia *Neotis nuba*, considerada como *casi amenazada*: ya que, aparentemente, la caza provocó decrecimientos poblacionales importantes (Johnsgard 1991; Urban *et al.* 1986). En Túnez, la Hubara Africana *Chlamydotis undulata* ha desaparecido de la mayor parte de sus áreas de distribución y se encuentra en peligro de extinción debido, principalmente, a la práctica cinegética (Moshen *et al.* 2003). Asimismo, la Hubara Asiática *Chlamydotis macqueenii* (Knox *et al.* 2002), es abatida y capturada en sus rutas migratorias y lugares de invernada, lo cual la podría llevar hasta su extinción en libertad en un futuro próximo (Combreau *et al.* 2001; Tourenq *et al.* 2004a, 2004b, 2005). La Avutarda Kori *Ardeotis kori* parece experimentar un importante decrecimiento poblacional en algunas zonas debido, entre otros factores, a la caza ilegal de la especie (Birdlife Bostwana 2005). El efecto de la caza sobre las Otíidas en general, y sobre la Avutarda Común, en particular, parece muy negativo e incompatible con su supervivencia. Para garantizar la conservación de esta especie es imprescindible que siga considerada como especie no cinegética y que la prohibición de su caza sea efectiva y se mantenga inalterada.

La población mínima de avutardas en España se debió alcanzar tras la temporada de caza de 1979/1980 (Figura 1.6). A partir de entonces pudo comenzar el restablecimiento demográfico, excepto la de aquellos grupos con un tamaño tan reducido que su recuperación era difícil. Esta última circunstancia debió ser particularmente grave en las poblaciones situadas en los extremos del área de distribución de la especie, habiéndose constatado la extinción en algunas zonas en la década de los 80 (Tabla 1.3), especialmente en la Depresión del Ebro y en la del Guadalquivir, cuyas poblaciones están considerada actualmente como *en peligro de extinción* y representan, hoy en día, las más amenazadas a nivel estatal.

Las estimaciones realizadas a lo largo de la década de los ochenta podrían reflejar los primeros síntomas de recuperación de la especie. A lo largo de la década de los noventa algunos autores manifiestan una “lenta pero paulatina recuperación, más evidente en las dos poblaciones mas importantes de la cuenca del Duero y Extremadura” (Hidalgo &

Carranza 1990). En la misma década Alonso & Alonso (1996) también exponen que en algunas áreas bien conservadas podría existir una ligera tendencia al aumento. Posteriormente Hidalgo (1997) reconfirma esa tendencia: “tras una fuerte regresión, desde la prohibición de la caza y posterior declaración de la Avutarda como especie protegida se ha producido un lento pero progresivo incremento en los niveles poblacionales, más acusado en las áreas con mayor densidad de población, si bien la tendencia actual en estas áreas es de mantenimiento de los efectivos”. A favor de ese crecimiento también están los resultados obtenidos por Alonso *et al.* (2004b) que observan, entre 1988 y 1998, un incremento del 23% en varios de los grupos reproductores de la población madrileña de avutardas, registrándose los mayores aumentos en los de mayor tamaño. De Juana (2004) también manifiesta el posible crecimiento al comparar las sucesivas estimaciones realizadas desde los setenta. Las estimaciones realizadas en el siglo XXI denotan una tendencia de crecimiento, si bien no puede ser obviado que parte de ese aumento se debe a la existencia de censos recientes, cada vez más precisos, de dos de las provincias con mayor cantidad de avutardas como son Toledo y Valladolid.

Desde la prohibición de la caza hasta el momento actual, la tendencia del conjunto de la población española podría haber sido positiva, tal y como indica el valor de la tasa de crecimiento anual acumulada obtenido para el periodo 1996-2006, de un 2,6%. Sin embargo, al realizar un análisis de la dinámica de algunas poblaciones bien estudiadas nos encontramos con situaciones contrapuestas, lo cual está en consonancia con los resultados obtenidos en otros trabajos (Alonso & Alonso 1996; Alonso *et al.* 2003b; Palacín *et al.* 2004b):

(a) Poblaciones con tasas de crecimiento negativas: generalmente representadas por grupos reproductores pequeños, constituidos por menos de 100 ejemplares, y con problemas de conservación del hábitat asociados a bajos índices de productividad y altos de mortalidad. El valor extremo negativo corresponde a Bujalance (Córdoba), con un -14%, que expresa un grave peligro de extinción local si se mantiene esa tendencia decreciente. Estas zonas pueden ser diferenciadas en función de las causas de alteración del hábitat: por ejemplo en Cobeña y en Pinto, ambas en el entorno periurbano de Madrid, son casos evidentes del efecto negativo del crecimiento urbano y de la humanización del entorno. En la primera, la construcción en la pasada década de una carretera y dos tendidos eléctricos provocaron la reducción del número de machos que se exhibían en la zona, de 15 en marzo de 1988, a 1 en marzo de 2002. En la segunda, la construcción de un polígono industrial, un vertedero,

una cárcel y un parque temático han provocado tal pérdida de hábitat, que donde en marzo de 1988 se exhibían 32 machos, en la actualidad lo hacen sólo 14. Además, en ambas zonas se han constatado índices de productividad muy bajos y una elevada mortalidad de individuos por colisión contra tendidos eléctricos (datos propios). En Fuentidueña (Madrid) podrían haber decrecido debido a las transformaciones agrícolas (de secano a regadío), así como a una alta mortalidad. En Los Monegros (Zaragoza) sobrevive el núcleo más importante de Aragón, que resulta clave para la supervivencia de la especie en la región. Teniendo en cuenta los censos realizados en 1995 y 2001 en esta zona, se aprecia un preocupante declive del 10%, tendencia que debería ser objeto de un detallado seguimiento en el futuro.

(b) Poblaciones con tasas de crecimiento positivas: ubicadas en las áreas más importantes para la especie y caracterizadas por la abundancia de individuos, las buenas condiciones de hábitat (en cuanto a calidad y continuidad espacial) y, en la mayoría de los casos, por gozar de algún tipo de protección legal como Zonas de Especial Protección para las Aves (Viada 1998). El valor extremo ha sido obtenido en la Mesa de Ocaña (Toledo oriental), con un +12,8%, que indica un crecimiento no registrado en otras poblaciones, en el que han podido intervenir la concatenación de los siguientes factores: unos años continuados de elevada productividad, el efecto de la atracción coespecífica y una subvaloración de efectivos en el censo inicial de la zona. La tasa media de estos lugares es del 3,8%, en un rango que va desde el 1,5% en Villafáfila hasta un 8,4% en Albacete o un 12,8% en la Mesa de Ocaña. Esta variación en los valores de crecimiento puede ser debida a que poblaciones como la de Villafáfila se encuentren próximas a la saturación mientras que en otras, como Albacete, el hábitat potencial no se encuentra saturado. Existen otros casos, como el de Navarra y Campillo-Gallocanta, que están experimentando un crecimiento en los últimos años y poseen características más propias del primer grupo, al menos en cuanto a tamaño y a aislamiento, pero con una calidad de hábitat suficiente como para tener unos índices de productividad elevados en los años más propicios. Existen más síntomas de crecimiento de pequeñas poblaciones en las márgenes del área de distribución de la especie: (a) por ejemplo en Castilla y León, el grupo reproductor más importante de Segovia experimenta en los últimos años un crecimiento (datos propios), en línea con lo sucedido en Navarra o en Campillo-Gallocanta; o (b) en la Comunidad Valenciana, donde la especie se ha vuelto a asentar como reproductora después de 30 años (Campos 2004).

La tasa de crecimiento anual del conjunto de la población (2,6%) es inferior a la obtenida en importantes núcleos poblacionales de la especie (3,8%). Quizás sea debido a que el valor de crecimiento del conjunto de la población se ve reducido por el de otras zonas con peores condiciones de hábitat, lo que se puede traducir en una menor productividad y una mayor mortalidad, y por tanto en una tasa de crecimiento inferior.

#### **Productividad y Proporción de jóvenes en la población**

La productividad de la especie es extremadamente variable entre años. En las mismas zonas pueda presentar grandes oscilaciones. Por ejemplo en Madrid varió entre 5,3 y 41,8 (media = 13,9); en Villafáfila entre 4,0 y 28,9 (media = 13,4) o en León entre 7,8 y 27,3 (media = 16,9). En Villafáfila se observó que la productividad estuvo positivamente correlacionada con las lluvias invernales precedentes a la temporada de reproducción y negativamente con los días de lluvia durante el periodo de incubación (Morales *et al.* 2002a); pero deben existir otros factores, además de los climatológicos, como la depredación, la disponibilidad de recursos tróficos o las labores agrícolas desarrolladas durante la época de incubación o en la primera etapa de desarrollo de los pollos que deben tener una gran repercusión sobre la productividad de la Avutarda, la cual utiliza para nidificar, mayoritariamente, los cultivos de cereal (Hellmich 1991a; Magaña *et al.* 2004). En otras especies que usan el mismo sustrato de nidificación se ha comprobado que las prácticas agrícolas son la principal causa de pérdida de nidos, por ejemplo los de Perdiz Roja *Alectorix rufa* nidificante en medios agrícolas del centro de España, dejando a la depredación en un segundo plano (Casas 2005). De igual forma, la productividad del Aguilucho Cenizo *Circus pygargus* en zonas agrícolas de la Península Ibérica está fuertemente afectada por las actividades realizadas durante la recolección del cereal (Castaño 1995; Arroyo *et al.* 2002). La comprensión del efecto de las labores agrícolas sobre la reproducción de las avutardas puede resultar de enorme interés para abordar unas medidas de conservación efectivas de la especie y debería constituir una de las líneas de investigación preferente en el futuro.

*¿Puede ser explicado el aumento de la población española mediante la productividad de la especie?*

El balance entre nacimientos e inmigración, por un lado, y defunciones y emigración, por otro, determinan la evolución del tamaño de las poblaciones. Teniendo en cuenta que el

valor de productividad obtenida para la población española (nacimientos) es del 15,4%, y que el porcentaje medio de pollos en la población es del 6,5%, valor superior a la tasa de crecimiento anual del 2,6%; el crecimiento observado podría ser explicado mediante la productividad, siempre y cuando la mortalidad anual no fuese superior al 4%. Desafortunadamente, no se disponen de datos suficientes sobre las tasas de mortalidad en un ámbito geográfico tan amplio, pero los resultados observados apuntan a que actualmente, en un contexto peninsular, la productividad supera a la mortalidad. Parte del aumento observado podría ser explicado por inmigración (Alonso *et al.* 2004), pero este factor puede ser ignorado debido al aislamiento de las poblaciones ibéricas, ya que actualmente no existen evidencias de movimientos ni con Europa ni con Marruecos (capítulo siguiente). La única posibilidad de inmigración de individuos podría ser la de los procedentes de las poblaciones portuguesas, ya que existen evidencias de movimientos entre poblaciones extremeñas y de Portugal (ver capítulo siguiente). Pero ni siquiera en el caso más extremo, suponiendo que anualmente todos los jóvenes emigrasen desde Portugal a España, se podría explicar la tendencia observada, ya que la población portuguesa, integrada por un máximo de 1450 individuos, nunca podría aportar suficientes individuos como para alcanzar los valores obtenidos.



*Tres de los diez últimos machos vistos en Marruecos (El Ksiba, 17 de marzo de 2005)*

## **Comportamiento Migratorio de los Machos**

### **INTRODUCCIÓN**

La migración de las aves es un fenómeno complejo del comportamiento animal. Bernis (1966a) describió varios de los principios básicos de esta conducta: (a) implica el desplazamiento de un individuo fuera del territorio habitual de residencia; (b) tiene un carácter voluntario y una finalidad determinada; (c) es regular en el tiempo (periodicidad estacional) y en el espacio (retorno al origen); (d) tiene una dimensión poblacional, entendiendo por población todo conjunto de individuos de igual especie que ocupan un área continua; y (e) existe un contraste ambiental (antagonismo) entre el área de cría (área donde el individuo se reproduce) y el área de descanso (área donde el individuo invierte la época no reproductora). Con anterioridad Lack (1944) definió migración como un movimiento de la población a gran escala, periódico y regular entre un área de reproducción y un área de invernada restringidas. El mismo autor describía la migración como el resultado de un proceso por el que ciertos individuos de una determinada población obtienen ventajas selectivas al moverse en respuesta a los cambios estacionales (Lack 1968). Con posterioridad, otros autores han definido como migradores a aquellos individuos que realizan un desplazamiento anual desde sus áreas de cría, a las que posteriormente retornarán para llevar a cabo el siguiente intento reproductivo (Sinclair 1983; Terrill 1990). Otras descripciones más generalistas consideran al fenómeno migratorio como el movimiento desde una unidad espacial hacia otra (Baker 1978 citado en Berthold 2001).

El comportamiento migratorio muestra una elevada variabilidad. Esa variabilidad podría ser el resultado final de una estrategia de ajuste a unas determinadas condiciones ambientales que además puede variar según los intereses de los diferentes segmentos poblacionales y los escenarios ambientales que afronten (Tellería 2004). Así, la variabilidad

migratoria se podría corresponder con distintas fases del desarrollo de este comportamiento: iría desde el sedentarismo hasta la migración total, pasando por situaciones de migración parcial, en las que algunos individuos de la misma población son migradores y otros sedentarios; o a la migración diferencial: diferente en el tiempo y/o en el espacio (distancia, periodos, áreas) o entre las distintas clases de individuos (sexo, clases de edad) (Gauthreaux 1982; Terril & Able 1988).

#### **Comportamiento migratorio de la Avutarda Común**

La Avutarda Común se distribuye por el Paleártico, desde Portugal por el este hasta China por el oeste y desde Marruecos e Irán por el sur hasta Alemania y Rusia por el norte, entre los paralelos 34° N y 54° N (para más detalles ver capítulo primero). Las poblaciones más alejadas de la Península Ibérica, pertenecientes a la subespecie *O. t. dybowskii*, son consideradas migradoras, desplazándose desde las zonas de cría del sur de Rusia Oriental, Mongolia y noreste de China, en torno al paralelo 50° N, hacia el sur y este de China. Las aves migradoras generalmente parten hacia las zonas de invernada en octubre y permanecen en éstas desde noviembre hasta abril. Algunos lugares de invernada en China son las terrazas del río Amarillo y Beijing. Ocasionalmente, pequeños grupos pueden invernar en Corea y Japón (BirdLife International 2004). No obstante, algunas aves pueden permanecer en las zonas de reproducción durante todo el año: están constatados varios casos de avutardas invernantes en la orilla oeste del lago Baikal en los inviernos 2000/2001 y 2002/2003 (Ryabtseb 2003).

*Otis tarda korejewi*, la otra subespecie presente en China occidental (Xinjiang) y Kazajistán, también en el paralelo 50° N, es migradora, pero las zonas de invernada son desconocidas. Probablemente emprenden una migración invernal hacia el sur, con destino a Uzbekistán, donde solo se observan en paso e invernada (Kreitzberg-Murkina 2003); Tayikistán, (BirdLife International 2004); Turkmenistán, donde son observados individuos invernantes o en paso al pie de las montañas de Kopetdag (Saparmuradov 2003); o al noroeste de Irán, en la provincia de Khurasan, donde existía una zona de invernada de aves que se supone procedían de las repúblicas ex-soviéticas. En esta última región Kahrom (1979) estimó 200-250 aves invernantes en los campos cultivados de la estepa, las cuales llegaban en octubre y permanecían hasta febrero o marzo. Desde mediados de los ochenta no se observan aves en esta región (en coincidencia con el aumento observado en

Turkmenistán) lo cual podría estar asociado al declive poblacional de las avutardas soviéticas (Razdan & Mansoori 1989). Existen algunas observaciones en el subcontinente indio (Pakistán) que parecen coincidir con periodos de tiempo muy frío: son conocidas observaciones de dos individuos en octubre de 1984 en Padak y de uno en 1985 en Kharan, ambas junto a la frontera con Afganistán (Roberts 1991).

En Saratov, la región con la población reproductora de avutardas más abundante y viable de Rusia, distribuida sobre el paralelo 50° N, existen evidencias de su comportamiento migrador: la mayoría migran a finales de octubre o principios de noviembre hacia el sur (Cáucaso) y el suroeste, a las estepas del bajo Don y del Mar Negro, en el sur de Ucrania (regiones de Kherson y en Crimea); a través de las llanuras de Volgogrado y Voronezh, desplazándose hasta 1150 km. El regreso a las zonas de cría ocurre a finales de marzo o principios de abril (Zavialov *et al.* 2003; Shlyakhtin *et al.* 2004). Se han registrado agregaciones invernales de hasta 1000 individuos en el sur de Ucrania (Andryushchenko *et al.* 2000). Estos desplazamientos han sido confirmados mediante el seguimiento de ejemplares con emisores vía satélite y se ha podido constatar la existencia de movimientos de 1000 km entre las zonas primaverales y estivales de reproducción en Saratov y las zonas otoñales del sur de Ucrania. La migración posnupcial tiene lugar en octubre y noviembre y la prenupcial a finales de marzo (Watzke *et al.* 2001). Como en el caso de *O. t. dybowskii*, algunos grupos permanecen en las áreas de reproducción de Volgogrado durante el invierno (A. Antonchikov, citado en Morales & Martín 2002).

En Daghestan existen observaciones de individuos solitarios o de bandos de hasta 14 aves en paso aprovechando una estrecha franja de tierra entre el mar Caspio y las montañas. La migración hacia el norte ocurre al final de marzo o en abril, aunque en primaveras templadas la migración prenupcial puede comenzar desde la primera semana de marzo. El paso posnupcial no es tan claro, y podría depender de la temperatura y de la nieve (Pishvanov 1992). En Georgia es un invernante muy raro y escaso. Hasta 1960 era relativamente frecuente en invierno, entre los meses de noviembre a febrero, pero siempre en pequeños bandos y no todos los años (Abuladze 1992).

En Turquía, con poblaciones situadas al sur del paralelo 40° N, parecen realizar movimientos estacionales y dispersivos en el interior del país, y se considera muy pequeña la presencia invernal de aves extranjeras. Sin embargo, parte de la población reproductora del este de Anatolia (meseta con altitud media de 2000 m), abandona las zonas de cría y probablemente inverna en el norte de Siria, de Irak y el noroeste de Irán (Hollom *et al.*

1988; Eken & Magnin 2000). Las poblaciones del entorno del lago Van sólo permanecen en la zona desde mayo hasta el otoño, abandonando la región durante el invierno (Kasperek 1989). Entre los ríos Tigris y Éufrates, junto a la frontera Siria, podría existir una importante zona de invernada de hasta 800-1000 aves (Goriup & Parr 1985).

En el noroeste de Irán, donde existe una pequeña población residente, parece que en inviernos con condiciones extremas realizan una migración facultativa hacia zonas adyacentes de Irak y Siria. Las avutardas invernantes del noroeste de Irán llegan en septiembre y se estiman 200-300 individuos invernantes (Tareh 2000). Por la fenología descrita, es muy probable que las invernantes en Irán procedan de Turquía, posiblemente de las inmediaciones del lago Van. En Oriente Próximo existen observaciones en Líbano e Israel, quizás procedentes de las poblaciones turcas o iraníes, así como en la cercana isla de Chipre (Cramp & Simmons 1980; Urban *et al.* 1986). En Egipto existe una observación correspondiente a la pasada década (Atta 1992).

En Europa central, con poblaciones situadas al sur del paralelo 50° N, las avutardas emprenden una migración facultativa sólo en inviernos con condiciones climatológicas extremas (grandes nevadas). Por ejemplo, en los inviernos de 1969/1970 y de 1978/1979 fueron observadas 300-400 aves en el noroeste de Alemania y en Holanda (Hummel & Berndt 1971; Hummel 1983); y aves solitarias en Francia, Bélgica, Dinamarca, Gran Bretaña, Dinamarca, Yugoslavia, Grecia e Italia, con desplazamientos de hasta 650 km en dirección oeste y suroeste (Jovienaux *et al.* 1982, Hummel 1985; Hummel 1990; Faragó 1990; Faragó 2004). En ambos inviernos las avutardas seleccionaron las mismas áreas de invernada y realizaron movimientos locales que parecían depender de las condiciones climáticas. La migración de retorno a las zonas de reproducción sucedió en marzo y abril, aunque algunos individuos permanecieron en las áreas de invernada. (Hummel 1985). En Hungría se ha constatado que la migración tiene lugar cuando en diciembre existen grandes nevadas (como la denominada “fuga de tempero”, Bernis 1966a). Recientemente, Streich *et al.* (2006) han realizado un análisis sobre la conducta migratoria de las poblaciones centroeuropeas y llegan a la conclusión de que la abundancia de nieve puede ser el principal desencadenante de la migración facultativa, mucho más importante que la existencia de hielo o las bajas temperaturas. Otra de las conclusiones del estudio es que la abundancia de nieve no sólo afecta a la disponibilidad del alimento, sino que también afecta a las propiedades del plumaje. Los autores no rechazan la idea de que las avutardas desarrollen un comportamiento migratorio tradicional

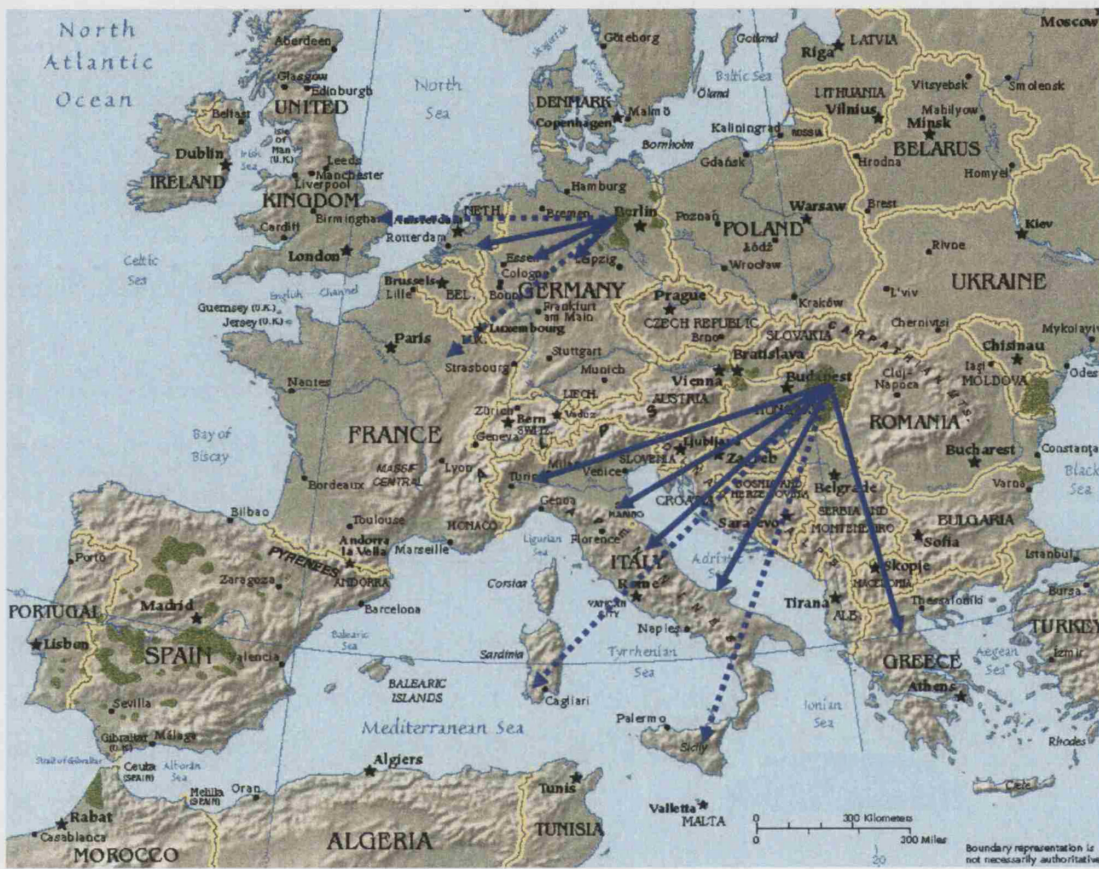


Figura 2.1. Direcciones de migración invernal de avutardas procedentes de las poblaciones húngaras y alemanas. Las líneas discontinuas hacen referencia a observaciones accidentales a distancias extremas (basado en Streich *et al.* 2006). Las superficies verdes indican la distribución de la especie durante la época prenupcial.

En el norte de África existen registros accidentales de individuos aislados en Argelia y Túnez, así como en Malta (Bernis 1966b, Cramp & Simmons 1980; Urban *et al.* 1986); posiblemente procedentes de centroeuropa (Figura 2. 1).

En Portugal, con poblaciones distribuidas inmediatamente al sur del paralelo 40° N, se citan mayores concentraciones de individuos durante el invierno en áreas cultivadas con mayor riqueza vegetal, en detrimento del número de efectivos en las zonas de cría (Pinto 1982). En Castro Verde (sur de Portugal), donde se concentra el 90% de la población reproductora portuguesa, ha sido descrita la desaparición de los machos de las áreas de cría

en el periodo comprendido entre julio y febrero (Morgado & Moreira 2000), pero se desconocen las características de los posibles desplazamientos de esta población.

Hasta la década de los ochenta se consideraba que la población de avutardas de la Península Ibérica, distribuida en torno al paralelo 40° N, como no migradora, aunque realizase ciertas trashumancias (Bernis 1966b). En 1983 se inició el marcaje de avutardas en la Reserva de Villafáfila (Zamora) con placas alares y en 1986, además, con radio-emisores, en total se marcaron 39 individuos (21 con placas y 18 con emisores) y se consiguieron identificar desplazamientos de grupos familiares de hasta 12 km y de otros individuos, en el mes de septiembre, de hasta 47 km; lo cual indicaba la existencia de movimientos en esa población (Ena & Martínez 1988). Posteriormente se desarrollaron en el mismo lugar otros estudios más detallados y a más largo plazo con individuos radio-marcados, que demostraron la existencia de movimientos estacionales y sirvieron para definir el patrón migratorio de la Avutarda, a escala local, como diferencial (distinta en función del sexo) y parcial (individuos del mismo sexo pueden migrar o no) (Alonso *et al.* 1995; Alonso *et al.* 2000; Morales *et al.* 2000). En particular, la migración de individuos adultos fue estudiada con una muestra de 26 machos y 25 hembras; y se determinó la existencia de movimientos estacionales de hasta 22 km (en el caso de los machos) y de 15 km (en el caso de las hembras). Más recientemente, los últimos autores también comprobaron la existencia de desplazamientos de mayor envergadura emprendidos por machos adultos radio-marcados en Madrid: con una muestra de 22 individuos, se observó que durante la estación posreproductiva realizaban movimientos hacia áreas situadas a 167 km de sus zonas de exhibición (Alonso *et al.* 2001).

Otros datos procedentes de diversas poblaciones españolas de avutardas recogen la existencia de cambios demográficos estacionales que podrían estar relacionados con la existencia de desplazamientos de naturaleza desconocida:

(a) Castilla y León: (1) Lucio & Purroy (1986): definen, como resultado de los censos efectuados en la provincia de León en el periodo 1981-1986, un esquema de dispersión posnupcial durante la época de cosecha del cereal que se refleja en el descenso numérico en septiembre; un reagrupamiento otoñal en áreas muy concretas; y una recuperación de los niveles poblacionales de primavera en las áreas de exhibición nupcial. Los autores destacan la importancia de descubrir la naturaleza de la movilidad de las avutardas de cara a abordar una gestión integral de la especie; (2) Martín & Martín (1993): describen una variación estacional de la población de Madrigal-Peñaranda (Ávila-Salamanca) debido a la dispersión

posreproductiva de individuos que abandonan la zona durante unos meses, para volver a medida que se acerca el invierno, acogiendo, en esta estación, avutardas de otras zonas limítrofes. Aseguran que existen desplazamientos dispersivos, aunque desconocen la magnitud de los mismos; y (3) García (1997) describe como las avutardas de Morón de Almazán y Barahona (Soria) emigran al sur para huir del frío invernal. En Ribarroja (Soria) dicen que las avutardas se iban para el día de San Andrés (30 de noviembre).

(b) Extremadura: (1) Sánchez *et al.* (1989): sugieren la existencia de una dispersión prereproductiva de individuos invernantes en Extremadura hacia zonas cercanas de Portugal, Córdoba, Toledo o Salamanca; y describen el paso de avutardas, de sur a norte en el mes de abril, del Sistema Central por el Valle del Jerte; (2) Hidalgo & Carranza (1990): indican la disminución del número de individuos en poblaciones españolas cercanas a Portugal, que se corresponden con un aumento de avutardas en las mismas fechas en áreas de ese país. También citan la existencia de indicios de trasiego otoñal de avutardas entre Salamanca y Extremadura a través del extremo occidental del Sistema Central (Sierra de Gata). En los llanos de Cáceres sugieren la existencia de desplazamientos interpoblacionales de carácter periódico, siendo su zona de estudio predominantemente de invernada; (3) Hellmich (1991): cita la posible existencia de movimientos de individuos entre zonas separadas por 25 ó 50 km y el probable flujo de individuos de las poblaciones castellanas y andaluzas hacia Extremadura. Así mismo destaca la existencia de una zona de invernada en Sierra de Fuentes (Cáceres); y (4) en el Sistema Central existen avistamientos regulares de machos en verano: en la Sierra de Gata, en pastizales situados a 900-1.000 m, hay observaciones desde los 80 (Garzón 1982) hasta la actualidad (Ventanas 2000); en pastizales de media montaña de la Sierra de Lagunilla, a 900-1.000 m (Ventanas 2000); en la Sierra de Tormantos, a 1.600-1.800 m. (J. Prieta, com. pers.). El paso de avutardas entre Salamanca y Cáceres a través del Sistema Central ha sido confirmado por la observación de algún individuo volando de N a S en la Sierra de Béjar en el mes de noviembre (J. J. Ramos, com. pers.).

(c) Castilla-La Mancha: Palacín *et al.* (1996): indican la existencia de un proceso de inmigración hacia el sector noroccidental de la provincia de Cuenca, debido a la aparición de bandos de machos en esa zona durante el verano. El fenómeno contrario, disminución del número de machos, fue constatado en otros grupos reproductores de las provincias de Toledo y Albacete.

(d) Andalucía: (1) Nicholson *et al.* (1957) describen la existencia de movimientos hacia las marismas del Guadalquivir y Valverde (1960) observó agregaciones invernales de machos en los pastizales del borde de la marisma de Doñana, parte de los cuales abandonaban la marisma en febrero y marzo. Valverde suponía que alguno de los machos invernantes abandonaba la región; (2) más recientemente, Llandrés & Urdiales (1990) mencionan que ocasionalmente se produce la llegada de algún ejemplar al borde norte del Parque de Doñana, de origen desconocido.

(e) Aragón: Lagares (1988): destacan la gran movilidad de la especie en Aragón, siendo considerada su presencia como “de paso” en muchos lugares de esta región.

(f) Navarra: Onrubia *et al.* (1998): apuntan la posibilidad de que los grupos navarros reciban la visita de ejemplares alóctonos, permitiendo pensar en un trasiego, poco conocido, de ejemplares en el eje oeste-este de la cuenca del Ebro.

(g) La Rioja: González (1996): comenta que los ejemplares observados en los últimos años en La Rioja parecen provenir de Navarra.

(h) Murcia: Martínez *et al.* (1996): describen la llegada de aves foráneas (un centenar de individuos) al norte de Murcia en octubre, que permanecen habitualmente hasta finales de enero.

Además de estas referencias, existen observaciones de individuos, de origen desconocido, fuera del área de distribución habitual de la especie en la Península en el periodo 1980-2005 (Tabla 2.1): por una parte existen avistamientos estivales al norte de la zona de distribución de Castilla y León, en el área cantábrica (Orense, Pontevedra, Asturias, Cantabria) en distintos años pero con características comunes: están realizadas en época estival u otoñal y se trata de individuos solitarios o en pareja que pasan un periodo, que va de semanas a meses, en prados situados sobre colinas suaves, en ocasiones próximos a ganado vacuno. En este conjunto de observaciones destacan las realizadas en Pontevedra en 2005, a tan solo 30 km del océano Atlántico. Por otra parte existen observaciones al sureste del rango de distribución, en Granada y Murcia; y alguna más en Málaga y Sevilla, al sur de las poblaciones de la campiña sevillana.

No se conocen observaciones recientes de individuos en paso sobre los Pirineos o el Estrecho de Gibraltar, a pesar del seguimiento de la migración que se realiza en este último paraje (p. ej. Programa Migres, SEO/BirdLife 2001). Actualmente, la población Ibérica parece aislada de la centroeuropea y de la africana, como indica la ausencia de observaciones a través del Estrecho o de los Pirineos. Sin embargo, en la revisión efectuada por Tellería (1981) se exponen algunos datos sobre el posible paso de avutardas hacia África a finales del siglo XIX: Favier (en Irby 1895), cita movimientos de aves europeas a través del Estrecho durante el invierno, si bien Irby dice no haberlos detectado, aunque no duda de su paso hacia África, argumentando que disminuyen en esta época en La Janda. Menciona, además, el caso de dos aves que fueron cazadas en la proximidad del Peñón. Existen más indicios antiguos sobre el posible paso migratorio hacia Marruecos: (a) Saunders (1871) reseña que los paisanos de las marismas del Guadalquivir denominaban a los machos de Avutarda “moriscos”, debido a que pensaban que procedían de Marruecos, aunque el mismo autor no daba mucho crédito a tales afirmaciones; (b) Chapman & Buck (1893) relatan que los machos reproductores de la misma zona desaparecían a mediados de mayo y cuentan que los cazadores locales decían se que iban a África, pero como en el caso anterior no creían dichas suposiciones; (c) Thevenot *et al.* (2003) exponen que según Hartert & Jourdain (1923) algunas aves de Iberia podían invernar en el extremo noroeste de Marruecos, pero no existe una certeza absoluta de este hecho; y (d) existe una observación más reciente de dos individuos los días tres y cuatro de febrero de 1967 al lado del aeródromo de Gibraltar (Lathbury 1970). No parece posible descartar el paso de individuos hacia África al final del siglo XIX o durante la primera mitad del siglo XX, cuando la especie era aún abundante en Andalucía y más si tenemos en cuenta que los grupos reproductores conocidos más próximos a uno y otro lado del Estrecho estaban separados, tan solo, por 65 km. Esta suposición estaría en línea con los resultados obtenidos por Broderick *et al.* (2003): según estos autores, el haplotipo de las avutardas marroquíes es encontrado por toda la Península Ibérica, lo cual sugiere la existencia de un ancestro común. Además, encuentran un solo haplotipo, debido a lo cual la colonización antigua o el aislamiento podrían ser excluidos. La alta diversidad de haplotipos en España añade más peso a la probabilidad de que Marruecos fue recientemente colonizado, con una sola línea materna presente hoy en día. Es imposible distinguir entre un suceso único de colonización, el cual requiere una sola hembra criando con éxito, o sucesivas inmigraciones, las cuales podrían o no resultar en una colonización. No es inconcebible que aves que hayan cruzado el Estrecho de Gibraltar se hayan reproducido en Marruecos. Alonso *et al.*

(2004c) encuentran un haplotipo exclusivo de Marruecos e indican que la población marroquí de avutardas también podría tener su origen en una colonización procedente de la Península Ibérica, tras la cual ambas poblaciones habrían permanecido aisladas entre sí, tanto genética como demográficamente, provocando una divergencia genética entre ellas.

**Tabla 2.1.** Observaciones de Avutarda Común en el periodo 1980-2005 en zonas situadas fuera del área de distribución durante el periodo reproductivo.

Provincia	Localidad	Fecha	Nº ind.	Fuente
Orense	A Limia (Pedra Alta)	20/06/1995	1	Salvadores y Vidal, 1996
Orense	A Limia	13/07/2002	rastro	Villarino et al. 2002
Pontevedra	Lalín (Val de Boi)	3/6/1995 a 8/12/1995	2	Salvadores y Vidal, 1996
Pontevedra	Lalín (Carrofeito)	16-25/8/1995	1	Salvadores y Vidal, 1996
Pontevedra	Lalín (Carrofeito)	02/09/1996	rastro	Grupo Hábitat, 1997
Pontevedra	Sierra de Candan	28/08/2005	4	Figueiras, 2005
Pontevedra	Silleda	27/08/2005	3	Vieiro, 2005
Asturias	Los Carriles, Llanes	01/08/1980	1	Álvarez, F. 2000
Cantabria	Ajo	20/8/1995 a 10/9/1995	1 ♂	Ruiz, 1999
Murcia	Torre Pacheco	5-6/1996	1	F. Collantes, com. pers.
Granada	Huescar		1	P. Osborne, com. pers.
Málaga	Fuente de Piedra	10/1997	4	Paterson et al. 1999
Sevilla	Villamanrique	8/10/2000	1	P. Chiclana, com. pers.

Los datos referentes a la Península Ibérica, con poblaciones situadas tanto al norte como al sur del paralelo 40° N, sugieren la existencia de desplazamientos; pero poco o nada se sabe acerca de la naturaleza de los mismos; ni siquiera de sus características básicas como el destino o el origen, la cronología, la distancia, la dirección o la sociabilidad migratoria. Por otra parte, entre las poblaciones de Villafáfila y del noreste de Madrid se observa un comportamiento desigual en cuanto a los movimientos estacionales realizados por los machos, pero se desconoce cualquier aspecto que pueda contribuir a explicar la variabilidad migratoria observada.

En el presente capítulo se pretende describir el comportamiento migratorio de los machos de Avutarda en un ámbito espacial muy amplio, que comprende la mayor parte del área de distribución de la especie en España, así como determinar si el fenómeno migratorio es un comportamiento generalizado entre los machos de las poblaciones ibéricas

de Avutarda. En este capítulo se tratan los siguientes aspectos: determinar cuál es la fracción migradora y la sedentaria de los machos en España, cuáles son las estrategias migratorias y la fidelidad a las mismas, la cronología, la dirección y distancia de la corriente migratoria, la fidelidad a las áreas posreproductivas y cuáles pueden ser las causas del comportamiento migratorio diferencial entre las poblaciones de Madrid y Villafáfila. Además se discute la relación entre el inicio de la migración y otros procesos del ciclo biológico de la especie, la relación entre las distancias recorridas y los cambios altitudinales entre el área de cría y el área de descanso reproductivo y la existencia de diversos patrones de migración en función de la latitud o del piso bioclimático. Por último se discuten las diferencias intersexuales en la migración.

## **MÉTODOS**

### **Área de estudio**

Los grupos reproductores con individuos marcados estuvieron distribuidos a lo largo de un gradiente latitudinal, longitudinal y altitudinal que comprende la mayor parte del área de distribución actual de la especie en la Península Ibérica (Figura 2.2): latitud entre 37°15' N de Osuna (Sevilla) y 42°29' N de Miranda de Arga (Navarra); longitud entre 0°15' O de Pina de Ebro (Zaragoza) y 5°39' O de Villarín de Campos (Zamora); y altitud entre 147 m de Osuna (Sevilla) y 1142 m de Campillo de Dueñas (Teruel). Los machos marcados pertenecieron a 44 grupos reproductores distribuidos en las siguientes Comunidades Autónomas: 16 en Castilla y León, 13 en Castilla-La Mancha, nueve en Madrid, tres en Andalucía, dos en Navarra y uno en Aragón. En la Tabla 2.2 se detalla la distribución provincial de los grupos reproductores. Para ver detalles sobre la distribución de la Avutarda Común en la Península Ibérica consultar el capítulo primero.

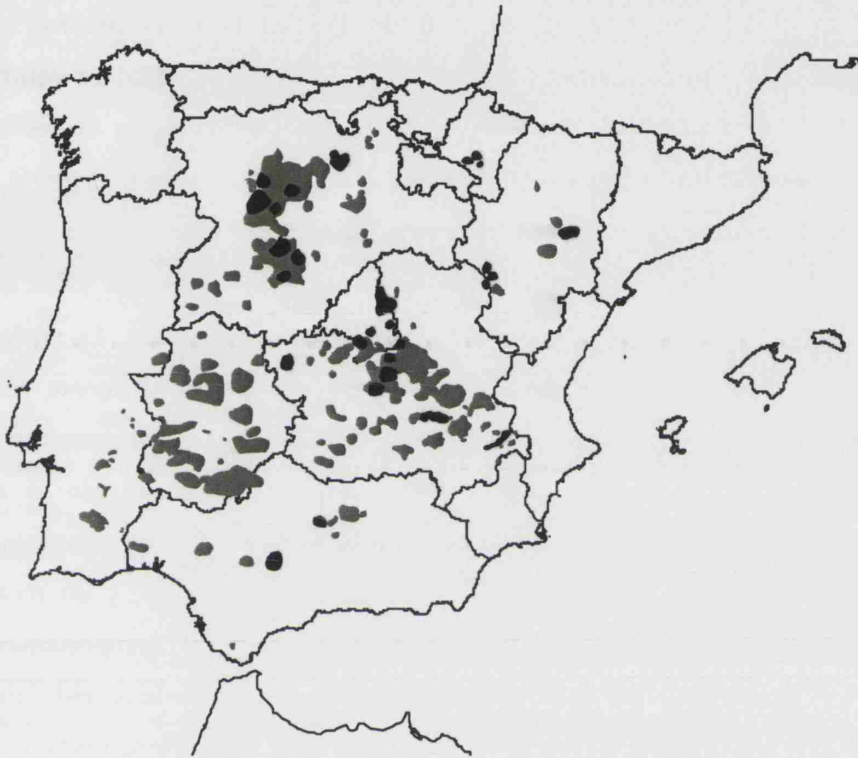
La Península Ibérica puede ser dividida en varios sectores atendiendo a factores bioclimáticos. En el ámbito de distribución de la Avutarda en la Península es posible distinguir una zona septentrional, situada en el piso bioclimático supramediterráneo, caracterizada por tener un patrón de producción primaria estacional, con primaveras muy productivas e inviernos improductivos; y un fuerte contraste entre el verano templado y el invierno severo; y una zona meridional, en los pisos mesomediterráneo y termomediterráneo, con veranos muy calurosos y secos e inviernos templados (Font

1983). La división de la Península seguida en este estudio distingue entre una zona septentrional, que comprende la Submeseta Norte (piso supramediterráneo) y una zona meridional (piso mesomediterráneo y termomediterráneo), que comprende la Submeseta Sur y la Depresión del Guadalquivir y del Ebro.

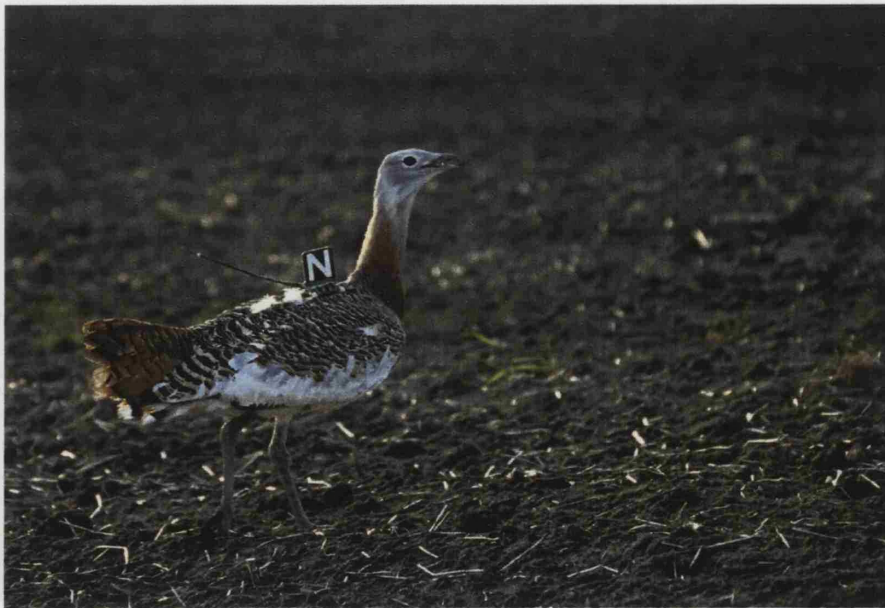
### **Marcaje y radio-seguimiento**

Entre 1998 y 2004 fueron estudiados 99 machos adultos: 35 en Madrid, 30 en Castilla-La Mancha, 23 en Castilla y León, ocho en Andalucía y tres en Aragón. La muestra fue completada con 28 pollos estudiados en el mismo periodo que superaron los tres años de vida, edad a partir de la cual fijan su comportamiento migrador (ver capítulo sexto): 19 en Madrid, cuatro en Castilla-La Mancha, dos en Andalucía y dos en Navarra. Los individuos adultos fueron capturados, de enero a marzo, con una red desplegada mediante cohetes (22 de los madrileños marcados en 1997 y 1998 por Alonso *et al.* 2001); y los pollos, en julio, a mano (para ver detalles sobre la captura de jóvenes ver el capítulo sexto). Estas técnicas de marcaje han sido probadas y utilizadas con éxito por Alonso *et al.* (1995), Martín (1997), Alonso *et al.* (2000), Morales (2000) y Martín (2001). Los detalles sobre la captura y marcaje pueden ser consultados en los trabajos mencionados. Cada individuo capturado fue marcado con placas plásticas de identificación visual a distancia (sujetas al ala en el caso de los pollos o dorsales y pegadas al emisor en el caso de los machos adultos, Figura 2.3) y con un emisor de radio de tres a seis años de duración (Biotrack) fijado al dorso del ave mediante un arnés elástico. En ningún caso se apreciaron alteraciones en el plumaje o en el comportamiento del individuo como resultado del marcaje.

Adicionalmente fueron incorporados los datos procedentes de 15 machos (10 adultos y cinco pollos de más de tres años de edad) marcados y estudiados en Villafáfila, Zamora, entre 1991 y 1995 (para más detalles ver Alonso *et al.* 1995; Morales *et al.* 2000), lo que totalizó una muestra de 142 machos: 109 machos capturados de adultos y 33 pollos. En la Tabla 2.2 se detalla la distribución provincial y el número total de individuos marcados.



**Figura 2.2.** Mapa de la Península Ibérica mostrando la distribución de la Avutarda Común en la época prenupcial (manchas grises) y los grupos reproductores con machos marcados estudiados (manchas negras).



**Figura 2.3.** Macho adulto inmediatamente después de ser marcado.

Entre 1998 y 2004 se realizaron controles periódicos, como mínimo uno al mes, para localizar a los individuos radio-marcados. El intervalo mensual de control ha sido empleado con éxito en trabajos previos que describen la migración de los machos en Villafáfila y Madrid (Alonso *et al.* 2000; Morales *et al.* 2000; Alonso *et al.* 2001). El equipo empleado para realizar los controles terrestres consistió en un vehículo todo-terreno, prismáticos 10x42, telescopio 20-60x y un receptor de radio (Telonics TR 2 con escáner TS-1) con antena direccional tipo "H" de dos elementos (Telonics). La posición de los ejemplares se determinó por observación directa, técnica particularmente efectiva para animales que pueden ser visualizados a distancia sin alterar su comportamiento (White & Garrot 1990); una vez que el individuo radio-marcado era visualizado se anotaba su posición en coordenadas UTM, con una precisión de 100 m, empleando mapas topográficos del Servicio Geográfico del Ejército, escala 1:50.000, y un receptor GPS (Garmin); también fue registrado el tamaño de bando, el comportamiento y las características de hábitat. Excepcionalmente, cuando algún individuo radio-marcado no pudo ser observado, se estimó su posición mediante triangulación, usando dos o más direcciones obtenidas desde localizaciones alejadas de la posición del emisor (White & Garrot 1990). En aquellos casos en los que algún individuo no era localizado desde tierra se procedió a la radio-localización aérea, método probado y desarrollado por Alonso *et al.* (1996b), empleando avionetas (Beechcraft Bonanza E-24) a las que se instaló una antena direccional tipo Yagi de tres elementos y una antena omnidireccional. Este método constituye el más adecuado para localizar animales durante su dispersión o migración o cuando existen movimientos de media distancia (de más de 10 km) en un corto periodo de tiempo (White & Garrot 1990).

**Tabla 2.2.** Número de machos del estudio, edad a la que fueron marcados y número de grupos reproductores, por Comunidades Autónomas y Provincias, en los que se establecieron.

Comunidad Autónoma Provincia	Nº de grupos reproductores con individuos marcados	Nº de individuos		Total
		Adultos	Jóvenes	
Navarra	2	0	2	2
Burgos	2	2	1	3
León	1	0	1	1
Zamora	7	10	4	14
Valladolid	5	18	0	18
Salamanca	1	3	0	3
<b>Castilla y León</b>	<b>16</b>	<b>33</b>	<b>5</b>	<b>38</b>
<b>Zaragoza</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>3</b>
<b>Madrid</b>	<b>9</b>	<b>35</b>	<b>19</b>	<b>54</b>
Guadalajara	3	3	3	6
Toledo	8	18	1	19
Albacete	2	9	0	9
<b>Castilla-La Mancha</b>	<b>13</b>	<b>30</b>	<b>4</b>	<b>34</b>
Córdoba	1	3	0	3
Sevilla	2	5	2	7
<b>Andalucía</b>	<b>3</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>10</b>
<b>Total</b>	<b>44</b>	<b>109</b>	<b>33</b>	<b>142</b>

### Análisis de datos

Se consideraron sedentarios aquellos individuos que permanecieron durante todo el ciclo biológico anual en el área de campeo de su grupo reproductor. Éste se define como el espacio continuo que comprende las zonas en las que los miembros del mismo grupo de machos reproductores desarrollan sus actividades a lo largo del año. Las áreas de campeo de los grupos reproductores fueron identificadas mediante el conjunto de localizaciones de los individuos marcados. Generalmente, estas áreas pueden ser diferenciadas por la existencia de límites fisiográficos constituidos por barreras naturales (tesos, cerros, arroyos, ríos, bosques, etc.) y/o artificiales (núcleos urbanos, carreteras, vías de ferrocarril, etc.) (Morales 2000).

El área postreproductiva comprende la zona (o zonas) principales de residencia entre los movimientos de salida y de retorno al área de reproducción. En esta área los individuos migradores invierten la época de descanso reproductivo y en ellos desarrollan sus actividades habituales de alimentación y descanso. Las áreas postreproductivas se caracterizan por poseer una continuidad ambiental y fisiográfica que las hace diferenciables (Berthold 2001).

Para examinar el tamaño de los desplazamientos se calculó la distancia lineal existente entre la localización UTM de cada individuo en abril, es decir durante el periodo de exhibición nupcial y apareamiento (Hidalgo & Carranza 1990; Hellmich 1991; Morales 2000); y la localización UTM en el área postreproductiva: estival, en el periodo julio-septiembre; e invernal: en el periodo noviembre-enero. La dirección de los desplazamientos y el desnivel entre la zona de cría y la postreproductiva fueron determinados utilizando las localizaciones UTM mencionadas anteriormente y el Mapa Digital de España Vector-Raster escala 1:250.000 (Centro Geográfico del Ejército 1999). La estadística circular de las direcciones migratorias fue analizada con el programa Oriana (Kovach Computing Services). La significación de la dirección migratoria fue evaluada mediante la prueba de Rayleigh y la comparación entre dos o más direcciones mediante la prueba de Watson-Williams. El resto de pruebas estadísticas se realizaron mediante el programa SPSS (SPSS 1999).

Para determinar la fidelidad interanual al área de agregación estival u otoñal se utilizó el porcentaje de machos que año tras año utilizaron, temporal y espacialmente, la misma zona postreproductiva. La cronología de inicio o final de la migración fue obtenida calculando el promedio entre la última fecha de presencia en el área de reproducción y la primera fecha de ausencia en ese área o de presencia en el área postreproductiva. Además, con el fin de obtener una fecha detallada del inicio de los desplazamientos posnupciales se realizaron controles semanales de los machos adultos marcados de Madrid durante abril, mayo y junio de los años 1999 a 2003. La semana de salida de cada individuo fue determinada calculando la media de la semana de salida de los años en que se registró el inicio de la migración estival.

Los patrones de migración fueron comparados atendiendo a factores bioclimáticos y se estableció la siguiente división: los machos pertenecientes a grupos reproductores situados en los pisos bioclimáticos termomediterráneo y mesomediterráneo (Submeseta Sur, Depresión del Guadalquivir y del Ebro) fueron considerados como “meridionales” y

los situados en el piso supramediterráneo, los de la Submeseta Norte, como “septentrionales”. Tellería *et al.* (2001) emplearon sectores muy similares para ver las diferencias entre los patrones de migración de los passeriformes forestales ibéricos. Estos autores distinguieron entre “mesetas norteñas”, que comprenden la Submeseta Norte y Pirineos y “llanuras meridionales” que comprenden la Submeseta Sur, la Depresión del Guadalquivir y la del Ebro.

Para comprobar si la distancia de migración tiene influencia sobre el resto de variables analizadas, los machos migradores meridionales se clasificaron en dos grupos: (1) migradores próximos, aquellos que abandonaron las áreas de reproducción y se desplazaron a zonas adyacentes a las anteriores, como los que se mueven en el seno de la ZEPA de las Estepas Cercalistas de los ríos Jarama y Henares (Madrid), cuyos grupos reproductores han sido considerados como una “unidad poblacional” (Martín 2001); y (2) migradores lejanos aquellos que abandonaron las áreas de reproducción y se dirigieron hacia zonas no adyacentes a las anteriores. De forma similar, García *et al.* (2004) utilizaron la distancia de migración para distinguir los movimientos del Sisón Común en la Península Ibérica y realizaron la siguiente clasificación: (a) movimientos de corta distancia (inferiores a 50 km); (b) movimientos de media distancia (entre 50 y 200 km) y movimientos de larga distancia (más de 200 km).

## **RESULTADOS**

### **Sedentarios vs. Migradores. Constancia del comportamiento migrador**

El 70% ( $n = 99$ ) de los machos abandonó en algún momento del ciclo anual el área de campeo del grupo reproductor (un 68% durante el verano y tan solo un 2% en invierno) y fueron considerados migradores. El 30% ( $n = 43$ ) restante fueron sedentarios, es decir no abandonaron en ningún momento del ciclo biológico el área de campeo del grupo reproductor y realizaron desplazamientos inferiores a los 7 km a lo largo de todo el ciclo anual. Un solo macho cambió su comportamiento entre migrador y sedentario, el resto no varió su comportamiento migratorio (Figura 2.4).

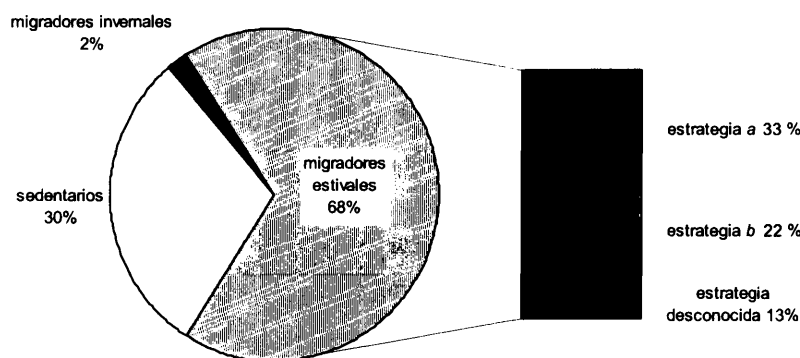
La estrategia de regreso al área del grupo reproductor pudo ser determinada en una muestra de 86 migradores estivales. El resto de migradores estivales ( $n = 11$ ) no aportó información en este sentido debido a la muerte o desaparición del individuo o por fallo del

emisor en el área posreproductiva. Han sido identificadas dos estrategias de regreso al área del grupo reproductor desde las áreas de descanso estival:

(a) Estrategia *a*: los que regresaron directamente desde el área posreproductiva al área de reproducción, seguida por un 33% (n = 47) de los individuos. Entre estos, se diferenciaron dos clases en función del uso del área posreproductiva: estrategia *a1*, los que sólo pasaron el periodo estival, seguida por el 24% (n = 34) de los machos; y estrategia *a2*, los que pasaron el verano y el otoño en el área posreproductiva, comportamiento mostrado por el 9% (n = 13) de los machos.

(b) Estrategia *b*: los que migraron desde el área estival hacia una área otoñal, desde la que se incorporaron al área de reproducción a lo largo del invierno (de diciembre a marzo), seguida por el 22% (n = 31) de los machos.

Un 5,8% (n = 5) de los machos varió en diferentes años el modo de regreso al área de reproducción, cambiando entre las estrategias *a* y *b*.



**Figura 2.4.** Porcentaje de individuos sedentarios, migradores invernales y migradores estivales (cuadrados: estrategia de regreso *a*; líneas verticales: estrategia de regreso *b*; y líneas horizontales: sin estrategia de regreso identificada) de la muestra total de machos.

#### Fidelidad a las áreas estivales

El 94% de los machos se mostraron fieles a las áreas estivales, repitiendo, en años consecutivos, el área estival seleccionada.

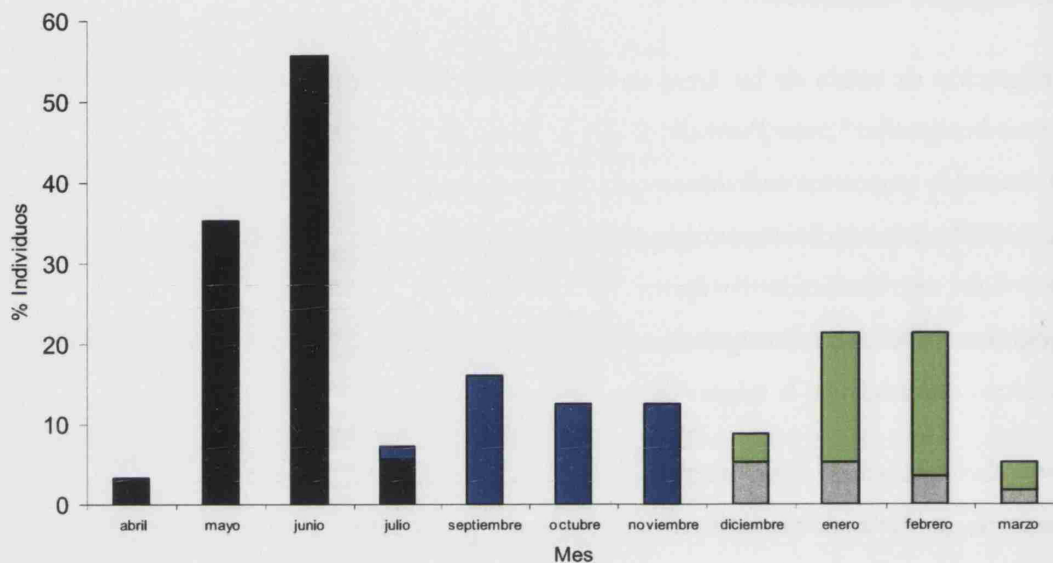
### **Cronología de migración**

La migración de salida de las áreas de cría (“migración posnupcial” *sensu* Bernis 1966a u “outward migration” *sensu* Berthold 2001) se inició en la segunda quincena de abril (Figura 2.5). Son muy pocos los individuos que comenzaron la migración en ese mes, tan solo un 3%. El 90% de los individuos migradores abandonaron el área de reproducción en mayo y junio, una vez finalizada la época de apareamiento. La permanencia de individuos migradores en el área de reproducción se prolongó hasta julio, si bien son pocos los individuos que iniciaron la migración en ese mes (5,6%).

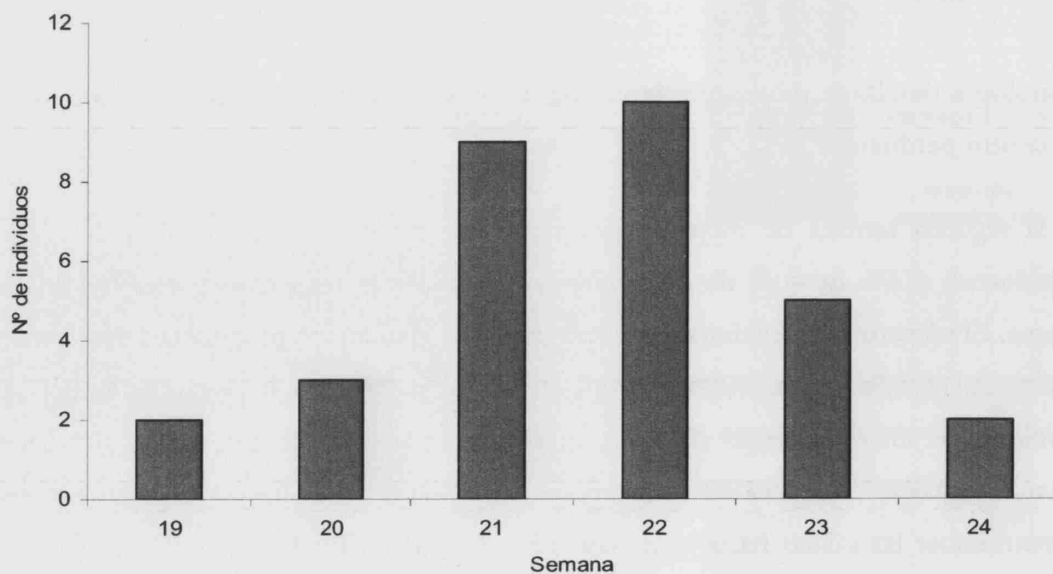
La partida del área postreproductiva, y por tanto del inicio de la migración de retorno hacia el área de reproducción (“migración prenupcial” *sensu* Bernis 1966a o “return migration” *sensu* Berthold 2001) resultó muy escalonada: entre septiembre y noviembre regresaron los machos que siguen la estrategia *a1*, es decir aquellos que se incorporan al área del grupo reproductor a lo largo del otoño. En un solo caso un individuo regresó al área del grupo reproductor a final de julio. Desde diciembre y hasta marzo se producen las llegadas de los machos que siguen las estrategias *a2* y *b*; y en enero y febrero llegaron el 40% del total de individuos migradores. En marzo todavía se produjo la incorporación del 5,2% de los individuos migradores.

### **Cronología detallada del inicio de la migración estival en los grupos reproductores del centro peninsular**

En la segunda semana de mayo se detectaron las primeras salidas del área del grupo reproductor, el 6% ( $n = 2$ ) de los individuos iniciaron la migración posnupcial en esa semana. El número de individuos que inició la migración aumentó progresivamente hasta la semana 22 (dividida entre mayo y junio) en la que se observó la mayor frecuencia de abandono del área del grupo reproductor, correspondiente a un 31% ( $n = 10$ ). En la semana siguiente decreció el número de individuos que iniciaron la migración, manteniéndose las salidas hasta la tercera semana de junio. En la Figura 2.6 se detalla el número de individuos por semana que abandonaron el área de reproducción.

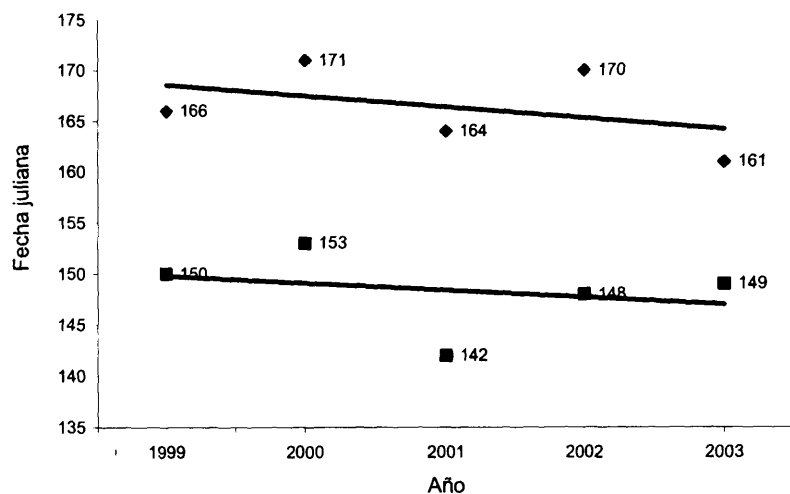


**Figura 2.5.** Cronología de la migración de los machos migradores: (a) Columnas negras: porcentaje mensual de salidas del área de reproducción; (b) Columnas azules: porcentaje mensual de llegadas al área de reproducción de individuos con estrategia *a1*; (c) Columnas grises: porcentaje mensual de llegadas al área de reproducción de individuos con estrategia *a2*; (d) Columnas verdes: porcentaje mensual de llegadas al área de reproducción de individuos con estrategia *b*.



**Figura 2.6.** Frecuencia semanal de inicio de la migración estival de los machos del centro peninsular en el periodo 1999-2003 ( $n = 32$ ). Semana 19 = segunda semana de mayo; semana 22 = primera semana de junio)

Al comparar el promedio de las fechas de inicio de la migración y el promedio de las fechas de eclosión (Figura 2.7); se observó que el inicio de la migración ocurrió entre dos y tres semanas antes de la eclosión de los pollos (media = 18 días, DT = 4,24). Parece existir una sincronía intra-anual entre el inicio de la migración estival y la eclosión de los huevos. La serie estudiada de 5 años no permite obtener resultados concluyentes a este respecto, pero podría existir una correlación entre la fecha del inicio de la migración estival y la eclosión de los pollos ( $r_s = 0,5$ ,  $P = 0,391$ ;  $n = 5$ , coeficiente de correlación de Spearman).



**Figura 2.7.** Comparación entre la fecha promedio de inicio de la migración (cuadrados) y la fecha promedio de eclosión (rombos) en los grupos reproductores del centro peninsular (periodo 1999-2003).

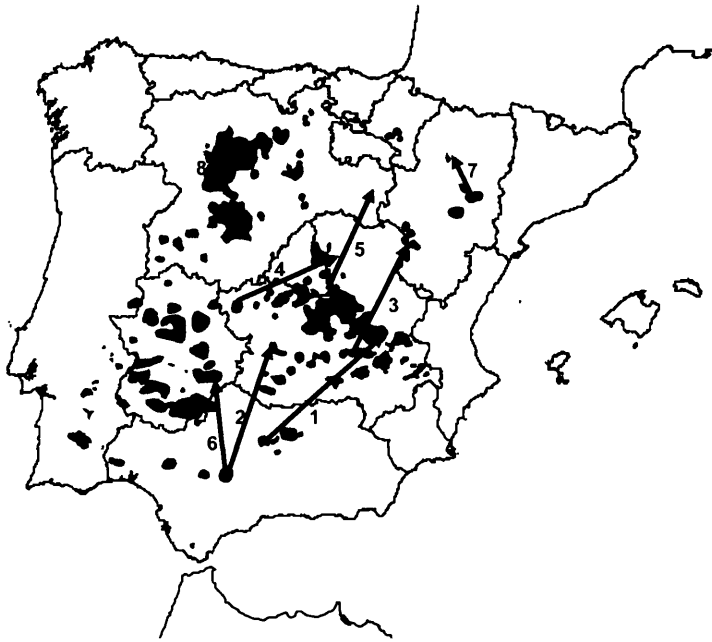
### **Distancia de migración**

#### *Distancia entre el área de reproducción y el área estival*

La distancia recorrida por los machos que abandonaron el área de campeo del grupo reproductor fue desde los 7 km hasta los 246 km ( $n = 96$ , mediana = 55,69, DT = 62,41). Los desplazamientos estivales máximos correspondieron a los siguientes individuos (Figura 2.8):

- (a) Macho del grupo reproductor de Bujalance (Córdoba): migración posnupcial desde la campiña cordobesa de Bujalance a los llanos manchegos de Albacete, remontando el Guadalquivir. Describió una trayectoria mínima 261 km, con una escala intermedia en Úbeda, a 111 km de Bujalance y a 150 km de Barrax en Albacete.
- (b) Macho del grupo reproductor de Osuna (Sevilla): migración posnupcial desde la Campiña de Sevilla hasta el Parque Nacional de Cabañeros, línea de vuelo de 236 km, cruzando Sierra Morena.
- (c) Macho de Munera (Albacete): migración posnupcial desde La Mancha hasta Monreal del Campo (Teruel), cruzando la Serranía de Cuenca, línea de 207 km.
- (d) Macho de Calera (Toledo): migración posnupcial desde el extremo occidental de la provincia de Toledo hasta La Alcarria, en Guadalajara, 195 km, remontando el río Tajo.
- (e) Macho de Fuentidueña de Tajo (Madrid): migración desde las terrazas del río Tajo hasta el Campo de Gómara (Soria), 173 km.

Los desplazamientos estivales mínimos fueron de 7,3 km, correspondiente a un macho de Valladolid; y de 7,7 km, correspondiente a un macho de Burgos.



**Figura 2.8.** Desplazamientos estivales máximos de machos de Avutarda Común en diversas regiones españolas. De mayor a menor distancia recorrida: (1) macho de Bujalance, Córdoba; (2) macho de Osuna, Sevilla; (3) macho de Munera, Albacete; (4) macho de Calera, Toledo; (5) macho de Fuentidueña de Tajo, Madrid; (6) macho de Osuna, Sevilla; (7) macho de Monegros, Zaragoza; y (8) macho de Tierra de Campos, Valladolid.

#### *Distancia entre el área estival y el área otoñal*

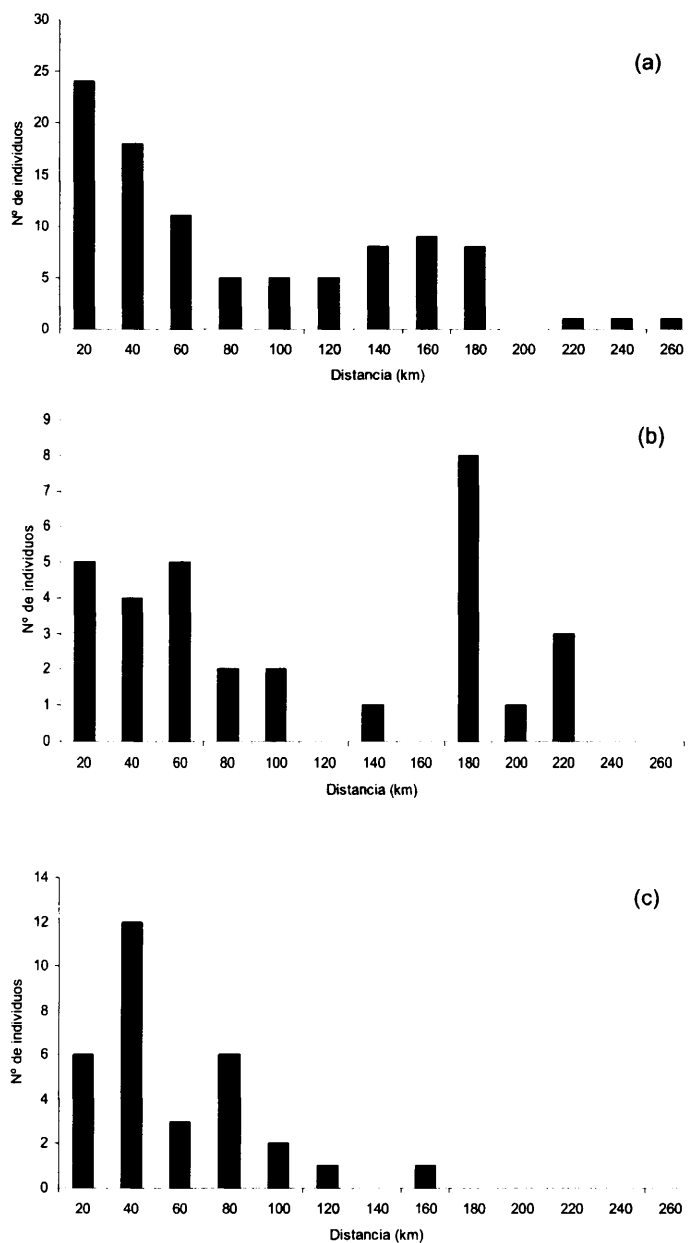
La distancia recorrida por los individuos que siguieron una estrategia *b* (es decir, aquellos que realizaron un desplazamiento desde el área estival al área otoñal) fue desde los 8 km hasta los 210 km ( $n = 31$ , mediana = 71,7, DT = 72,31) (Figura 2.9 b). La mayor distancia entre el área estival y el área otoñal fue de 210 km y correspondió a un macho reproductor en Guadalajara, veraneante en el Campo de Gómara, Soria, e invernante en la Mesa de Ocaña, Toledo. La menor distancia entre el área estival y el otoñal fue de 8 km y correspondió a un individuo residente en la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares (Madrid) y a otro de Villafáfila (Zamora).

*Distancia entre el área otoñal y el área del grupo reproductor.*

La distancia entre el área otoñal y el área de reproducción de los individuos que siguieron la estrategia *b* tuvo un gradiente muy amplio: desde los 8 km hasta los 154 km ( $n = 31$ , mediana = 35,65, DT = 34,92) (Figura 2.9 c). La mayor distancia entre el área otoñal y el área del grupo reproductor fue de 154 km y correspondió a un macho invernante en la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares y reproductor en Campillo de Dueñas, Guadalajara. La menor distancia entre el área otoñal y el área de reproducción fue de 8 km, en Tierra de Campos, al norte de Valladolid.

**Altitud**

La altitud del área de reproducción de los migradores fue desde un mínimo de 147 m a un máximo de 1.142 m ( $n = 96$ , media = 636, DT = 186) y la del área estival desde 187 m a 1184 m ( $n = 96$ , media = 797, DT = 218), existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre ambas ( $Z = 7,1$ ,  $P < 0,000$ , prueba de Wilcoxon para datos apareados). La altitud media del área otoñal de los migradores con estrategia *b* (los que van desde un área estival a un área otoñal) fue desde un mínimo de 162 m hasta un máximo de 897 m ( $n = 31$ , media = 728, DT = 126), existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre la mediana de la altitud del área otoñal y la mediana de altitud del área estival ( $Z = 4,1$ ,  $P < 0,000$ , prueba de Wilcoxon para datos apareados). También existe una diferencia estadísticamente significativa entre la mediana de altitud del grupo reproductor y la mediana de altitud del área otoñal ( $Z = 2,5$ ,  $P = 0,01$ , prueba de Wilcoxon para datos apareados).



**Figura 2.9.** Distribución de frecuencias de la distancia de la línea de vuelo: (a) entre el área de campeo del grupo reproductor y el área de descanso estival de los machos migradores ( $n = 96$ ); (b) entre el área estival y el área otoñal de los machos migradores con estrategia de regreso *b* ( $n = 31$ ); y (c) entre el área otoñal y el área del grupo reproductor de los machos migradores con estrategia *b* ( $n = 31$ ).

### **Desnivel entre áreas**

#### *Desnivel entre el área del grupo reproductor y el área estival*

La diferencia de altitud existente entre el área del grupo reproductor y el área estival presenta un gradiente que fue desde un mínimo de -229 m (área estival a menor altitud que el área del grupo reproductor) hasta un máximo de 656 m ( $n = 96$ , media del desnivel = 160,87,  $DT = 166,65$ ). Los desniveles máximos correspondieron a los siguientes individuos (Figura 2.10 a):

- (a) Macho del grupo reproductor de Calera y Chozas (Toledo): superó un desnivel de 656 m, entre las terrazas del río Tajo, situadas a 406 m y las laderas de la Sierra de Gredos, situadas a 1052 m.
- (b) Macho del grupo reproductor de Quer (Guadalajara): superó un desnivel de 449 m entre la Campiña de Guadalajara, a 735 m, y el Campo de Gómara, Soria, a 1.184 m.
- (c) Macho del grupo reproductor de Esquivias (Toledo): superó un desnivel de 448 m, entre las terrazas del río Tajo, a 671 m, y las del río Duero, en el Campo de Gómara (Soria), situadas a 1.119 m.
- (d) Macho del grupo reproductor de Osuna (Sevilla): superó un desnivel de 436 m entre la Campiña de Sevilla, a 166 m, y las rañas del Parque Nacional de Cabañeros (Ciudad Real) a 602 m.
- (e) Macho del grupo reproductor de Bujalance (Córdoba): superó un desnivel de 420 m entre la campiña cordobesa, a 275 m, y los llanos manchegos de Albacete, a 695 m.

#### *Desnivel entre el área de descanso estival y el área de descanso otoñal*

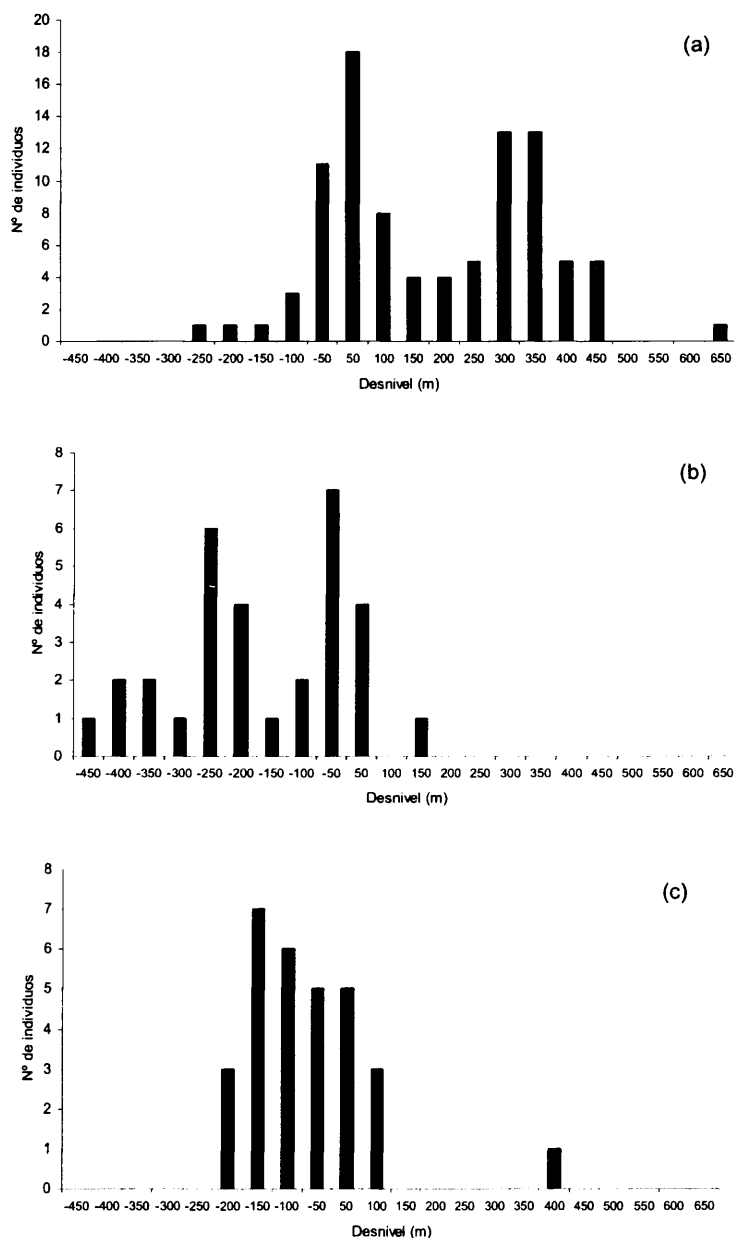
Los machos que siguieron la estrategia *b* ( $n = 31$ ), aquellos que se dirigieron desde un área estival hacia un área otoñal, se desplazaron al final del verano o en otoño a zonas situadas a menor altitud, el rango del desnivel fue desde un mínimo de -413 m a un máximo de 116 m ( $n = 31$ , media del desnivel = -144,80,  $DT = 143,47$ ). Los desniveles máximos correspondieron a los siguientes individuos (Figura 2. 10 b):

- (a) Macho del grupo reproductor de Quer (Guadalajara): desnivel de -413 m entre el área estival del Campo de Gómara, Soria, a 1.184 m, y el área otoñal de la Mesa de Ocaña, Toledo, a 771 m.
- (b) Macho del grupo reproductor de Fuentidueña: desnivel de 116 m entre el área estival de Almoquera, Guadalajara, y el área otoñal de Horcajo de Santiago (Cuenca).

*Desnivel entre el área otoñal y el área del grupo reproductor*

El rango del desnivel entre el área otoñal y el área de reproducción fue desde un mínimo de -188 m a un máximo de 371 (n = 31, media = -39,06, DT = 109,29). Los desniveles máximos correspondieron a los siguientes individuos (Figura 2. 10 c):

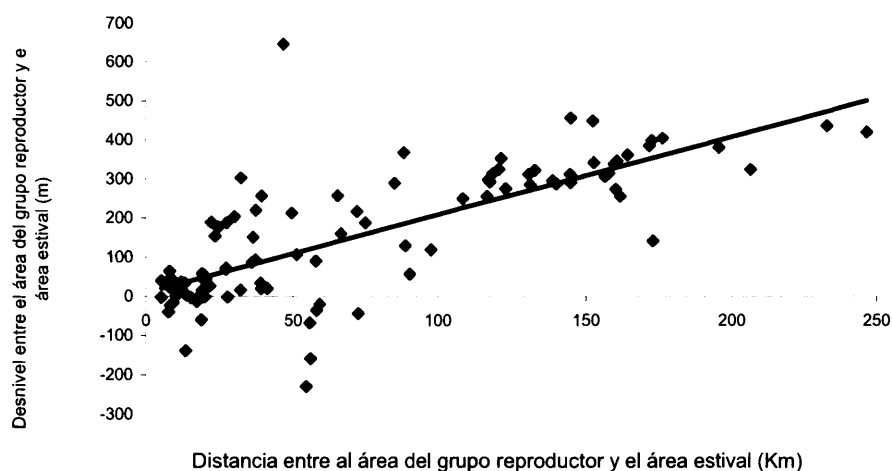
- (a) Macho invernante en la ZEPA de las Estepas Cerealistas del Jarama-Henares y reproductor en Campillo de Dueñas, Guadalajara. Área de reproducción situada a 371 m por encima de la de invernada.
- (b) Macho invernante en Horcajo de Santiago (Cuenca) y reproductor en Fuentidueña de Tajo (Madrid). Área de reproducción situada a 188 m por debajo de la de invernada.



**Figura 2.10.** Distribución de frecuencias del desnivel: (a) entre el área de campeo del grupo reproductor y el área estival del conjunto de machos migradores estivales ( $n = 96$ ); (b) entre el área de descanso otoñal y el área de campeo del grupo reproductor de los machos migradores que siguen la estrategia *b* ( $n = 31$ ); y (c) entre el área estival y el área otoñal de los migradores que siguen la estrategia *b* ( $n = 31$ ).

### Relación entre la distancia y el desnivel en la migración estival

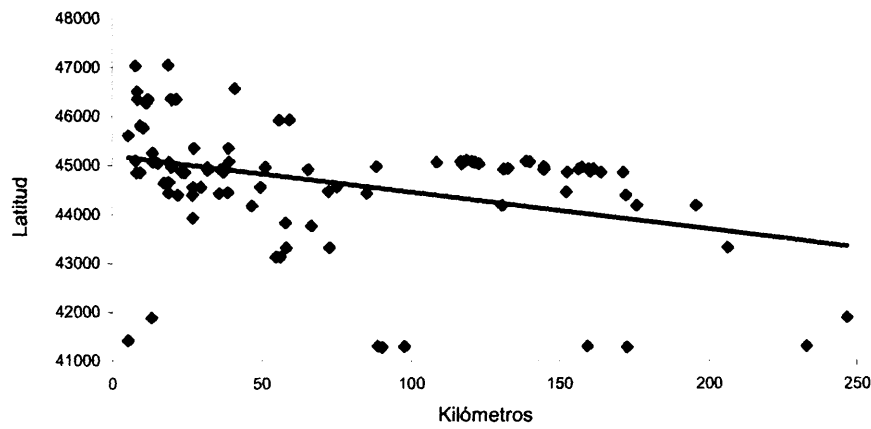
Existe una fuerte correlación positiva entre la distancia de migración estival recorrida por cada individuo y la diferencia de altitud existente entre el área del grupo reproductor y el área estival ( $r_s = 0,753$ ,  $P < 0,01$ ,  $n = 96$ , Coeficiente de correlación de Spearman). Los individuos que realizaron los desplazamientos más largos se desplazaron en verano a zonas situadas a mayor altitud que las zonas de reproducción, es decir, cuanto mayor fue el desplazamiento, mayor fue el desnivel superado (Figura 2.11).



**Figura 2.11.** Relación entre la distancia de migración posnupcial y el desnivel entre el área del grupo reproductor y el área estival.

### Relación entre la distancia de migración y la latitud del área de reproducción

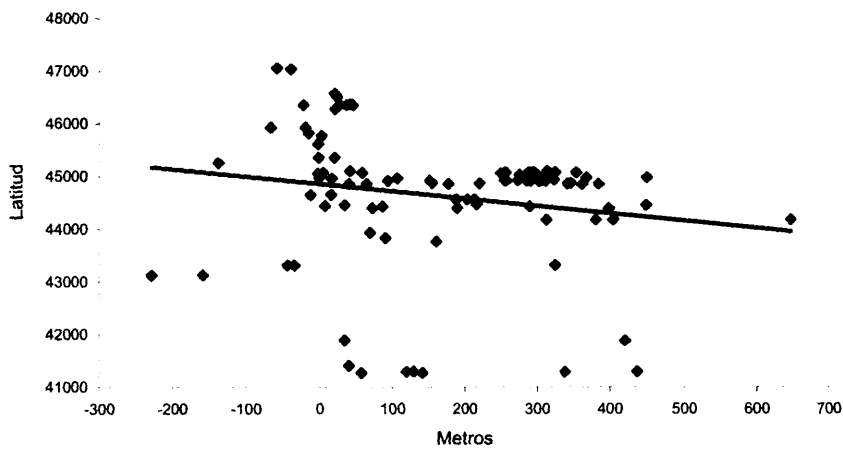
Existe una correlación negativa entre la latitud a la que se encuentra el grupo reproductor y la distancia de la migración estival ( $r_s = -0,358$ ,  $P < 0,01$ ,  $n = 96$ , coeficiente de correlación de Spearman). Cuanto mayor fue la latitud del área del grupo reproductor, menor fue la distancia recorrida en la migración estival. (Figura 2. 12).



**Figura 2.12.** Relación entre la distancia de migración estival de cada macho y la latitud a la que se encuentra su grupo reproductor.

**Relación entre el desnivel de migración y la latitud del área de reproducción**

Existe una correlación negativa entre la latitud del grupo reproductor y el desnivel de la migración estival ( $r_s = -0.289$ ,  $P = 0,004$ ,  $n = 96$ , coeficiente de correlación de Spearman). Cuanto mayor fue la latitud del área del grupo reproductor, menor fue el desnivel entre esta y el área estival (Figura 2. 13)



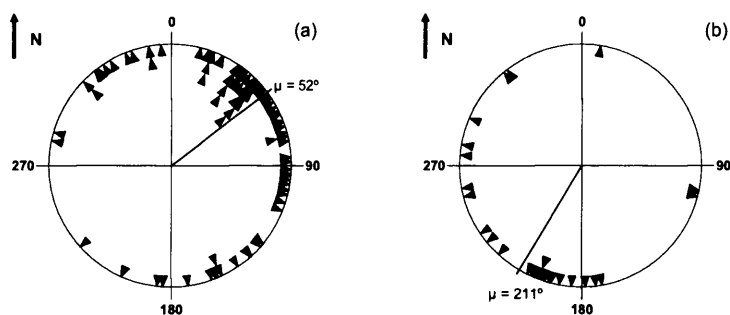
**Figura 2.13.** Relación entre la latitud del área del grupo reproductor y el desnivel entre el área del grupo reproductor y el área estival.

### Dirección de la migración

La dirección principal del desplazamiento entre el área de reproducción y el área estival fue noreste, con media de  $52^\circ$  ( $n = 96$ ,  $Z = 34,123$ ,  $DT = 58^\circ$ ,  $P < 0.01$ , prueba de Rayleigh). Los resultados indican que existe una dirección preferente en la migración estival (Figura 2.14 a).

La dirección principal del desplazamiento entre el área estival y el área otoñal (estrategia *b*) fue suroeste, con media de  $211^\circ$  ( $n = 31$ ,  $Z = 11,217$ ,  $DT = 57^\circ$ ,  $P < 0.01$  prueba de Rayleigh). Los resultados indican que existe una dirección preferente en la migración otoñal (Figura 2.14 b).

La dirección principal del desplazamiento entre el área de descanso otoñal y el área del grupo reproductor (estrategia *b*) fue noreste, con media de  $352^\circ$  ( $n = 31$ ,  $Z = 6,336$ ,  $DT = 72^\circ$ ,  $P = 0,001$ , prueba de Rayleigh). Los resultados indican que existe una dirección preferente en la migración otoñal.



**Figura 2.14.** Distribución circular y media de las direcciones de migración: (a) entre el área del grupo reproductor y el área estival; (b) entre el área de estival y el área otoñal (estrategia *b*).

**Variación del comportamiento migratorio en función del piso bioclimático del área de reproducción**

*Proporción de migradores y sedentarios. Estrategia de regreso al área del grupo reproductor.*

El 78% de los machos meridionales fueron migradores estivales frente a un 38% de los septentrionales. Respecto a los sedentarios, en la zona meridional lo fueron el 22% frente al 54% de la septentrional. Además en esta última zona fue identificado un patrón de migración exclusivo: la migración invernal, realizada por tan solo un 8% de los individuos (Tabla 2.3). El piso bioclimático en el que se encuentra el grupo reproductor y la proporción de individuos migradores/sedentarios son dependientes ( $\chi^2 = 13,86$ ,  $P < 0,000$ ), existe por tanto una clara asociación entre el número de individuos migradores/sedentarios y el piso bioclimático en el que se encuentra el área del grupo reproductor al que pertenecen.

En cuanto a la relación existente entre la estrategia de regreso al área del grupo reproductor y el piso bioclimático, se observó que entre los machos septentrionales las tres estrategias de regreso (*a1*, *a2* y *b*) son seguidas por un número similar de individuos mientras que en los meridionales se apreció un orden en cuanto al número de individuos que siguió cada una de las estrategias: el 48% regresó al área del grupo reproductor en otoño (estrategia *a1*); el 39% regresó en invierno, previo paso por una zona de otoñal (estrategia *b*); y el 15% regresó en invierno desde las zona estival-otoñal (estrategia *a2*) (Tabla 2.3). La estrategia de regreso al área del grupo reproductor de los migradores estivales y la latitud resultaron variables independientes ( $\chi^2 = 5,88$ ,  $P = 0,053$ ), no parece existir una asociación entre la estrategia de regreso al área del grupo reproductor (*a1*, *a2* ó *b*) y la latitud a la que se encuentre el grupo reproductor.

**Tabla 2.3.** Número de individuos y proporción (entre paréntesis) de los machos septentrionales y meridionales según el tipo de comportamiento migratorio.

	Piso bioclimático	
	Supramediterráneo	Termo-mesomediterráneo
	Machos septentrionales	Machos meridionales
Número de individuos	39*	102
Indiv. Sedentarios	21 (53,8)	22 (21,5)
Migrador estival	15 (38,4)	80 (78,4)
Migrador invernal	3 (7,6)	0
Migrador <i>a1</i>	3 (23,0)	31 (48,4)
Migrador <i>a2</i>	5 (38,4)	8 (15,5)
Migrador <i>b</i>	5 (38,4)	25 (39,1)

\*Se ha excluido de la muestra de machos septentrionales a un individuo que cambió el área de reproducción del piso mesomediterráneo al supramediterráneo.

#### *Distancia, desnivel y orientación de la migración.*

La distancia media de migración estival de los machos septentrionales fue de 17 km mientras que la de los meridionales fue de 86 km (Figura 2.15), existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre ambas ( $U = 134,5$ ,  $P < 0,000$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney). El desnivel alcanzado por los machos meridionales en la migración estival tuvo una media de 190 m y el de los septentrionales de 10 m, existiendo una diferencia significativa entre ambos ( $U = 183$ ,  $P < 0,000$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney). En cuanto a los individuos que siguen una estrategia de tipo *b*, también encontramos diferencias significativas en cuanto a las distancia y desnivel de la migración otoñal en función del piso bioclimático (Tabla 2. 4).

**Tabla 2.4.** Comparación de los valores medios de distancia y desnivel de migración entre las subpoblaciones septentrional y meridional de Avutarda Común en España, utilizando la prueba de Mann-Whitney.

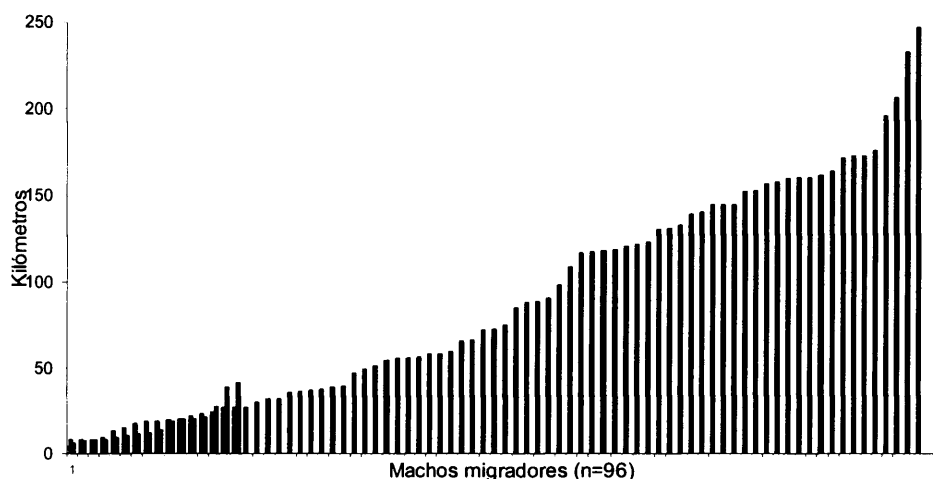
Variables	Grupos Septentrionales				Grupos meridionales				U	P
	Mi	Max	X	DT	Mi	Max	X	DT		
Distancia migración estival (km)	5,3	41,0	17,23	11,54	5,3	246,6	86,99	61,87	134,5	<0,000**
Distancia migración otoñal (km)	7,4	46,0	21,10	15,48	7,4	210,0	110,24	70,12	12,5	0,005**
Distancia migración otoñal (km)	5,0	45,1	17,70	16,82	8,1	110,8	47,25	28,58	20,0	0,018*
Desnivel migración estival (km)	-40	45	10,78	25,22	-229	646	190,50	164,10	183	<0,000**
Desnivel migración otoñal (km)	-31	37	0,60	25,71	-413	116	-169,40	142,34	15	0,008**
Desnivel migración otoñal (km)	-56	3	-16,80	23,42	-188	88	-60,32	85,01	41	0,231

\* Diferencia significativa con  $P < 0,05$ .

\*\* Diferencia significativa con  $P < 0,01$ .

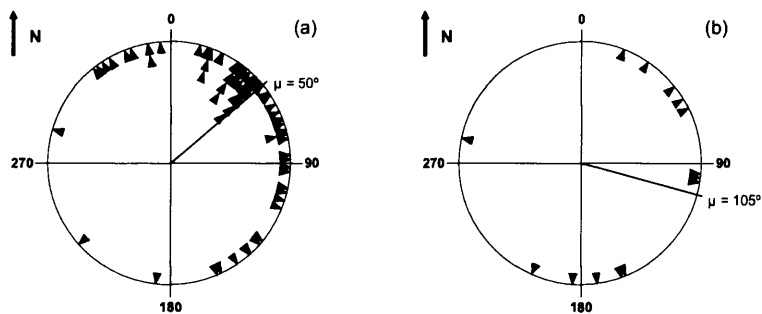
**Tabla 2.5.** Comparación de los valores medios de distancia y desnivel de migración entre las subpoblaciones septentrional y meridional de Avutarda Común en España, utilizando la prueba de Rayleigh.

	Grupos septentrionales				Grupos meridionales			
	Vector	DT	Rayleigh		Vector	DT	Rayleigh Test	
	medio	circular	Z	P	medio	circular	Z	P
Orientación estival (°)	104,99	74,44	2,58	0,073	49,80	47,68	34,36	<0,000**
Orientación otoñal (°)	21,96	71,92	1,03	0,37	207,87	37,14	16,42	<0,000**
Orientación invernal (°)	210,14	93,23	0,35	0,72	351,87	57,73	9,05	<0,000**



**Figura 2.15.** Distancia entre el área de reproducción y el área estival correspondiente a cada individuo estudiado. Columnas azules: machos migradores septentrionales; Columnas negras: machos migradores meridionales.

Los movimientos migratorios de los machos meridionales mostraron una dirección preferente de migración. Sin embargo los machos septentrionales no mostraron ninguna preferencia migratoria (Figura 2.16). La prueba de Watson-Williams indicó diferencias estadísticamente significativas de la dirección de migración estival entre los machos septentrionales y meridionales ( $F = 8,52, P = 0,004$ ).



**Figura 2.16.** Distribución circular y media de las direcciones de migración: (a) entre el área del grupo reproductor y el área de descanso estival de los machos meridionales; y (b) entre el área del grupo reproductor y el área de descanso estival de los machos septentrionales.

**Variación del comportamiento migratorio de los machos meridionales en función de la distancia de migración.**

*Estrategia de regreso al área del grupo reproductor de los migradores próximos o lejanos*

Los machos migradores próximos exhibieron las tres estrategias de regreso: el 40% ( $n = 4$ ) siguió la estrategia *a1*; el 40% siguió la estrategia *a2* ( $n = 4$ ) y el 20% ( $n = 2$ ) siguió la estrategia *b*. Entre los migradores lejanos se aprecia el siguiente orden: el 47% ( $n = 26$ ) regresa al área del grupo reproductor en otoño (estrategia *a1*); el 39% ( $n = 22$ ) regresa en invierno, previo paso por una zona de otoñal (estrategia *b*); y el 14% ( $n = 8$ ) regresa en invierno desde las zona estival-otoñal (estrategia *a2*). La estrategia de regreso al área del grupo reproductor de los migradores meridionales y el tipo de migración (próxima o lejana) son variables independientes ( $\chi^2 = 4,840$ ,  $P = 0,089$ ), no parece existir una asociación entre la estrategia de regreso al área del grupo reproductor y la distancia de migración estival de los machos meridionales.

*Altitud del área de reproducción y del área de invernada*

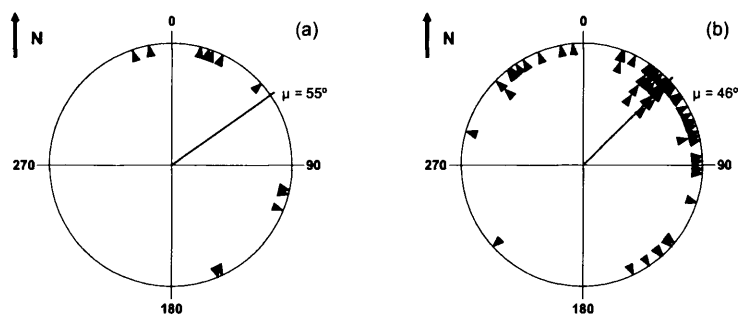
Al distinguir entre migradores próximos y lejanos encontramos que la altitud media del área de reproducción de los migradores próximos es de  $587,83 \pm 212,15$  m ( $n = 12$ ) y la del área estival de  $601,92 \pm 212,63$  m, no existiendo diferencias significativas entre ambas ( $Z = 1,570$ ,  $P = 0,117$ ). En el caso de los migradores lejanos, la altitud media del grupo reproductor es de  $612,76 \pm 182,29$  y la del área estival de  $836,35 \pm 223,70$  m ( $n = 68$ ), apreciándose diferencias significativas entre ambas ( $Z = 6,703$ ,  $P = 0,000$ ).

*Distancia, desnivel y orientación*

Al distinguir entre migradores próximos y lejanos, se obtiene que los primeros efectuaron desplazamientos comprendidos entre los 7 km y los 20 km, con media de  $14,07 \pm 4,79$  km y los segundos entre los 20 km y los 246 km, con media de  $100,90 \pm 57,83$  km.

El desnivel alcanzado por los machos migradores próximos en la migración estival tuvo una media de  $14,08 \pm 32,62$  m y el de los migradores lejanos de  $223,59 \pm 158,22$  m, existiendo una diferencia significativa entre ambos ( $U = 91,500$ ,  $P < 0,000$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney).

Los movimientos de los machos migradores próximos mostraron una dirección preferente de migración (Figura 2.17). La dirección principal del desplazamiento entre el área de reproducción y el área estival es noreste, con media de  $54,96^\circ$  ( $n = 12$ ,  $Z = 3,447$ ,  $DT$  circular =  $63,99^\circ$ ,  $P = 0,028$ ,  $Z = 3,447$ , prueba de Rayleigh). Los machos migradores lejanos también mostraron una preferencia migratoria. La dirección principal del desplazamiento entre el área de reproducción y el área estival es noreste, con media de  $45,89^\circ$  ( $n = 68$ ,  $Z = 32,713$ ,  $DT$  circular =  $49,01^\circ$ ,  $P = 0,000$ ,  $Z = 32,713$ , prueba de Rayleigh). No se encontraron diferencias significativas en la dirección de migración estival entre los machos meridionales próximos y lejanos ( $F = 0,263$ ;  $P = 0,609$ , prueba de Watson-Williams).



**Figura 2.17.** Distribución circular y media de las direcciones de migración entre el área del grupo reproductor y el área de descanso estival: (a) machos migradores “próximos”; (b) machos migradores “lejanos”.

## DISCUSIÓN

### Migración parcial

El presente estudio muestra un patrón generalizado de migración parcial (*sensu* Terrill & Able 1988) de los machos de Avutarda en el contexto peninsular: existe una fracción mayoritaria migradora del 70% y otra sedentaria del 30%; lo que es concordante con los resultados que se obtuvieron en Villafáfila (Alonso *et al.* 1995; Morales *et al.* 2000). Además, los resultados confirman que los cambios estacionales observados en la abundancia de machos de diferentes poblaciones españolas son probablemente debidos a la existencia de movimientos migratorios (Lucio & Purroy 1986; Martín & Martín, 1993; Palacín *et al.* 1996; Martínez 1999) y están en consonancia con lo expresado por Hidalgo (1990), el cual consideraba que las fluctuaciones estacionales en los tamaños de población indicaban la posibilidad de movimientos entre las diferentes poblaciones ibéricas. En este sentido, en Villafáfila se comprobó que los patrones de movimiento identificados se ajustaron a la variación estacional de los machos de Avutarda censados en esta zona (Alonso *et al.* 1995; Morales 2000). En Madrid y zonas limítrofes de Guadalajara y Toledo también se encuentra una asociación entre el comportamiento migratorio y las cantidades de machos contabilizadas en enero, marzo y septiembre (Alonso *et al.* 2005a): por ejemplo, en enero de 2005 fueron censados 334 machos, en marzo 433 y en septiembre 228. Según el patrón descrito en este estudio para los machos del centro peninsular, aproximadamente el 78% son migradores estivales y el 22% son sedentarios. Esto se traduce en que en marzo, en la época prenupcial, se alcanzan los máximos anuales. A final de mayo se inicia la migración estival y a lo largo de septiembre comienza la llegada de los machos migradores, alcanzándose valores en torno al 50% de los machos presentes en la época nupcial. A lo largo del otoño y principios del invierno se van incorporando nuevos machos a las áreas de reproducción (estrategias *a1* y *b*), hasta que en enero llegan hasta el 85% de los machos censados en marzo, mes en el que se recuperan los máximos anuales.

Recientemente se ha observado en la Península Ibérica un comportamiento migratorio en el Sisón Común semejante al de los machos de Avutarda: ambas especies realizan una migración parcial con un gradiente muy amplio de la distancia de migración (García *et al.* 2004; Ponjoan *et al.* 2004). En particular, los Sisones madrileños poseen un patrón de migración en el que las áreas de reproducción (ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares) y las áreas estivales (Barahona, en Soria; y entorno de la laguna de Gallocanta, en Teruel) coinciden con las de los machos de Avutarda (E. García y

M. Morales, com. pers). El paralelismo en el comportamiento migrador apunta a que las Otíidas del centro peninsular podrían haber desarrollado un comportamiento migratorio similar ante condiciones ambientales comunes.

También se encuentran semejanzas con el comportamiento de migración parcial exhibido por los machos de Avutarda Kori *Ardeotis kori* en Namibia, de peso y envergadura similar a los de Avutarda Común: los machos adultos se reúnen en las zonas de exhibición y una vez que concluye este periodo, todos los machos emprenden movimientos amplios, de hasta 150 km. En el Parque Nacional de Ethosa, Namibia, está documentado, mediante el seguimiento de aves radio-marcadas, que 5 de 12 machos adultos abandonaron el Parque al finalizar el periodo nupcial (Osborne & Osborne 2002). En referencia a esta especie, también es conocido el desplazamiento de 607 km durante 7 meses de un macho marcado en el sur de Kenia con un emisor vía satélite, registrándose un desplazamiento máximo entre localizaciones consecutivas de 39 km (Njoroge & Launay 1998). Otras Otíidas de gran envergadura, como la Avutarda India *Ardeotis nigriceps* y la Avutarda Australiana *Ardeotis australis* también realizan desplazamientos estacionales que parecen depender de la aparición de recursos tróficos asociados a las lluvias monzónicas (Rahmani & Manakadan 1986; D. White en Rahmani & Manakadan 1986). La Avutarda Árabe *Ardeotis arabs* del desierto del Sahel se mueve hacia el norte buscando las lluvias de la estación húmeda en junio, septiembre y octubre, después de la crianza, aunque algunos individuos permanecen en el Sahel durante la temporada seca (Urban *et al.* 1986).

### **Constancia en el comportamiento migratorio y fidelidad a las áreas estivales**

En este estudio, únicamente un individuo pasó de migrador a sedentario. La constancia interanual del comportamiento migrador podría indicar que no se trata de una conducta facultativa y que por tanto no parece depender ni de las condiciones ambientales de cada año, ni del éxito reproductivo, ni de la edad del individuo; pudiendo ser un comportamiento regulado genéticamente.

La extremada fidelidad al área postreproductiva mostrada por los machos, los cuales llegaron a seleccionar la misma parcela para pasar el verano en años consecutivos, indica que estos podrían obtener algún tipo de beneficio al seguir esta estrategia. La fidelidad a las áreas postreproductivas parece un fenómeno extendido entre las aves: con frecuencia, los

individuos invernantes son encontrados, año tras año, en las mismas áreas y en ocasiones en el mismo bosque o laguna (revisión de Berthold 2001). Se ha comprobado la existencia de una elevada fidelidad a las áreas de invernada, fundamentalmente entre anseriformes, gruiformes y limícolas (Warnock & Takekawa 1996; Robertson & Cooke 1999; Fox *et al.* 2002; Sazenbacher & Haig, 2002; Alonso *et al.* 2004a). En este sentido, cabe destacar el caso del Ánsar Careto de Groenlandia *Anser albifrons flavirostris* (Wilson *et al.* 1991): aproximadamente el 85% de las aves retornan a los mismos lugares en inviernos sucesivos, no suelen desplazarse del área seleccionada y muestran preferencias por algunas zonas restringidas de todo el área potencial de invernada. Entre los limícolas se encuentra, por ejemplo, el Archibebe Común *Tringa totanus* para el que se han obtenido valores de fidelidad de hasta el 83% (Burton 2000). La fidelidad a las áreas de reproducción puede proporcionar beneficios tales como la adquisición temprana de territorios, el conocimiento de las áreas de alimentación, de la existencia de depredadores o de la aparición de molestias (Greenwood & Harvey 1982); es presumible que algunas de estas ventajas también aparezcan cuando existe fidelidad a las áreas postreproductivas.

La protección de los lugares de invernada es extremadamente importante para la conservación de las especies migradoras (Salathé 1991; Bibby 2003), y aún más cuando la fidelidad a las mismas es tan elevada como en el caso de las avutardas. Por ello, las zonas postreproductivas de la Avutarda Común deberían ser objeto de medidas de conservación específicas.

### **Cronología de la migración**

El inicio de la migración estival ocurrió después de la época de apareamiento y antes de la eclosión de los huevos, como media 18 días antes; es decir, cuando las hembras ya han iniciado la incubación. La partida de los machos hacia las zonas estivales no tiene efectos sobre el éxito reproductivo, el cual sólo depende de las hembras, ya que los machos no contribuyen a la crianza de los pollos. El éxito reproductivo no parece influir, por tanto, en la cronología de la migración posnupcial de los machos. Entre las aves, se ha asociado el orden de migración con el papel desarrollado en el cuidado parental, de forma que el individuo que no ejerce el cuidado parental inicia la migración antes (Myers 1981), lo que se cumple en el caso de la Avutarda. El adelanto de la migración sobre el nacimiento de los pollos podría constituir una estrategia para evitar la competencia con las familias por los

recursos tróficos: por una parte puede ser rentable para los machos no competir con sus posibles descendientes y además obtendrían ventajas siempre y cuando los costes de dicho desplazamiento fuesen asumibles en términos de supervivencia. No obstante, Reynolds & Székely (1997) no encuentran unas razones evolutivas claras de este comportamiento.

La migración estival de los machos de Avutarda posee características que se asemejan a la denominada *migración de muda*, consistente en que al finalizar la época de crianza, tanto jóvenes como adultos, se concentran en localidades que presentan condiciones favorables por su extensión, protección y abundancia de recursos alimenticios donde mudan el plumaje (Bernis 1966a). Este es el caso, por ejemplo, de muchos patos de la familia *Anatidae*: los machos emigran cuando las hembras incuban o tras el nacimiento de los pollos; y las hembras que han fallado en la reproducción y los inmaduros suelen agregarse en las mismas zonas que las de los machos, donde también realizan la muda. Por el contrario, las hembras reproductoras suelen mudar en las áreas de cría (Owen & Black 1990). Esta conducta ha sido descrita en otras 15 familias de aves (Jehl 1990). La migración de los machos de Avutarda guarda semejanzas con este tipo de migración: durante el estío los machos mudan algunas de las rémiges y rectrices; pero no realizan una muda completa, las aves nunca pierden la capacidad de vuelo (datos propios) y, al contrario de lo descrito anteriormente, las hembras, aunque hayan fracasado en la reproducción, no realizan una migración estival (ver capítulo cuarto).

#### **Distancia de migración, latitud y desnivel entre áreas.**

Por primera vez se han registrado desplazamientos de hasta 261 km en el interior de la Península Ibérica. Se trata de movimientos de una notable magnitud que superan los desplazamientos estacionales detectados con anterioridad entre los machos de Madrid y Villafáfila (Alonso *et al.* 1995; Morales *et al.* 2000; Alonso *et al.* 2001). Este descubrimiento es importante de cara a explicar la conectividad o la posible fragmentación de la población ibérica de avutardas, más si se tiene en cuenta que existen evidencias de que la migración puede constituir un mecanismo de colonización o recolonización de áreas de cría: existen dos casos en que machos adultos reproductores en La Moraña (Ávila) y en la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares (Madrid), realizaron una dispersión reproductiva y se instalaron en las áreas estivales de Segovia y Guadalajara,

respectivamente, como reproductores. En ambos casos las nuevas áreas de reproducción se encontraron en zonas situadas en el límite de distribución de la especie.

Las trayectorias reales de vuelo parecen indicar que los machos no siguen una línea recta para alcanzar las zonas de descanso estival u otoñal, ya que evitan cruzar los sistemas montañosos y prefieren seguir las terrazas de los valles de los grandes ríos (Guadiana, Tajo, Ebro y Henares), aunque existen observaciones de individuos cruzando la Sierra de Guadarrama (G. Doval, com. pers.) o la Sierra de Gredos (Garzón 1982).

Los resultados indican que existe una interacción entre la distancia de migración entre la zona de reproducción y la zona estival, el desnivel entre ambas zonas, y la latitud a la que se encuentra la zona de reproducción; de tal manera que los individuos migradores de las poblaciones más meridionales viajan en verano hacia el noreste, a mayor distancia y superan mayores desniveles que los individuos de las poblaciones más septentrionales. En general, las áreas estivales se encuentran a mayor altitud y latitud que las áreas de reproducción.

Considerando que en la Península Ibérica existe un gradiente latitudinal en la temperatura ligeramente superior a  $1^{\circ}\text{C}/200\text{ km}$  (De Castro *et al.* 2005); y que se encuentra una correlación entre la temperatura y la altitud de forma que, en el mes de julio, por cada 100 m la temperatura cambia, aproximadamente,  $0,5^{\circ}\text{C}$  (p. ej. modelos implementados por Bustamante 2003). Parece evidente que los cambios en latitud y altitud, apreciados como resultado de la migración estival, están relacionados con la búsqueda de ambientes más fríos en verano. En el siguiente capítulo se analizan en detalle las diferencias de temperatura y de otras características ambientales entre las áreas de reproducción y las áreas estivales. Como se explicará más adelante, las áreas de agregación estival poseen unas condiciones ambientales particulares que hacen pensar que en el origen de la migración masculina intervienen, entre otros, la climatología estival.

### **Variación del comportamiento migratorio en función del piso bioclimático**

Los machos migradores estivales de la Submeseta Norte se desplazaron en verano a menor distancia y desnivel que los machos meridionales; y sin una dirección preferente, a diferencia de los meridionales. Entre los machos septentrionales se encuentra un patrón de migración invernal no observado entre los meridionales. Estas diferencias en la migración

adquieren un sentido biogeográfico como respuesta a las diferentes características ambientales en el contexto peninsular: las áreas de reproducción de los machos meridionales sufren durante el verano un acusado estío y para evitarlo se desplazan a mayor distancia y hacia zonas situadas a mayor altitud. En este sentido, destaca la presencia estival de machos marcados en la Sierra de Gredos, en pastizales de montaña situados a más de 1000 m, o en la rampa de la Sierra de Guadarrama. Estos resultados confirman que los machos observados en el Sistema Central durante el verano (Garzón 1982, Ventanas 2000, J. Prieta, com. pers.) son individuos que provienen, con toda probabilidad, de Extremadura y de la Submeseta Sur y que seleccionan este hábitat para pasar el verano. Estas zonas se caracterizan, entre otros factores ambientales, por la abundancia de ortópteros y por la exigua presencia humana. Además, se ratifica la capacidad de las avutardas para aprovechar recursos estacionales favorables en hábitats tan infrecuentes para la especie como son los de montaña; lo cual amplía el rango de hábitats utilizados por las avutardas en la Península, al menos durante el verano, a pastizales y prados de montaña.

Los machos septentrionales no necesitan viajar grandes distancias ni superar grandes desniveles debido a las condiciones favorables de la zona septentrional durante el verano. No obstante, los avistamientos estivales de individuos en pastizales cantábricos de Galicia, Asturias o Cantabria; sugieren la existencia de un comportamiento migratorio entre algunos individuos, probablemente procedentes de Castilla y León, que no habría sido identificado entre los machos marcados en el presente estudio.

Las condiciones ambientales de la Península durante el verano podrían determinar, en parte, el comportamiento migrador de los machos de Avutarda. El resultado guarda semejanzas con el obtenido en los passeriformes forestales ibéricos, en el que se muestra que el comportamiento migrador otoñal de estas especies es más acusado en la Meseta Norte que en las llanuras meridionales (Tellería *et al.* 2001). En el presente estudio, los machos de Avutarda tienen un comportamiento migrador más acusado en el sur de la Península que en el norte, lo que constituye un buen ejemplo de cambio en el patrón migratorio en función del gradiente latitudinal (Berthold 2001).

**Migración diferencial intersexual**

Los resultados obtenidos indican que el 78% de los machos del centro peninsular iniciaron la migración posnupcial al final de mayo o principio de junio, entre dos y tres semanas antes de la eclosión; realizaron desplazamientos medios de 80 km hacia noreste; y regresaron al área de reproducción entre septiembre y marzo. Como se expone detalladamente en el capítulo cuarto, las hembras migradoras presentan un patrón distinto al de los machos: la migración posnupcial ocurrió entre octubre y diciembre, periodo en el que el 51% de las hembras emigró a las áreas invernales; realizaron desplazamientos medios de 50 km, con dirección preferente hacia sureste; y regresaron al área de reproducción entre febrero y abril. Las diferencias intersexuales en la cronología, magnitud y dirección de los desplazamientos y en el porcentaje de aves que realizaron movimientos estacionales indican un claro modelo sexualmente diferencial de migración en las avutardas del centro peninsular.

El resultado es similar al obtenido en Villafáfila, en el que se observaron patrones distintos de migración entre machos y hembras y, por tanto, se definió un modelo de migración diferencial (Alonso *et al.* 2000, Morales *et al.* 2000), aunque en el caso de Villafáfila la única condición para considerar a un individuo como migrador se basó en la presencia o ausencia de cada individuo marcado durante la época posreproductiva en el área de reproducción, independientemente de la distancia o dirección del desplazamiento o del antagonismo ambiental entre las zonas seleccionadas.

Recientemente se ha sugerido que la separación sexual de machos y hembras fuera de la época de cría o lejos de las zonas de nidificación podría ser una característica general entre las especies migratorias, lo cual podría tener consecuencias importantes para la dinámica poblacional, mortalidad diferencial, preferencias de hábitat o conservación de especies amenazadas (Cristol *et al.* 1999).

Hasta cinco hipótesis han sido propuestas para explicar la migración diferencial en aves (Ketterson & Nolan 1983; Berthold 1996):

- (a) La *hipótesis de la dominancia* predice que la competencia intraespecífica obliga a los miembros de sexo o edad subordinados a migrar más lejos, de forma que los individuos dominantes serían sedentarios y forzarían a los subordinados a migrar.

- (b) La *hipótesis del tiempo de retorno y selección sexual* sugiere que la selección intrasexual conduce a los individuos que seleccionan los territorios de reproducción a invernar más cerca de las áreas de cría para llegar más temprano a las mismas.
- (c) La *hipótesis del tamaño corporal* predice que los individuos del sexo de mayor tamaño invernan más cerca del área de cría en latitudes elevadas porque son más tolerantes a las bajas temperaturas y a la escasez de alimento. En otras palabras, la segregación invernal estaría vinculada al grado de resistencia al frío de cada individuo.
- (d) La *hipótesis de residencia temprana* propone que el establecimiento de los que llegan más temprano se debe a que son dominantes sobre aquellos que llegan más tarde.
- (e) Por último la *hipótesis de la base endógena* sugiere que las diferencias en dominancia, tamaño corporal y las características ecofisiológicas podrían actuar como causas últimas y no como causas próximas, e indican un componente hereditario en el comportamiento diferencial de migración, sin embargo, aunque los factores endógenos sean los principales responsables de la migración diferencial, otros factores exógenos podrían jugar un papel próximo en el origen diferencial de la migración.

Los resultados obtenidos en el estudio realizado en Villafáfila (Alonso *et al.* 2000; Morales *et al.* 2000) no fueron concordantes con las predicciones de las *hipótesis de la dominancia* o la *del tamaño corporal* ya que los machos, que pesan entre dos y tres veces más que las hembras (Alonso *et al.* datos inéditos), suponiendo que el tamaño corporal indique dominancia; viajaron en mayor proporción y mas lejos que las hembras. En España central los machos también viajaron en verano en mayor proporción y a mayores distancias que las hembras, pero existen aspectos concordantes con alguna de las hipótesis anteriores: la mayor parte de los machos migradores invernan en las áreas de reproducción, y por tanto cumplirían las predicciones de las *hipótesis de dominancia* y *de tamaño corporal* referentes a que los dominantes o los de mayor tamaño invernan más cerca de las áreas de reproducción, lo cual relaciona el dimorfismo sexual y la migración diferencial. Un buen ejemplo es el Combatiente *Philomachus pugnax*: los machos invernan en Europa mientras que las hembras invernan en África (Gill *et al.* 1995). Recientemente ha sido encontrada una correlación entre el dimorfismo sexual de tamaño y la diferencia en las fechas de llegada entre machos y hembras de paseriformes migradores (Kissner *et al.* 2003). Además, ha sido comprobado que las especies migradoras que en primavera llegan antes a las zonas de reproducción son aquellas que, entre otras características, muestran un elevado dimorfismo sexual de tamaño

(Rubolini *et al.* 2005). Las avutardas podrían constituir un ejemplo de este tipo de conducta ya que presentando un elevado dimorfismo sexual en tamaño, los machos migradores ocupan antes las áreas de reproducción que las hembras migradoras.

La cronología de retorno de los individuos migradores obtenida en España Central también apoyaría la *hipótesis del tiempo de retorno*, que sugiere que si uno de los sexos experimenta una mayor competencia intrasexual por la pareja o por los territorios de reproducción (territorios de exhibición en el caso de los machos), los miembros de ese sexo deberían invernar más cerca de las áreas de reproducción con el fin de regresar antes que sus competidores potenciales del mismo sexo: los machos migradores llegan antes a las zonas de reproducción que las hembras, incorporándose progresivamente al *lek* desde septiembre hasta febrero, solo un 5% lo hace en marzo, y por tanto una elevada proporción de los mismos inverna en el propio *lek*. Por el contrario, las hembras migradoras se incorporan a las zonas de reproducción en el periodo comprendido entre enero y abril. Según esto, es posible que los machos experimenten algún tipo de competencia al incorporarse a las zonas de exhibición. En este sentido son frecuentes las agresiones o enfrentamientos cuando se produce la llegada de algún macho desconocido o ajeno al grupo reproductor (observación personal).

Por otra parte, la asincronía intersexual de la migración posnupcial debe estar relacionada con el papel desempeñado por cada sexo en el cuidado parental: como ya ha sido comentado, los machos no contribuyen a la crianza de los pollos e inician la migración posnupcial antes de la eclosión, mientras que las hembras, encargadas de su cuidado, no emigran hasta que los jóvenes han desarrollado una capacidad de vuelo total. Entre los limícolas, el orden de migración hacia el sur está asociado con el papel desarrollado en el cuidado parental (Myers 1981). Generalmente el individuo que no realiza el cuidado parental abandona la zona de reproducción e inicia el la migración primero. Este comportamiento podría estar generalizado entre las especies migradoras que practican el cuidado monoparental. Con esta premisa, se podría plantear una hipótesis para explicar la migración diferencial posnupcial: la *hipótesis del cuidado parental*, según la cual las especies migradoras que realizan un cuidado parental diferencial desarrollan un patrón migrador diferencial. Entre las aves el cuidado biparental es seguido por más del 90% de las especies (Krebs & Davies 1987), pero existen otras especies con cuidado monoparental desarrollado exclusivamente por las hembras, el cual es exhibido por al menos 85 especies de aves pertenecientes a 11 familias, muchas de ellas con crías precociales (revisión de Clutton-

Brock 1991): entre los passeriformes se incluyen tres familias del suborden *Tyranni*: cotingas *Cotingidae*, saltarines *Pipridae* y mosquiteros *Tyrannidae*, aves-lira *Menuridae*, aves del paraíso *Paradisaeidae* y los capulíneos *Ptilonorhynchidae*. Entre los no passeriformes se encuentran ejemplos en los siguientes órdenes: (a) galliformes: faisanes, gallos de monte y guajolotes *Phasianidae*; (b) gruiformes: avutardas *Otididae*; (c) anseriformes: patos subfamilia *Anatinae*; y (d) Apodiformes: colibrís *Trochilidae*. Además de estos grupos, entre los limícolas Charadriiformes *Scolopacidae* también se registran casos de cuidados monoparentales maternos. Muchas de estas familias presentan un sistema de apareamiento poligínico, en muchos casos de tipo *lek* (ver revisiones de Johnsgard 1994 y de Höglund & Alatalo 1995).

En las especies cuyo cuidado parental corre a cargo exclusivamente de las hembras y en las que se conoce con detalle su comportamiento migratorio se observa que todas ellas realizan una migración posnupcial diferencial intersexual. Evolutivamente, distintos grupos habrían desarrollado estrategias comunes en cuanto al cuidado monoparental y a la migración diferencial. Las siguientes especies manifiestan características etológicas comunes en cuanto al cuidado monoparental materno y en el desarrollo de un comportamiento migratorio diferencial y hacen posible relacionar ambos tipos de comportamientos:

- (a) Familia *Phasianidae*. (1) Codorniz *Coturnix coturnix* es la única Fasiánida europea con un claro patrón migrador diferencial, con un sistema reproductivo poligínico y con cuidados monoparentales maternos (Rodríguez-Teijeiro *et al.* 2003; Puigcerver 2004; Sardá 2005); (2) Gallo de las Praderas Grande *Tympanuchus cupido* (Schroeder & Braun 1993); (3) Gallo de las Rocosas *Dendragapus obscurus* (Cade & Hoffman 1993); y (4) Gallo Canadiense *Falcipennis canadiensis* (Schoereder 1985).
- (b) Familia *Anatida*: Pato Arlequín *Histrionicus histrionicus* (Robertson & Goudie 1999; Regher *et al.* 2001) y Porrón Osculado *Bucephala clangula* (Eadie *et al.* 1995; Mallory & Weatherhead 1993).
- (c) Familia *Scolopacidae*: Combatiente *Philomachus pugnax* (Gill *et al.* 1995; Borowik & McLennan 1999).
- (d) Familia *Pipridae*: Saltarín Gorguible blanco *Corapipo leucorrhoa* (Rosselli 1994).

La Avutarda Común es una de las aves con mayor dimorfismo sexual, posee un sistema reproductivo poligínico y practica un cuidado monoparental materno. La asociación de todos estos factores, además de los ecológicos, ha debido contribuir a la evolución de la estrategia migratoria compleja, parcial y diferencial manifestada por esta especie.



*Arriba: cuatro machos a la sombra de una encina (Castuera, Badajoz, 4 de agosto de 2003)*

*Abajo: área de agregación estival de machos (Mondéjar, Guadalajara, 7 de septiembre de 2004)*

## **Diferencias Ambientales entre las Áreas de Reproducción y las Áreas Estivales de los Machos Migradores**

### **INTRODUCCIÓN**

Los cambios recientes en los ecosistemas agrarios tradicionales están provocando un declive rápido y severo de las poblaciones de aves propias de estos medios, por esta razón, gran parte de las mismas se consideran *amenazadas* (Donald *et al.* 2001; Benton *et al.* 2003; BirdLife International 2004c; Laiolo 2005). Los cultivos de secano de la Península Ibérica constituyen uno de los principales hábitats de las aves esteparias de Europa Occidental (Valverde 1958; Martínez & De Juana 1996; Suárez *et al.* 1997; Suárez 2004) y entre las aves mejor adaptadas a estos cultivos se encuentra la Avutarda Común, especie considerada *globalmente amenazada* que recibe la categoría de *vulnerable* a nivel mundial, europeo y estatal (BirdLife International 2004a, 2004b, 2004c; Palacín *et al.* 2004b). En España reside la población de avutardas más numerosa y viable del mundo, con más del 60% de la población mundial (capítulo primero). La conservación de la Avutarda y de su hábitat en nuestro país adquiere, por tanto, una enorme relevancia.

El conocimiento de los requerimientos ecológicos de las aves amenazadas, y especialmente de las características de su hábitat, son aspectos extremadamente importantes para establecer sus posibles estrategias de conservación, como se ha puesto de manifiesto en el caso de algunas aves esteparias de la Península Ibérica (Blanco *et al.* 1998; Herranz & Suárez 1999; Suárez *et al.* 2002; Tella *et al.* 1998; Tapia *et al.* 2004). En particular, los estudios sobre uso y selección de hábitat de la Avutarda en la Península Ibérica son muy diversos, han sido realizados a diferentes escalas espaciales y con una metodología muy variada: (a) desde la más amplia, teniendo en cuenta la distribución nacional (Suárez-Seoane *et al.* 2002); (b) a escala regional o provincial, como en Castilla-La Mancha (Palacín *et al.* 1996), Madrid (Alonso *et al.* 1990b; Lane *et al.* 2001; Osborne *et al.* 2001) o León (Lucio &

Purroy 1990); ó (c) a escala local, como en Villafáfila (Alonso *et al.* 1990c; Martínez 1991a, Martínez 1991b), Llanos de Cáceres (Hidalgo & Carranza 1990; Hellmich 1991a), La Moraña (Pescador & Peris 1996), Campiña de Córdoba (Redondo & Tortosa 1994), Navarra (Onrubia *et al.* 1998), Castro Verde (Moreira *et al.* 2004) ó Mourao (Fonseca 2004). En todos los casos, las áreas de estudio fueron seleccionadas por la presencia de avutardas durante la época prenupcial.

Las conclusiones más generalizadas que se desprenden de estos estudios son: (a) la Avutarda selecciona activamente el micro-hábitat (parcela) en función de los cambios que en el se producen, eligiendo en cada momento del año el más propicio por la abundancia de recursos tróficos (desde rastros y cultivos de leguminosas a girasoles y olivares) pero teniendo en cuenta el reparto temporal de otras actividades (reproducción, reposo) y la presencia de factores humanos (actividades agrarias o de ocio en la naturaleza); y (b) el macro-hábitat utilizado (área de campeo) posee una topografía plana o ligeramente ondulada; permite el control del entorno, el ocultamiento o la huida; y se encuentra alejado de núcleos urbanos y carreteras, con distancias mínimas a pueblos pequeños de 750 m (en Cáceres, Hidalgo & Carranza 1990) y a carreteras poco transitadas de 100 m (en Navarra, Onrubia *et al.* 1998).

Aunque se ha destacado que la identificación de las áreas de agregación estival e invernal puede ser esencial para la conservación de las aves de los medios agrícolas (Morales *et al.* 2002b; Palacín *et al.* 2004a; Suárez-Seoane *et al.* 2004); las características ambientales de las áreas estivales de las avutardas migradoras no han sido suficientemente investigadas. De hecho, los estudios anteriores sobre selección de hábitat se realizaron sin tener en cuenta los movimientos estacionales propios de la especie (capítulo segundo y cuarto) y, por tanto, sin considerar la existencia de áreas estivales o invernales distintas a las de reproducción.

En el presente capítulo se describen por primera vez las características de macro-hábitat de las zonas de agregación estival de los machos migradores en un contexto geográfico muy amplio, se analizan las diferencias ambientales y de hábitat entre los lugares primaverales y estivales de los machos migradores y se identifican las variables ambientales que pueden determinar la selección de las mismas. Además, el presente trabajo es pionero en dos sentidos: (a) la identificación de las áreas de agregación estival se basa en el radio-seguimiento de individuos marcados, lo que ha permitido conocer las diferencias ambientales de las áreas de agregación utilizadas por cada individuo en cada estación, y por

tanto realizar comparaciones pareadas entre las mismas; y (b) la información ambiental de las áreas identificadas ha sido obtenida y procesada mediante un sistema de información geográfica, herramienta que se revela como una de las más prácticas y adecuadas para abordar este tipo de trabajos (Osborne 2005).

## **MÉTODOS**

El área de estudio y el marcaje y radio-seguimiento de la muestra de machos han sido descritos detalladamente en el capítulo segundo. Cabe indicar aquí, de forma resumida, que el estudio se ha desarrollado en la mayor parte del área de distribución de la especie en España y que está basado en el radio-seguimiento de 142 machos pertenecientes a 44 grupos reproductores. De ese total, en 82 individuos se definió un patrón migratorio y se identificaron con precisión sus áreas de reproducción y de agregación estival. De estos, 68 fueron clasificados como meridionales, por distribuirse en los pisos bioclimáticos termo y mesomediterráneos (Submeseta Sur, Depresión del Ebro, Depresión del Guadalquivir); y 14 como septentrionales, por estar distribuidos en el piso supramediterráneo (Submeseta norte). A su vez, los machos meridionales fueron diferenciados como migradores próximos, realizando desplazamientos entre 7 km y 20 km; o como migradores lejanos, realizando desplazamientos entre 20 km y 246 km. En el capítulo segundo se exponen los detalles de esta clasificación.

### **Análisis de macrohábitat**

Para analizar el macrohábitat se seleccionaron las coordenadas UTM de localización de los machos migradores correspondientes al mismo ciclo biológico del año de seguimiento con información más detallada, tras comprobar que los machos son fieles tanto a sus zonas de reproducción como a las estivales (ver capítulo segundo): (a) en abril, durante el periodo de exhibición nupcial y apareamiento (Hidalgo & Carranza 1990; Hellmich 1991b; Morales 2000), para caracterizar las áreas de reproducción; y (b) en el periodo julio-agosto, para caracterizar las áreas de agregación estival. Para cada macho migrador se seleccionó una coordenada primaveral y otra estival correspondiente al centro del área de campeo de los periodos considerados.

La caracterización ambiental del hábitat de las áreas primaverales y estivales se realizó utilizando la información ambiental contenida en los círculos de 2000 m de radio en torno a las coordenadas seleccionadas. La elección de este radio se basó en que, según la información procedente del radio-seguimiento, el área de campeo de los individuos marcados habitualmente se encontró dentro del círculo de 2000 m de radio delimitado en torno a la coordenada de localización seleccionada (datos propios) y por tanto representaba adecuadamente las características ambientales de las áreas usadas por los machos.

El número de variables ambientales que pueden ser utilizadas para buscar una función predictora de los requerimientos del hábitat de una especie es muy grande, siendo difícil decidir cuales son las más convenientes en cada caso concreto (Lobo 2000). La selección de las características del hábitat analizadas en este trabajo se realizó en función del conocimiento previo de la ecología de la Avutarda, basado en los estudios relacionados con la selección de hábitat de la especie y en la observación de su comportamiento en el área de estudio (p. ej. Luck 2002). Toda la información fue procesada mediante el Sistema de Información Geográfica (GIS) Idrisi 32 (Clark Labs). Las variables ambientales consideradas en el estudio fueron las siguientes (Tabla 3.1):

#### *Topografía*

Las variables descriptoras del relieve (Altitud, Pendiente y Rugosidad) fueron obtenidas del modelo digital de elevación (MDE) del Sistema Español de Información de Suelos, con una resolución de 1 km<sup>2</sup> (<http://leu.irnase.csic.es/mimam/seisnet.htm>):

- Altitud (m.s.n.m.): media del círculo de 2.000 m de radio.
- Pendiente (grados): media del círculo de 2.000 m de radio.
- Rugosidad (% de variación de la pendiente, mide la irregularidad de la superficie y se calcula a partir de los MDE como desviación estándar de la altitud): media del círculo de 2.000 m de radio.

#### *Factores climáticos*

Las variables climáticas fueron obtenidas de los mapas derivados de los modelos implementados por Bustamente (2003), con resolución de 1 km<sup>2</sup> y precisión de décimas de grado.

- Insolación media anual (Kj/cm<sup>2</sup>): media del círculo 2.000 m de radio
- Precipitación media anual (mm): media del círculo 2000 m de radio
- Temperatura media anual (décimas de grado): media del círculo 2000 m de radio
- Temp. media enero (décimas de grado): media del círculo 2000 m de radio
- Temp. media abril (décimas de grado): media del círculo 2000 m de radio
- Temp. media julio (décimas de grado): media del círculo 2000 m de radio
- Temp. media octubre (décimas de grado): media del círculo 2000 m de radio

#### *Uso del territorio*

La información de las variables sobre el uso del territorio fue obtenida de la Base de Datos Geográfica sobre la Ocupación del Suelo de la Unión Europea Corine Land Cover 2000, obtenidos mediante la digitalización de imágenes satélite de escala 1:100.000 con resolución de 1 ha del European Topic Centre on Terrestrial Environment (<http://dataservice.eea.eu.int>). Se consideraron los siguientes tipos de uso del suelo, según la nomenclatura del Instituto Geográfico Nacional ([http://www.fomento.es/MFOM/LANG\\_CASTELLANO/DIRECCIONES\\_GENERALES/INSTITUTO\\_GEOGRAFICO/Teledeteccion/corine/clc/Nomenclatura.htm](http://www.fomento.es/MFOM/LANG_CASTELLANO/DIRECCIONES_GENERALES/INSTITUTO_GEOGRAFICO/Teledeteccion/corine/clc/Nomenclatura.htm)):

1. Superficies artificiales: zonas urbanas
2. Zonas agrícolas: 2.1 Tierras de labor: Tierras de labor en secano (secano), Terrenos regados permanentemente (regadío); 2.2. Cultivos permanentes: Viñedos, Frutales, Olivares; 2.3. Zonas agrícolas heterogéneas: Mosaico agrícola complejo, Terrenos principalmente agrícolas con vegetación natural, Sistemas agroforestales (dehesas).
3. Zonas forestales con vegetación natural y espacios abiertos: 3.1 Bosques; y 3.2 Espacios de vegetación arbustiva y/o herbácea: Vegetación esclerófila y Transición bosque-matorral

#### *Humanización*

La densidad de población humana fue calculada como el número de habitantes del municipio más próximo a la localización UTM seleccionada dividida entre la superficie en km<sup>2</sup> del mismo municipio. Para los cálculos se utilizó el censo municipal de 2003 (Padrón

municipal 2003, Instituto Nacional de Estadística <http://www.ine.es/nomen/nomena.jsp>) y la superficie municipal de la Dirección General del Catastro <http://www.catastro.minhac.es/>).

### **Análisis de datos**

Para identificar las variables que muestran diferencias significativas entre las áreas de reproducción y las áreas de agregación estival de los machos migradores, se compararon los valores pareados de las variables del hábitat en el círculo de 2.000 m de radio de ambas áreas mediante la prueba de Wilcoxon, con nivel de significación  $P < 0,01$ .

Con objeto de identificar las variables que mejor discriminan entre las zonas estivales y las primaverales de los machos migradores y cuáles de estas variables pueden tener un peso causal sobre la selección de las áreas estivales se realizó un análisis de regresión logística por pasos. Esta técnica ha sido empleada satisfactoriamente en diversos estudios sobre selección de hábitat de especies esteparias (Faria & Rabaça 2004; García *et al.* 2004; Tapia *et al.* 2004; Suárez-Seoane *et al.* 2004; Garza *et al.* 2005). La variable dependiente usada en el análisis clasifica a las localizaciones como área estival o primaveral. Las variables independientes fueron las variables ambientales que mostraron diferencias entre las áreas de reproducción y las estivales. Para minimizar los efectos de la dependencia lineal (colinealidad) entre estas variables independientes, se realizaron tablas de correlación y las que presentaron valores de correlación inferiores a 0,7 fueron incluidas en el análisis de regresión logística (p. ej. Luck 2002; Suárez-Seoane *et al.*, 2004). Este método de reducción de variables permite una interpretación directa de los resultados, mientras que otras técnicas, como el Análisis de Componentes Principales, generan nuevas variables, que son composiciones de las anteriores, cuya interpretación puede resultar compleja (Lobo 2000). Para evaluar la significación estadística de las variables incluidas en el modelo final de regresión se utilizó la prueba de Wald (p. ej. Osborne *et al.* 2001). La significación del modelo se basó en el estadístico Log-Likelihood  $\chi^2$ ; la bondad de ajuste del modelo fue evaluada mediante la prueba de Hosmer-Lemeshow y la varianza explicada por el modelo mediante el estadístico  $R^2$  de Nagelkerke (p. ej. Luck 2002). El nivel de significación fue  $P < 0,05$ . Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el programa SPSS (SPSS 1999).

**Tabla 3.1.** Variables ambientales descriptoras de las áreas de reproducción y de las estivales consideradas en el estudio.

<b>Tipo</b>	<b>Variable</b>	<b>Unidad</b>	<b>Descripción</b>
Topografía	Altitud	m	Altitud media
	Pendiente	grados	Pendiente media
	Rugosidad	%	Rugosidad
Clima	Insolación anual	Kj/cm <sup>2</sup>	Insolación media anual
	Precipitación anual	mm	Precipitación media
	Temperatura anual	dec. °C	Temperatura media anual
	Temperatura enero	dec. °C	Temperatura media de enero
	Temperatura abril	dec. °C	Temperatura media de abril
	Temperatura julio	dec. °C	Temperatura media de julio
Usos del suelo	Carreteras	ha	Superficie de carreteras
	Distancia carreteras	m	Distancia mínima a carreteras locales de la coordenada de observación
	Distancia urbes	m	Distancia media a zonas urbanas del círculo de radio 2000 m de radio
	Superficie urbana	ha	Superficie urbana
	Superficie cereal	ha	Superficie de cultivo herbáceo de secano
	Superficie regadío	ha	Superficie de regadío
	Superficie viñedo	ha	Superficie de viña
	Superficie olivar	ha	Superficie de olivar
	Superficie Mosaico agrícola	ha	Superficie de mosaico agrícola complejo conformado por pequeñas parcelas de cultivos de cereal de secano, viñedos y olivares
Humanización	Densidad humana	n°hab/km <sup>2</sup>	Densidad humana del término municipal de la UTM seleccionada

### **Selección de microhábitat**

Con objeto de determinar la selección de microhábitat en las zonas estivales, se realizó un seguimiento detallado de los machos migradores meridionales durante los veranos de 1999 a 2003. La utilización del micro-hábitat fue determinada del siguiente modo: una vez que el individuo era visualizado, se identificaba la parcela y el tipo de cultivo sobre el que desarrollaba su actividad. A continuación, para cuantificar la disponibilidad, se realizó un recorrido anotando el tipo de cultivo de las parcelas situadas a ambos lados del mismo. El

mismo método ha sido empleado en el análisis de selección de hábitat de especies esteparias (Alonso *et al.* 1990c; Martínez 1991a; Blanco *et al.* 1998; Lane *et al.* 2001). El punto de inicio del trayecto se estableció en el camino más próximo a la localización del individuo marcado, siguiendo un itinerario de longitud variable. En total se realizaron 141 itinerarios en las áreas de agregación de los machos migradores estivales, cuya longitud total fue de 411,25 km, la distancia media de cada uno fue de 2,83 km (DT = 1,33) y la muestra de 4.805 parcelas. Los tipos de cultivos considerados fueron: rastrojos de cereal, labrados o barbechos, parcelas arboladas (dedicadas al cultivo de almendro o de olivo, bien en su totalidad o solo en el borde de la parcela; parcelas con lindes arboladas con encinas; dehesas; y pinares o encinares aislados), girasoles, leguminosas (veza, alfalfa, garbanzo, lenteja), eriales o pastizales, y otros (cáñamo, lino, remolacha, patata, maíz).

Para el cálculo de la selección de hábitat se utilizó el índice de selección de sustrato (IS) (Ivlev 1961), calculado mediante la expresión:

$$IS = (\text{utilización-disponibilidad})/(\text{utilización} + \text{disponibilidad})$$

El índice varía entre -1 (rechazo absoluto) y +1 (elección máxima). El 0 indica ausencia de selección, los valores superiores a 0 reflejan selecciones positivas (preferencia) y los inferiores selecciones negativas (rechazo).

## **RESULTADOS**

### **Análisis de macrohábitat**

#### *Análisis univariante*

El análisis univariante de las variables procedentes de la muestra total de machos migradores, sin diferenciar entre meridionales y septentrionales, ofreció los siguientes resultados (Tabla 3.2): (1) variables fisiográficas: la altitud media de las zonas de reproducción fue de 616 m frente a los 743 m de las áreas estivales, encontrándose una diferencia estadísticamente significativa entre ambas ( $Z = 5,8$ ,  $P < 0,000$ , prueba de Wilcoxon para datos apareados). No se encontraron diferencias entre las otras dos variables fisiográficas (pendiente y rugosidad); (2) variables climatológicas: se observaron diferencias estadísticamente significativas en todas las variables consideradas; (3) usos del suelo: se observaron diferencias estadísticamente significativas en la superficie ocupada por los

cultivos de secano, mucho menor en las zonas estivales que en las de reproducción. Es destacable que los regadíos, viñedos, frutales, prados, dehesas, bosques o mosaicos agrícolas complejos tuvieron mayor superficie en las áreas estivales que en las de reproducción; y (4) humanización: se encontraron diferencias en la densidad humana, menor en las áreas estivales.

Al considerar únicamente las características ambientales de las áreas de los machos meridionales fueron obtenidas diferencias significativas en las mismas variables que los de la muestra general (Tabla 3.4), sin embargo, al considerar las características ambientales de las áreas de los machos septentrionales no se encontró ninguna diferencia significativa en el análisis univariante de las variables seleccionadas (Tabla 3.5).

**Tabla 3.2.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral y estival de machos migradores de Avutarda Común en España (n = 82).

VARIABLES	PRIMAVERA		VERANO		Z	P
	Media	DT	Media	DT		
Altitud media	616,68	190,11	743,67	220,39	5,878	<b>0,000</b>
Pendiente media	1,01	0,50	1,13	1,37	0,563	0,574
Rugosidad media	0,08	0,04	0,10	0,10	1,335	0,182
Insolación anual media	2009,40	19,31	2018,56	23,70	3,675	<b>0,000</b>
Precipitación anual media	4358,51	510,51	4674,00	770,68	4,273	<b>0,000</b>
Temperatura anual media	136,90	16,05	127,95	16,65	6,147	<b>0,000</b>
Temperatura enero media	54,29	17,53	45,60	17,34	6,314	<b>0,000</b>
Temperatura abril media	113,06	16,25	103,81	17,00	5,808	<b>0,000</b>
Temperatura julio media	237,11	15,13	228,87	16,17	5,974	<b>0,000</b>
Distancia mínima carreteras	1555,81	1058,86	1473,98	1052,25	0,949	0,343
Superficie carreteras	25,76	20,84	30,43	25,57	1,782	0,075
Distancia urbana media	3436,59	2495,45	3128,24	1587,34	0,177	0,860
Superficie urbana	7,80	22,40	2,55	6,90	1,440	0,150
Superficie aeropuerto	5,30	22,54	0,00	0,00	----	----
Superficie cantera	3,17	14,10	0,38	2,41	1,899	0,058
Superficie cereal seco	1026,77	306,57	896,35	387,37	3,297	<b>0,001</b>
Superficie regadío	9,46	27,08	19,10	80,44	0,048	0,962
Superficie viñedo	16,50	76,17	17,72	57,16	0,745	0,456
Superficie frutales	1,59	14,36	0,84	7,62	1,000	0,317
Superficie olivar	15,06	46,30	29,73	93,30	0,804	0,421
Superficie prados y pastizales	17,06	43,13	48,27	138,75	0,910	0,363
Superficie mosaico agrícola	71,00	184,12	129,77	295,29	1,794	0,073
Sup. agrícola con veg. natural	32,09	92,90	22,09	63,01	0,410	0,682
Superficie dehesa	1,77	13,86	4,74	26,14	1,016	0,310
Superficie bosques	7,39	26,53	18,96	49,26	1,503	0,133
Sup. vegetación esclerófila	29,68	55,32	27,13	71,98	1,085	0,278
Sup. bosque-matorral	6,34	26,45	16,56	55,41	1,617	0,106
Densidad humana	84,09	118,18	37,23	66,59	3,458	<b>0,001</b>

**Tabla 3.3.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral y estival de machos migradores meridionales de Avutarda Común en España (n = 68).

VARIABLES	PRIMAVERA		VERANO		Z	P
	Media	DT	Media	DT		
Altitud media	593,16	199,51	745,51	240,97	5,829	<b>0,000</b>
Pendiente media	1,09	0,50	1,24	1,48	0,651	0,515
Rugosidad media	0,08	0,04	0,11	0,11	1,011	0,312
Insolación anual media	2008,44	20,90	2019,21	25,90	3,636	<b>0,000</b>
Precipitación anual media	4418,21	519,99	4800,91	775,65	4,639	<b>0,000</b>
Temperatura anual media	140,71	14,91	129,90	17,59	6,153	<b>0,000</b>
Temperatura enero media	57,44	17,66	46,97	18,75	6,208	<b>0,000</b>
Temperatura abril media	116,71	15,41	105,10	18,10	6,165	<b>0,000</b>
Temperatura julio media	241,85	11,56	231,86	15,89	6,041	<b>0,000</b>
Distancia mínima carreteras	1469,23	1059,17	1445,83	1111,14	0,342	0,732
Superficie carreteras	27,69	20,61	31,78	26,32	1,514	0,130
Distancia urbana media	3534,11	2709,85	3178,55	1669,94	0,049	0,961
Superficie urbana	9,40	24,32	2,04	6,36	2,355	0,019
Superficie aeropuerto	6,40	24,64	0,00	0,00	-----	-----
Superficie cantera	3,82	15,42	0,46	2,64	1,899	0,058
Superficie cereal seco	993,43	325,56	857,45	388,65	3,135	<b>0,002</b>
Superficie regadío	11,35	29,41	22,30	88,38	0,309	0,757
Superficie viñedo	19,85	83,35	21,37	62,22	0,784	0,433
Superficie frutales	1,91	15,76	1,01	8,37	1,000	0,317
Superficie olivar	18,16	50,34	35,85	101,49	0,804	0,421
Superficie prados y pastizales	14,68	43,39	51,97	151,00	0,970	0,332
Superficie mosaico agrícola	83,94	199,78	154,87	318,77	1,813	0,070
Sup. agrícola con veg. natural	38,69	100,87	26,63	68,39	0,410	0,682
Superficie dehesa	2,13	15,22	5,56	28,65	0,736	0,462
Superficie bosques	6,34	26,69	21,40	53,32	1,795	0,073
Sup. vegetación esclerófila	35,79	58,98	31,09	77,46	1,284	0,199
Sup. bosque-matorral	7,65	28,91	19,87	60,39	1,538	0,124
Densidad humana	99,02	124,73	33,06	65,61	4,528	<b>0,000</b>

**Tabla 3.4.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral y estival de machos migradores septentrionales de Avutarda Común en España (n = 14).

VARIABLES	PRIMAVERA		VERANO		Z	P
	Media	DT	Media	DT		
Altitud media	730,90	55,64	734,72	57,26	0,87	0,38
Pendiente media	0,59	0,19	0,60	0,25	0,14	0,89
Rugosidad media	0,05	0,02	0,05	0,02	0,85	0,40
Insolación anual media	2014,04	6,70	2015,38	5,34	0,80	0,42
Precipitación anual media	4068,57	348,04	4057,61	326,53	0,04	0,97
Temperatura anual media	118,37	3,68	118,49	4,07	0,87	0,38
Temperatura enero media	39,00	2,06	38,99	2,27	0,18	0,86
Temperatura abril media	95,30	3,62	97,56	7,82	0,91	0,36
Temperatura julio media	214,07	6,93	214,37	7,28	0,31	0,75
Distancia mínima carreteras	1976,34	987,12	1610,69	715,20	1,78	0,08
Superficie carreteras	16,36	20,07	23,86	21,17	1,02	0,31
Distancia urbana media	2962,89	814,21	2883,87	1117,71	0,45	0,65
Superficie urbana	0,07	0,27	5,00	8,97	1,76	0,08
Superficie cereal seco	1188,71	72,92	1164,57	112,93	0,24	0,81
Superficie regadío	0,29	1,07	5,14	19,24	0,45	0,66
Superficie viñedo	0,21	0,80	0,00	0,00	----	----
Superficie prados y pastizales	28,64	41,38	30,29	44,94	0,00	1,00
Superficie mosaico agrícola	8,14	19,38	7,86	17,14	0,00	1,00
Superficie dehesa	0,00	0,00	0,79	2,94	1,00	0,32
Superficie bosques	12,50	26,08	7,14	16,86	0,52	0,60
Sup. vegetación esclerófila	0,00	0,00	7,93	29,67	----	----
Superficie bosque-matorral	0,00	0,00	0,50	1,87	----	----
Densidad humana	11,60	5,22	12,76	6,68	0,31	0,75

Al realizar una nueva comparación ambiental entre las áreas de reproducción y las áreas estivales de los machos migradores meridionales próximos (Tabla 3.5), se encontró que la única diferencia significativa radicó en la superficie ocupada por los cultivos de secano, menor en las áreas estivales. Al realizar la comparación con las áreas de los machos migradores meridionales lejanos (Tabla 3.6) se obtuvieron diferencias significativas en la altitud (mayor en las áreas estivales), en todas las variables climáticas (destacando las

referentes a la temperatura, inferiores en las zonas estivales) y en la densidad humana (muy inferior en las áreas estivales).

**Tabla 3.5.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral y estival de machos migradores próximos meridionales de Avutarda Común en España (n = 12).

VARIABLES	PRIMAVERA		VERANO		Z	P
	Media	DT	Media	DT		
Altitud media	634,58	237,72	638,29	207,59	0,722	0,470
Pendiente media	1,16	0,52	1,31	0,43	1,412	0,158
Rugosidad media	0,08	0,04	0,11	0,06	1,977	0,048
Insolación anual media	2011,82	22,13	2011,06	18,94	0,596	0,551
Precipitación anual media	4583,30	339,41	4630,34	434,41	0,785	0,433
Temperatura anual media	136,64	17,50	136,15	15,47	0,973	0,331
Temperatura enero media	53,62	20,34	52,91	18,06	0,973	0,331
Temperatura abril media	112,61	18,13	110,71	16,80	0,973	0,331
Temperatura julio media	237,70	13,99	237,42	12,84	0,649	0,510
Distancia mínima carreteras	1155,50	628,78	1148,24	546,70	0,659	0,510
Superficie carreteras	40,71	32,10	33,64	25,22	0,502	0,615
Distancia urbana media	2776,99	1722,68	2407,59	684,58	0,345	0,730
Superficie urbana	8,93	31,45	2,07	3,63	0,105	0,916
Superficie aeropuerto	7,57	19,50	0,00	0,00	----	----
Superficie cantera	2,86	5,42	2,21	5,63	0,405	0,686
Superficie cereal secano	1088,50	164,01	803,57	423,26	3,108	<b>0,002</b>
Superficie regadío	4,29	16,04	20,00	54,39	1,219	,223
Superficie viñedo	1,57	5,88	15,00	31,83	1,461	0,144
Superficie frutales	9,29	34,74	4,93	18,44	1,000	0,317
Superficie olivar	17,57	54,48	45,36	102,57	1,524	0,128
Superficie prados y pastizales	37,36	86,49	19,00	36,57	0,356	0,722
Superficie mosaico agrícola	50,43	104,49	228,93	429,77	1,826	0,068
Sup. agrícola con veg. natural	2,79	9,33	5,36	16,33	0,730	0,465
Superficie bosques	0,21	0,80	16,79	37,70	2,023	0,043
Superficie vegetación esclerófila	23,57	47,77	66,36	77,23	1,682	0,093
Superficie bosque-matorral	0,14	0,53	11,50	24,90	1,992	0,046
Densidad humana	83,49	82,57	91,19	135,37	0,031	0,975

**Tabla 3.6.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral y estival de machos migradores lejanos meridionales de Avutarda Común en España (n = 12).

VARIABLES	PRIMAVERA		VERANO		Z	P
	Media	DT	Media	DT		
Altitud media	582,42	189,44	763,87	247,73	5,653	<b>0,000</b>
Pendiente media	1,08	0,49	1,16	1,62	1,434	0,152
Rugosidad media	0,08	0,04	0,10	0,12	0,133	0,894
Insolación anual media	2007,57	20,69	2020,64	27,53	3,724	<b>0,000</b>
Precipitación anual media	4375,40	551,81	4856,83	857,17	4,687	<b>0,000</b>
Temperatura anual media	141,77	14,15	128,88	18,15	5,892	<b>0,000</b>
Temperatura enero media	58,43	16,97	46,04	18,99	5,937	<b>0,000</b>
Temperatura abril media	117,78	14,62	104,29	18,58	5,847	<b>0,000</b>
Temperatura julio media	242,93	10,74	230,94	16,70	5,803	<b>0,000</b>
Distancia mínima carreteras	1454,15	1032,55	1433,31	1057,73	0,728	0,467
Superficie carreteras	25,50	17,94	32,33	27,80	1,964	0,049
Distancia urbana media	3730,40	2892,14	3408,40	1797,64	0,349	0,727
Superficie urbana	9,52	22,47	2,04	6,92	2,456	0,014
Superficie aeropuerto	6,09	25,96	0,00	0,00	----	----
Superficie cantera	4,07	17,12	0,00	0,00	----	----
Superficie cereal secano	968,78	352,67	891,63	370,79	1,744	0,081
Superficie regadío	13,19	31,84	22,17	94,97	0,926	0,355
Superficie viñado	24,59	93,07	23,02	68,06	0,188	0,851
Superficie frutales	18,31	49,76	29,09	98,33	0,314	0,753
Superficie olivar	8,80	19,35	60,52	167,74	1,389	0,165
Superficie prados y pastizales	92,63	217,73	136,11	285,00	0,997	0,319
Superficie mosaico agrícola	48,00	111,41	26,59	65,81	0,811	0,417
Sup. agrícola con veg. natural	2,69	17,07	7,00	32,05	0,736	0,462
Superficie bosques	7,93	29,80	17,91	47,16	0,971	0,332
Superficie vegetación esclerófila	38,96	61,54	17,81	70,27	2,702	<b>0,007</b>
Superficie bosque-matorral	9,59	32,21	20,37	65,98	0,747	0,455
Densidad humana	106,19	135,43	22,47	31,78	4,565	<b>0,000</b>

*Modelo de regresión logística de los machos migradores estivales*

El análisis de regresión logística de las variables ambientales procedentes de los machos migradores meridionales muestra los valores estimados para los coeficientes del modelo de las variables seleccionadas (Tabla 3.7): temperatura de julio, superficie de cultivos de secano y densidad humana; todas con un nivel de significación  $P < 0,05$ ; y, por tanto, con un efecto significativo de cara a explicar el comportamiento de la variable dependiente. El hecho de que las variables tengan un coeficiente negativo indica que las áreas con menor temperatura media en julio, menor superficie de secano y menor densidad humana tienen mayor probabilidad de albergar machos durante la época estival. La temperatura media de julio se muestra como la variable principal de selección del área estival de los machos migradores estivales. El modelo final (Tabla 3.7) fue altamente significativo ( $\chi^2 = 36,078$ ,  $P < 0,001$ ). La prueba de la bondad de ajuste de Hosmer-Lemeshow indicó un ajuste adecuado del modelo a las observaciones ( $\chi^2 = 9,169$ ,  $P = 0,328$ ). El modelo explicó el 31% de la varianza ( $R^2$  de Nagelkerke) y clasificó correctamente el 69,1% de las áreas primaverales y el 72,1% de las invernales; siendo el porcentaje correcto de clasificación global del 70,6%.

**Tabla 3.7.** Resultados del análisis de regresión logística mostrando las variables incluidas en el modelo, los coeficientes (B), los valores del estadístico de Wald, sus grados de libertad (gl), los niveles de significación (Sig.) y los odds ratio [Exp (B)] (n = 136; 68 localizaciones estivales y 68 localizaciones primaverales).

<b>Variables</b>	<b>B</b>	<b>E.T.</b>	<b>Wald</b>	<b>gl</b>	<b>Sig.</b>	<b>Exp(B)</b>
Temperatura julio	-0,048	0,015	10,413	1	0,001	0,953
Superficie cereal secano	-0,002	0,001	8,669	1	0,003	0,998
Densidad humana	-0,008	0,003	8,794	1	0,003	0,992
Constante	13,755	3,612	14,499	1	0,000	941235,1

**Selección de microhábitat**

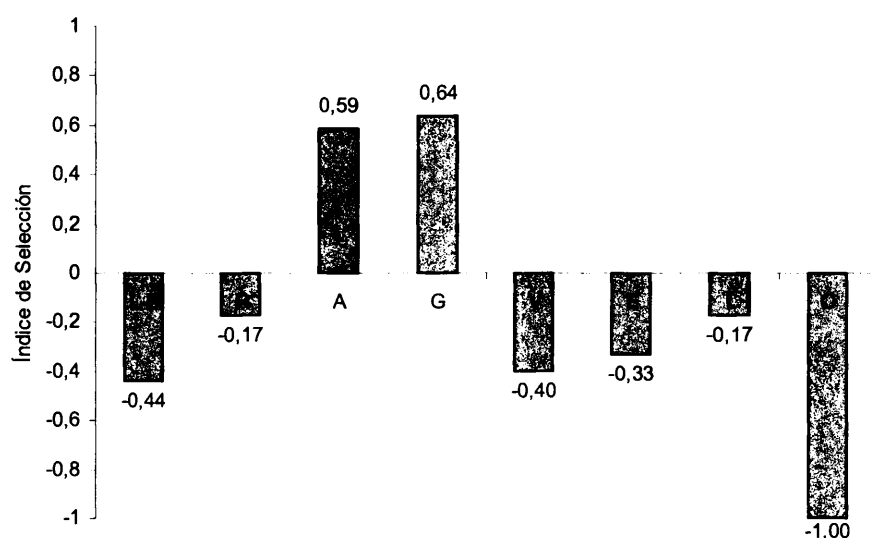
En la Tabla 3.8 se detallan los porcentajes de disponibilidad de los diversos tipos de cultivos: 49% parcelas labradas o en barbecho, 27% rastrojos de cereal, 6% cultivos de almendro u olivares o parcelas con lindes arboladas (almendros, olivos o encinas), 6% girasol, 4% viñedos, 3,4% eriales o pastizales, 1% leguminosas y 0,8% a otro tipo de cultivos, generalmente regadíos.

Los tipos de cultivos mas utilizados durante el verano fueron los girasoles (30%), seguidos de las parcelas arboladas (26%), de los rastrojos (19%) y de los labrados-barbechos (19%). El resto de cultivos tuvieron porcentajes de uso inferiores al 2%.

Los valores del Índice de Selección fueron positivos en los cultivos de girasol y en las parcelas arboladas. El resto de cultivos utilizados (rastrojo, labrado, viñedo, erial y leguminosa) presentaron índices de selección negativos (Figura 3.1).

**Tabla 3.8.** Valores del porcentaje de disponibilidad y del uso de los diferentes tipos de cultivos de las zonas estivales de los machos migradores de Avutarda.

<b>Tipo de cultivo</b>	<b>% disponibilidad</b>	<b>% uso</b>
Labrado-Barbecho	49,5	19,3
Rastrojo	27,10	19,3
Arbolado	6,97	26,96
Girasol	6,72	30,43
Viña	4,07	1,74
Erial	3,45	1,74
Leguminosa	1,24	0,87
Otros	0,85	0,00



**Figura 3.1.** Valores del Índice de Selección de Ivlev para cada tipo de cultivo. Por orden de disponibilidad (de izquierda a derecha): L-B, Labrado-Barbecho; R, Rastrojo; A, Arbolado; G) Girasol; V, Viña; E, Erial-Pastizal; L, Leguminosa; y O, Otros.

## DISCUSIÓN

La ausencia de diferencias significativas de las variables ambientales analizadas entre las áreas de reproducción y las áreas estivales de los machos migradores septentrionales sugiere que estos movimientos podrían no estar relacionados con las condiciones climáticas ni con los usos del suelo. El clima y la disponibilidad de recursos tróficos son considerados como una de las causas principales de la migración de las aves (Richardson 1990), pero estos no parecen ser los motivos por los que los machos de la Submeseta Norte realizaron los desplazamientos detectados. Además, al no existir diferencias entre las áreas de reproducción y las estivales de las variables analizadas, se incumpliría el principio básico de migración referente al antagonismo ambiental entre ambas (Bernis 1966a), por lo que desde esta perspectiva, los movimientos de los machos septentrionales podrían no constituir una migración en sentido estricto. Por el contrario, sí se encontraron diferencias significativas en las variables ambientales de las áreas de reproducción y de las áreas estivales de los machos migradores meridionales, los cuales se desplazaron a zonas situadas a mayor altitud,

con menor temperatura y menor densidad humana; reafirmandose, por tanto, la conclusión del anterior capítulo referente a que el gradiente latitudinal de las condiciones ambientales de la Península durante el verano parece determinar el comportamiento migratorio diferencial entre los machos migradores en un contexto Peninsular.

Como se adelantó en el capítulo segundo, las áreas de agregación estival de los machos migradores meridionales se encuentran a mayor altitud que las zonas de reproducción. Los cambios altitudinales entre las áreas de reproducción y las postreproductivas han sido descritos, por ejemplo, en el Gallo de las Rocosas *Dendragapus obscurus* (Cade & Hoffman 1993). El hecho de que las áreas de agregación estival estén situadas a mayor altitud que las zonas de reproducción y que la dirección preferente de migración estival sea hacia noreste (capítulo segundo), sugieren que en la evolución de dicho comportamiento puede haber influido la conveniencia de pasar el verano en zonas menos calurosas que las áreas de reproducción. De hecho, existe una correlación altamente significativa entre la temperatura y la altitud de las zonas estudiadas ( $r = -0,724$ ,  $P < 0,01$ , coeficiente de correlación de Spearman), de forma que, en el mes de julio, por cada 100 m la temperatura cambia, aproximadamente,  $0,5^{\circ}$  C. Además, en la Península Ibérica existe un gradiente latitudinal en la temperatura ligeramente superior a  $1^{\circ}$  C/200 km (De Castro *et al.* 2005). Según lo anterior, una posible explicación del comportamiento migrador observado es que las áreas de reproducción de los machos meridionales sufren durante el verano un acusado estío, y, para evitarlo, los machos abandonan estas zonas y se desplazan hacia otras situadas a mayor altitud y latitud, en busca de condiciones ambientales más favorables.

Todas las variables descriptoras del clima difirieron significativamente entre las zonas estivales y las de reproducción. Según el análisis de regresión logística, el parámetro que más diferencia a las áreas de cría de las estivales es la temperatura de julio, siempre inferior en las últimas. Existe una correlación positiva entre la distancia de migración y la diferencia de temperatura en julio entre el área de cría y el estival ( $r = 0,516$ ,  $P < 0,01$ ; coeficiente de correlación de Spearman), de forma que se cumple la teoría de selección de frecuencia-dependencia (Lundberg 1987) según la cual sería ventajoso para las avutardas moverse a más distancia a lugares de descanso estival con menor temperatura en los que las condiciones ambientales serían mas favorables.

El resultado guarda una estrecha relación con la selección en época estival de lugares con presencia de sombras (parcelas arboladas), ya que ambas circunstancias: elección de lugares con menor temperatura estival y con presencia de sombras; apuntan

hacia una selección de los lugares estivales relacionada con la termorregulación. Las aves, como vertebrados endotermos, son capaces de controlar su temperatura corporal en un ambiente térmico heterogéneo en el espacio y variable en el tiempo mediante la producción y disipación de calor metabólico (Calder & King 1974). Cuando la temperatura ambiental es muy elevada las aves no pueden disipar el exceso de calor adecuadamente y son incapaces, en algunas circunstancias, incluso de volar (Berthold 2001). Las aves poseen otras estrategias etológicas, como las migratorias, que contribuyen al control de la temperatura corporal: los machos migradores meridionales de Avutarda evitarían las situaciones de máximo calor mediante estrategias de comportamiento consistentes en desplazarse hacia lugares más frescos y seleccionar lugares con sombras.

La diversidad paisajística observada en las zonas estivales, con presencia de elementos arbóreos o arbustivos (dehesas, almendros, olivares, lindes arboladas), debe estar relacionada con la termorregulación: durante las horas centrales del día, cuando la temperatura es más alta, los machos de Avutarda seestean en las parcelas que poseen elementos arbóreos y aprovechan la sombra producida por almendros (comportamiento observado en Zaragoza, Teruel, Guadalajara o Cuenca), olivos (Madrid, Toledo, Guadalajara, Córdoba), fresnos (Madrid), encinas (Badajoz, Toledo, Albacete), pinos (Valladolid, Ávila) o melojos (Soria). De hecho, las parcelas con árboles son uno de los sustratos seleccionados positivamente por los machos durante el verano. Este comportamiento constituye un ejemplo de selección de micro-hábitat debido a condiciones térmicas favorables (Walsberg 1985). Dicha selección iría encaminada a minimizar los costes de termorregulación, de forma que las aves podrían reducir sus requerimientos energéticos y/o dedicar tiempo o energía a otros procesos vitales (Wolf & Walsberg 1996). Un comportamiento parecido ha sido descrito en la Avutarda Kori *Ardeotis kori*, que aprovecha la sombra proporcionada por las acacias *Acacia erioloba* en la savana del Kalahari (Botswana) para pasar los periodos de máxima insolación (Dean *et al.* 1999). Las estrategias etológicas dirigidas a la reducción de los requerimientos hídricos y energéticos también han sido descritas, por ejemplo, en las alondras desertícolas, las cuales realizan prolongadas descansos con el fin de evitar el calor del mediodía, especialmente en verano (Tieleman 2005).

La selección estival de medios agrícolas más heterogéneos, con presencia de arbolado, implica una reducción del campo visual respecto a las zonas de cultivos herbáceos. Seleccionando estas parcelas, los machos reducen enormemente su

detectabilidad y consiguen, en muchos casos, pasar desapercibidos a lo largo de semanas o meses. Por el contrario, durante la época de celo, las avutardas eligen zonas con gran visibilidad (Hidalgo & Carranza 1990), de forma que la presencia de un macho realizando la rueda puede ser detectada a gran distancia: un macho en exhibición nupcial, mostrando el plumaje blanco en contraste sobre el verde de una siembra de cereal puede ser observado, a simple vista, a más de 2 km (datos propios). Muy al contrario, un bando de machos en un olivar es de difícil visualización. En otras especies con sistemas de apareamiento basados en la exhibición de los machos, por ejemplo el Urogallo de las Artemisas *Centrocercus urophasianus*, ha podido ser demostrado que los lugares de exhibición poseen características que favorecen la visibilidad de los machos durante su exhibición sexual (Aspbury & Gibson 2004).

Otro cultivo seleccionado positivamente durante el verano es el de girasol: además de proporcionar alimento, en forma de brotes verdes y pipas tiernas (observación personal); ofrece un buen refugio cuando las plantas han alcanzado su máximo desarrollo ya que la visibilidad en el interior de las parcelas es mínima y resulta enormemente complicado llegar a visualizar una especie eminentemente terrestre como la Avutarda. Además, cuando las plantas han crecido lo suficiente producen sombras que también son aprovechadas para sestar (observación personal). Este resultado contradice una de las medidas del Plan de Acción de la Avutarda en Europa que considera a los cultivos de girasol negativos para la conservación de la especie y recomienda su no cultivo (Kollar 1996). Por el contrario, los resultados obtenidos indican que los cultivos de girasol proporcionan durante el estío un lugar de refugio y alimentación apropiado para las avutardas. Por último, destacar que los cultivos de cereal, viña y leguminosa; aunque son utilizados durante el verano, su disponibilidad supera a su utilización por parte de los machos migradores, de manera que son seleccionados negativamente en las áreas estivales.

El hábitat tradicionalmente asignado a la Avutarda en España, de terrenos despejados y sin arbolado, se vería ampliado, según la conducta mostrada por los machos migradores meridionales, a zonas con un mosaico paisajístico en los que la presencia de elementos arbóreos dispersos adquieren una elevada relevancia. Los resultados expuestos reafirman la capacidad de las avutardas para aprovechar y seleccionar activamente el micro-hábitat más favorable en función de la época del año.

En general, las actividades antropógenas son la fuente principal de molestias sobre la especie (Hellmich 1991a; Sastre *et al.* en revisión). Las molestias disminuyen

considerablemente en función de la densidad de población humana y su aparición debe ser más infrecuente en lugares más despoblados. Por ello, la selección de lugares con menor densidad humana durante el estío significa la búsqueda de parajes en los que la aparición de molestias se minimice, lo cual debe ser especialmente importante debido a que en verano las aves mudan algunas plumas de vuelo y esto, posiblemente, implique una reducción de la capacidad para volar. Por el contrario, en la selección de los lugares de exhibición podrían intervenir otros factores distintos a la aparición de molestias.

Se confirman las conclusiones expuestas en el capítulo segundo, los machos migradores emprenderían una migración estival diferencial en función del gradiente ambiental de la Península: los machos septentrionales, además de desplazarse en verano sin una dirección preferente y a menor distancia y desnivel que los machos meridionales, se desplazaron a zonas ambientalmente homogéneas a las primaverales. En contraste, los migradores meridionales, que mostraron una dirección preferente de migración, recorrieron mayores distancias y superaron mayores desniveles que los machos septentrionales; se dirigieron en verano a zonas ambientalmente distintas a las de primavera, con menor temperatura media en julio, menor superficie de cultivos de secano, mayor diversidad paisajística y menor densidad de población humana.

La migración estival de los machos meridionales parece relacionada con las causas ambientales, sin embargo, la migración estival de los machos septentrionales no parece guardar relación con estas causas y es posible que se trate de un comportamiento aprendido durante su etapa juvenil o inmadura y luego repetido en su etapa adulta (capítulo sexto). Nos encontramos ante una situación en la que estarían actuando diferentes causas de migración: por una parte, los septentrionales realizan desplazamientos debidos, probablemente, a su predisposición genética y al aprendizaje juvenil y por otra, los meridionales, lo harían, además de por esas causas, por la existencia de unos condicionantes ambientales. En el caso de los segundos se cumple el principio migratorio de existencia de contraste ambiental entre el área de reproducción y el área estival (Bernis 1966a). Se puede afirmar, por tanto, que los machos de Avutarda cuyas áreas de reproducción se encuentran en el piso bioclimático termomediterráneo y en el mesomediterráneo muestran un verdadero comportamiento migratorio estival; el cual es un reflejo de la presión ambiental. En el capítulo sexto se tratará de explicar si, además, existe una predisposición genética migratoria o se trata de una conducta aprendida. La conducta migratoria descrita constituye un ejemplo de variabilidad del comportamiento migratorio

que varía en función de diferentes escenarios ambientales o de diferentes segmentos poblacionales (Tellería 2004).



*Hembra adulta en plumaje nupcial (Daganzo, Madrid, 24 de julio de 2004)*

## Comportamiento Migratorio de las Hembras

### INTRODUCCIÓN

En el capítulo segundo se ha realizado una revisión general del comportamiento migratorio de la Avutarda Común y se han examinado las pautas migratorias de los machos para pasar, en el capítulo tercero, a analizar las características ambientales de los lugares de agregación estival de los machos. En el presente capítulo se tratarán detalladamente los movimientos estacionales emprendidos por las hembras.

La existencia de desplazamientos estacionales de hembras radio-marcadas en la Península Ibérica ha sido descrita, únicamente, en la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila (Alonso *et al.* 2000; Morales 2000). Allí fueron estudiadas 25 hembras radio-marcadas y se describieron las siguientes conductas migratorias: (a) hembras sedentarias que no se alejaron, en promedio, más de dos km de su lugar de cópula durante todo el año, nidificando en sus inmediaciones (32%); (b) hembras sedentarias que únicamente abandonaron su área de campeo para copular (32%); (c) hembras que migraron entre las zonas de cría y de invernada (20%); y (d) hembras que migraron desde una zona de invernada en la que copulan hacia una zona de veraneo en la que nidifican (16%). Los dos primeros patrones fueron considerados sedentarios y los dos últimos migradores, aunque los desplazamientos efectuados nunca fueron superiores a 15 km. A partir de estas observaciones se definió un patrón de migración parcial entre las hembras de la especie.

Existen otras evidencias indirectas sobre los movimientos invernales de hembras de Avutarda en poblaciones ibéricas: por ejemplo, en el norte de Murcia son conocidas concentraciones invernales de más de 100 ejemplares cuyo origen es desconocido (Hernández *et al.* 1987; Campos 1993); lo cual sugiere la existencia de un comportamiento migratorio en otras poblaciones peninsulares; pero, exceptuando la población de Villafáfila,

son muy escasos los conocimientos existentes sobre esta conducta y se ignoran aspectos básicos como la fenología, amplitud, origen o destino de los desplazamientos.

Fuera de la Península Ibérica existen más evidencias sobre la migración de hembras: en Rusia, mediante el marcaje de ejemplares con emisores vía satélite, han sido constatados desplazamientos de 1000 km entre las zonas primaverales de reproducción en Saratov (Rusia) y las zonas invernales del sur de Ucrania; y se ha determinado que la migración posnupcial tiene lugar en octubre y noviembre y la prenupcial a finales de marzo (Watzke *et al.* 2001).

El propósito principal del presente capítulo es describir el comportamiento migratorio de las hembras de Avutarda en España central, así como comprobar la existencia del mismo en otras poblaciones ibéricas en base a las variaciones estacionales de efectivos. En lo referente a España central, se tratan los siguientes aspectos: determinar cuál es la fracción migradora o sedentaria de la población, cuáles son las estrategias migratorias y la fidelidad a las mismas, la cronología, la dirección y distancia de la corriente migratoria, la fidelidad a las zonas invernales, la relación entre las distancias recorridas y los cambios altitudinales. Por último se discute el efecto del éxito reproductivo sobre el comportamiento migratorio.

## **MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El estudio con hembras radio-marcadas se desarrolló en áreas pertenecientes a la Submeseta Sur de la Península Ibérica, situadas al este y sur de la Comunidad de Madrid y al noreste de la provincia de Toledo (Figura 4.4). El clima es mediterráneo de tipo continental, con veranos secos y calurosos, inviernos fríos y primaveras y otoños lluviosos. La altitud del área de estudio varía entre los 785 m de Campo Real (Madrid) y los 530 m de Camarenilla (Toledo). El hábitat de la especie en el área de estudio corresponde a llanuras cultivadas con cereales y leguminosas de secano acompañados, en el sur de Madrid y en Toledo, por un mosaico de olivares y viñedos. La Avutarda Común se distribuye en Madrid por el este y sur de la Comunidad, está repartida en al menos 14 grupos reproductores que conforman una población próxima a los 1.500 individuos (Alonso 2006); en Toledo se

distribuye principalmente en el centro y en la mitad oriental de la provincia y su población ha sido estimada en 3.250 individuos (para más detalles ver el capítulo primero).

Complementariamente, para comprobar la variación estacional del número de hembras en otras poblaciones ibéricas se realizaron seguimientos poblacionales en Madrid, Andalucía, Aragón, Toledo (Mesa de Ocaña), Guadalajara y Segovia (para más detalles sobre estas poblaciones ver el capítulo primero).

#### Marcaje y radio-seguimiento

En los inviernos de 1999 a 2004 fueron capturadas, con redes extendidas por cohetes, 43 hembras de tamaño adulto. Cada ave fue marcada con dos placas de PVC colocadas sobre ambas alas y con un emisor de radio de cuatro años de duración (Biotrack) sujeto al dorso del ave mediante un arnés elástico (Figura 4.1). La muestra fue completada con 25 hembras jóvenes capturadas entre 1995 y 2004, y marcadas con los mismos elementos que las hembras adultas que sobrevivieron, al menos, dos inviernos consecutivos durante su etapa adulta (cuando superaron los dos años de vida, para más detalles sobre el marcaje de jóvenes ver el capítulo sexto). Los ejemplares marcados pertenecieron a cinco grupos reproductores de Madrid, cuatro de Toledo y uno de Guadalajara (Tabla 4.1). Algunas de las hembras capturadas en Madrid se establecieron como reproductoras en Toledo y Guadalajara.

**Tabla 4.1.** Número de hembras estudiadas, edad a la que fueron marcadas y área de reproducción en la que se establecieron.

Grupo Reprodutor	Provincia	Nº de hembras		
		Adultas	Jóvenes	Total
Daganzo de Arriba	Madrid	12	2	14
Camarenilla	Toledo	0	1	1
Camarma de Esteruelas	Madrid	11	2	13
Campo Real	Madrid	0	2	2
Talamanca de Jarama-Valdetorres de Jarama	Madrid	17	12	29
Estremera-Fuentidueña de Tajo	Madrid		4	4
La Guardia	Toledo		1	1
Quer-Cabanillas del Campo	Guadalajara	1		1
Seseña	Toledo	1	1	2
Villatobas	Toledo	1		1
<b>Total</b>		<b>43</b>	<b>25</b>	<b>68</b>

Cada hembra fue localizada, como mínimo, una vez al mes. Para obtener la posición de los ejemplares marcados se utilizó la misma técnica que la descrita en el capítulo segundo.



**Figura 4.1.** Hembra adulta inmediatamente después de ser marcada.

### **Análisis de datos**

El área de reproducción fue definida como el área de campeo utilizada por los miembros del grupo reproductor (machos y hembras) durante el periodo de cortejo. La identificación del área de reproducción fue realizada mediante la radio-localización de hembras y machos marcados, así como por observaciones directas realizadas durante el periodo reproductivo en los grupos con individuos marcados. El área de invernada fue definida como el área de campeo de las hembras marcadas durante el periodo invernal (de diciembre a febrero). La amplitud (distancia lineal) y dirección de los desplazamientos entre la zona de reproducción y la zona de invernada fueron determinados utilizando como referencia de origen las localizaciones correspondientes al cortejo (mediados de abril, coincidiendo con el periodo de máxima frecuencia de cópulas). Ambos parámetros fueron determinados utilizando el mapa digital "Carta Digital" (Centro Geográfico del Ejército 1999).

Las hembras que invernaron en el área de reproducción fueron consideradas sedentarias y las que abandonaron el área de reproducción durante el invierno migradoras. Para comprobar si la distancia de migración tuvo algún efecto sobre las variables analizadas, se diferenció a las hembras migradoras en dos grupos: (a) migradoras próximas, aquellas que en invierno abandonaron las zonas de reproducción y se movieron hacia zonas adyacentes a las anteriores, como las que se reproducen e invernan en las ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares (Madrid), cuyos grupos reproductores son considerados como una “unidad poblacional” (Martín 2001); y (b) migradoras lejanas, aquellas que durante el invierno abandonaron las áreas de reproducción y se dirigieron hacia zonas no adyacentes a las anteriores.

Para evaluar la fidelidad de las hembras a las zonas de invernada se determinó el área visitada por cada una de ellas en los sucesivos años de estudio y se obtuvo el porcentaje de hembras que año tras año invernaron en la misma zona. La cronología de inicio o final de la migración fue obtenida calculando el promedio entre la última fecha de presencia en el área de reproducción y la primera fecha de ausencia en ese área o de presencia en la de invernada. Con el propósito de evaluar la posible relación entre el comportamiento migratorio de las hembras y su éxito reproductor, considerando como hembras con éxito aquellas cuyos pollos sobrevivieron hasta el mes de diciembre; se compararon los patrones migratorios de aquellas hembras que en dos temporadas consecutivas presentaron fracaso y éxito reproductor. También se exploró si la fenología migratoria estaba relacionada con el éxito de cría mediante la comparación de la fecha de salida hacia las zonas invernales de las hembras que en temporadas consecutivas tuvieron un resultado distinto en el éxito de cría.

Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el programa SPSS (SPSS 1999) y se estableció un nivel de significación de  $P < 0,05$ .

### **Censos**

Para controlar la variación estacional de efectivos de las poblaciones de avutardas estudiadas, se realizaron, como mínimo, dos censos anuales en cada una de las zonas seleccionadas: uno para establecer la cantidad de individuos invernantes, a finales de diciembre o principios de enero; y otro en marzo para determinar los individuos reproductores. Los censos fueron realizados desde la temporada invernal 2001/02 hasta la temporada prereproductiva de 2006. En la Tabla 4.2 se detalla el año y el resultado del

censo de cada zona. Para poder realizar comparaciones válidas entre ambos censos es preciso que tanto la superficie muestreada como la metodología empleada sean idénticas. Además es recomendable la repetición de los censos en diferentes años y que los observadores sean los mismos. Una descripción pormenorizada acerca del método de censo se encuentra descrita en Alonso *et al.* 2005d.

## **RESULTADOS**

### **Sedentarias vs. Migradoras. Constancia del comportamiento migratorio**

El 51% (n = 35) de las hembras fueron migradoras y el 49% restante (n = 33) sedentarias. Al diferenciar entre migradoras lejanas y próximas, el 35% (n = 24) fueron migradoras lejanas y el 16% (n = 11) migradoras próximas.

En relación a la constancia del comportamiento migratorio, esta pudo ser determinada en una muestra de 48 hembras en las que se identificó con precisión el área de invernada correspondiente a dos o más años consecutivos. El 75% de las hembras (n = 36) siempre mantuvieron el patrón migratorio (fueron sedentarias o realizaron la migración invernal en al menos dos años consecutivos) y el 25% (n = 12) cambiaron en alguna ocasión la conducta migratoria. De estas 12 hembras, siete pasaron de ser migradoras lejanas a sedentarias, dos de migradoras lejanas a próximas y otras tres de migradoras próximas a sedentarias.

### **Fidelidad a las áreas de invernada**

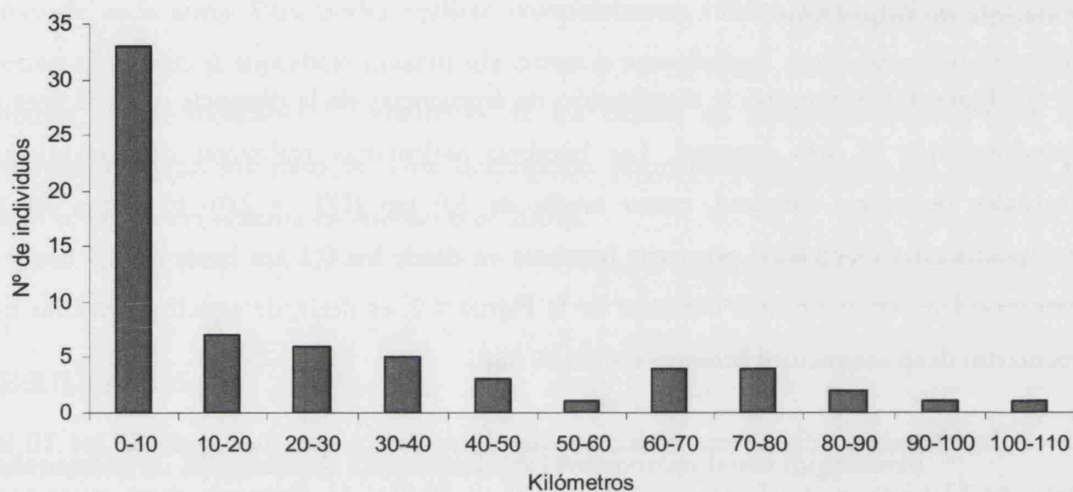
En 42 ocasiones pudo ser determinado si las hembras migradoras que mantuvieron su patrón migratorio se mostraron fieles a las áreas invernales en años consecutivos. En el 88% de las ocasiones las hembras mantuvieron la zona de invernada año tras año. El 12% restante varió el lugar de invernada, tratándose, en todos los casos, de hembras migradoras lejanas cuyas áreas de invernada se encontraban en La Mancha (oriente de Toledo y occidente de Cuenca).

### **Distancia de migración**

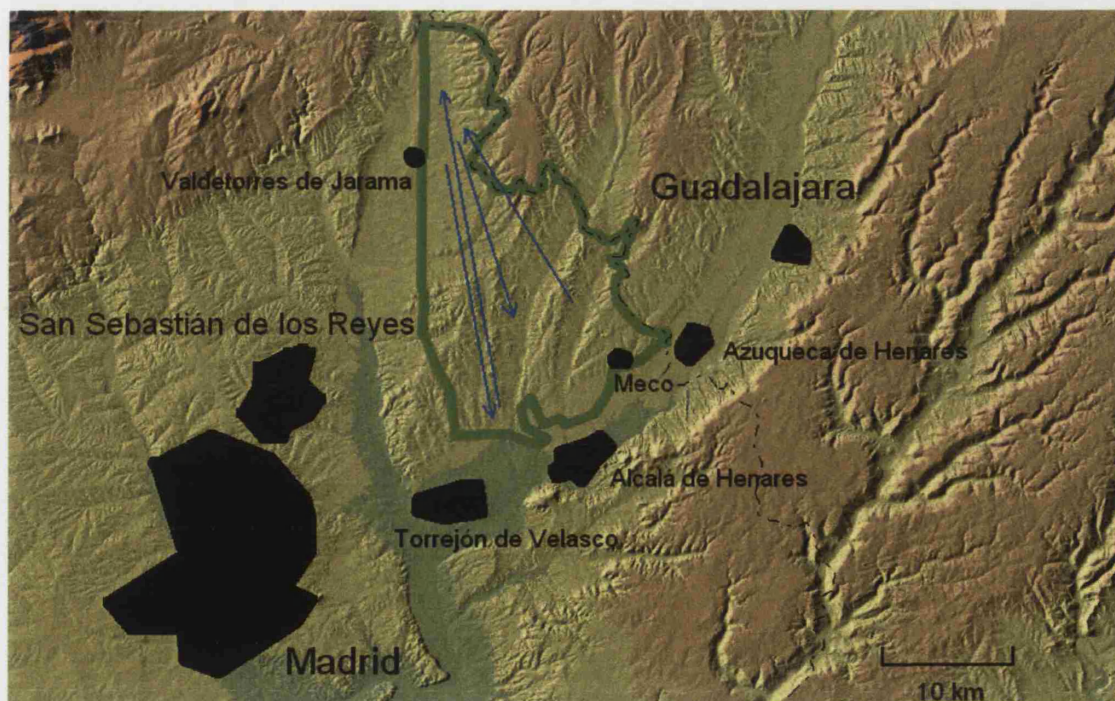
En la Figura 4.2 se muestra la distribución de frecuencias de la distancia entre el área de reproducción y el área invernal. Las hembras sedentarias realizaron desplazamientos invernales de escasa longitud, como media de 3,0 km (DT = 2,0). El rango de los desplazamientos efectuados por estas hembras va desde los 0,1 km hasta de 6,9 km y se corresponden con la primera columna de la Figura 4.2, es decir, de aquellas hembras que efectuaron desplazamientos inferiores a los 10 km.

Las hembras migradoras realizaron desplazamientos que fueron desde los 10 km hasta los 110 km ( $n = 35$ , media = 49,8, DT = 29,51). Al distinguir entre migradoras próximas y lejanas, tenemos que las primeras efectuaron desplazamientos comprendidos entre los 10 km y los 30 km, con promedio de 18,1 km (DT = 4,4) y las segundas entre los 30 y los 110 km, con promedio de 64,3 km (DT = 24,0).

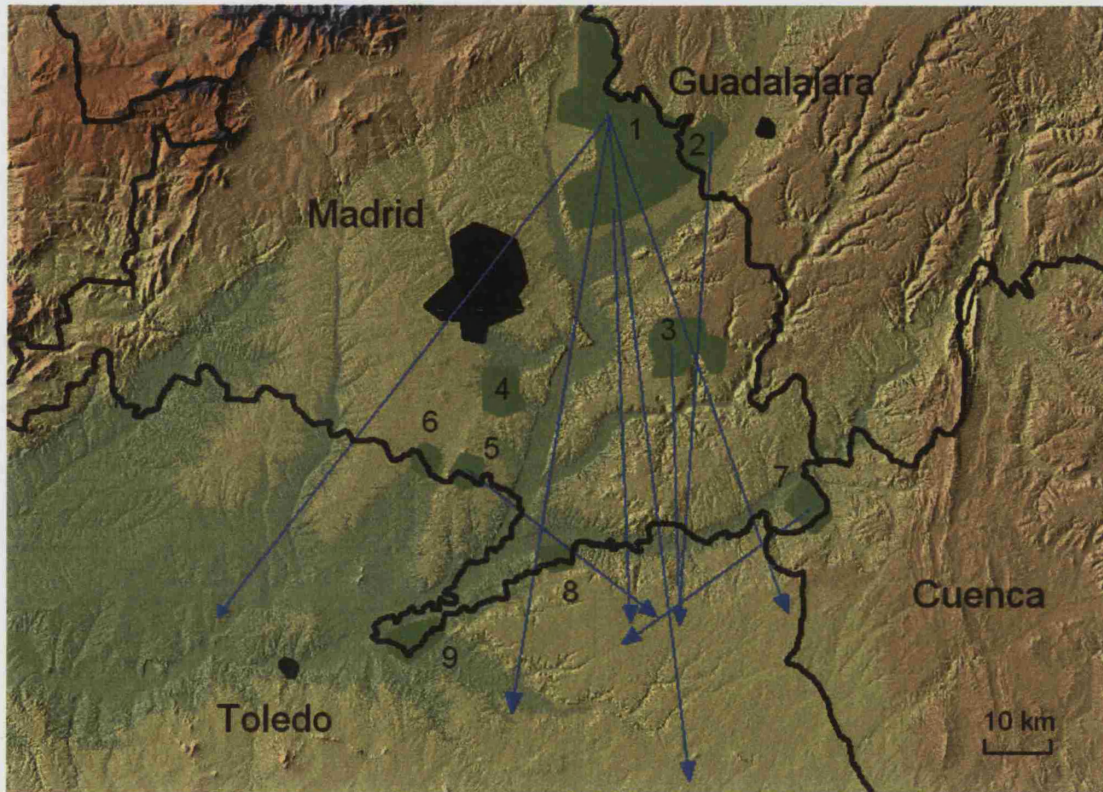
Entre los desplazamientos invernales máximos destacan los efectuados por dos hembras marcadas en la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares cuando eran jóvenes: una de ellas se desplazó en su segundo invierno a Consuegra (Toledo) a 133 km, en el tercero a Lillo (Toledo) a 98 km y en el cuarto y quinto a Villanueva de Bogas (Toledo) a 104 km. La segunda hembra se desplazó en su segundo invierno a Ocaña (Toledo) a 85 km, en el tercero a 15 km y en el cuarto a Lillo (Toledo) a 110 km. En la Figura 4.4 se muestran los desplazamientos invernales más representativos de las hembras migradoras lejanas.



**Figura 4.2.** Distribución de frecuencias de la distancia de la línea de vuelo entre el área de campeo de reproducción y el área invernal de las hembras. La columna 0 - 10 km está integrada por las 33 hembras consideradas como sedentarias (invernantes en el área de reproducción). El resto son hembras migradoras invernantes fuera del área de reproducción.



**Figura 4.3.** Mapa de España central en el que se muestran los desplazamientos (flechas azules) entre el área de reproducción y el área invernal de cuatro hembras migradoras próximas en el seno de la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares (superficie delimitada por la línea verde).



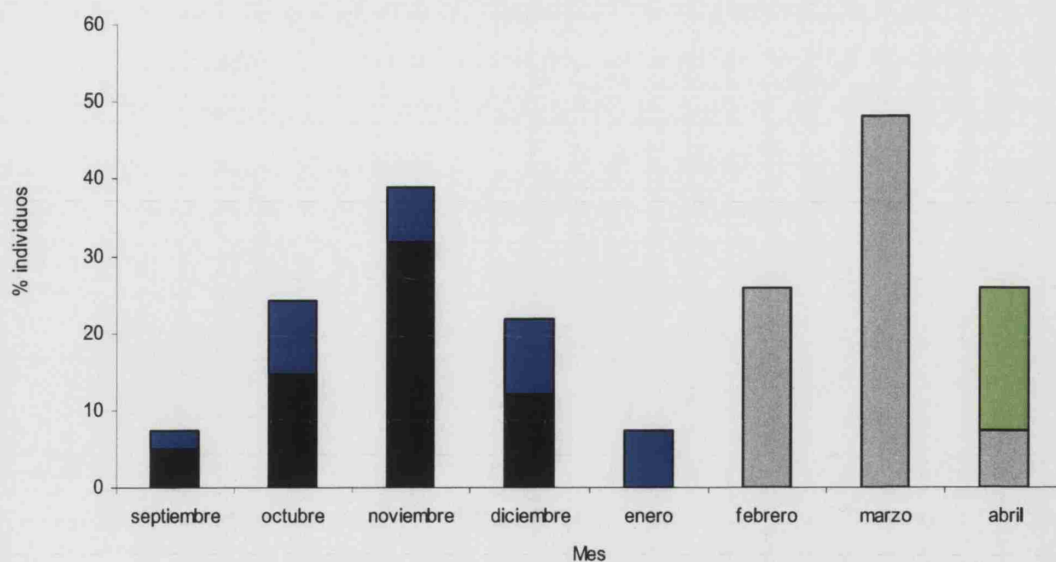
**Figura 4.4.** Mapa de España central en el que se muestran los desplazamientos invernales de nueve hembras migradoras lejanas de Avutarda Común (flechas azules). Las superficies verdes representan las áreas de reproducción de las hembras estudiadas (1, ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares; 2, ZEPA de la Estepas Cerealistas de la Campiña; 3, Campo Real; 4, Pinto; 5, Seseña; 6, Torrejón de Velasco; 7, Estremera-Fuentidueña de Tajo; 8, Aranjuez 1; y 9, Aranjuez 2).

### Cronología de migración

La migración de salida de las áreas de cría (“migración posnupcial” *sensu* Bernis 1966a u “outward migration” *sensu* Berthold 2001) hacia las zonas de invernada comenzó en septiembre, pero sólo una fracción minoritaria, del 7,3% ( $n = 3$ ), inició la migración posreproductiva en ese mes. En octubre iniciaron los movimientos otoñales el 24,3% ( $n = 10$ ), en noviembre el 39,2% ( $n = 16$ ) y en diciembre el 21,9% ( $n = 9$ ). El 7,3% de las hembras ( $n = 3$ ) retrasó hasta el comienzo de enero la migración invernal. La fecha promedio de los movimientos posnupciales fue el 11 de noviembre (promedio de fecha juliana = 315, DT = 33). Al distinguir entre tipos de migración (lejana *vs.* próxima), se

obtuvo que la fecha media de migración de las migradoras lejanas fue el 14 de noviembre ( $n = 28$ , media de la fecha juliana = 318,  $DT = 31$ ) y la de las migradoras próximas el 4 de noviembre ( $n = 14$ , media de la fecha juliana = 308,  $DT = 37$ ). A pesar de existir una ligera asincronía en la fecha media de migración de uno y otro tipo, la prueba  $U$  de Mann-Whitney no mostró diferencias significativas entre ambas ( $U = 146$ ,  $P = 0,182$ ).

La salida del área de invernada, y por tanto del inicio de la migración de retorno al área de reproducción (“migración prenupcial” *sensu* Bernis 1966a o “return migration” *sensu* Berthold 2001), comenzó en febrero. En ese mes el 25,9% de las hembras ( $n = 7$ ) abandonó el área invernal, el 48,1% de las hembras ( $n = 13$ ) lo hizo en marzo y el 25,9% restante ( $n = 7$ ) en abril (Figura 4.5). En promedio, la migración prenupcial ocurrió en torno al 15 de marzo ( $n = 27$ , promedio de fecha juliana = 74,  $DT = 26$ ). La fecha media de migración prenupcial de las migradoras lejanas fue el 13 de marzo ( $n = 18$ , media de la fecha final = 72,  $DT = 21$ ) y la de las migradoras próximas el 18 de marzo ( $n = 9$ , media de la fecha final = 77,  $DT = 27$ ). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la fecha promedio de la migración de retorno entre migradoras próximas y lejanas ( $U = 73,5$ ,  $P = 0,700$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney).



**Figura 4.5.** Porcentaje mensual de hembras que emprenden la migración posnupcial (columnas negras: % hembras adultas; columnas azules: % hembras jóvenes) y la migración prenupcial (columnas grises: % hembras adultas; columna verde: % hembras jóvenes).

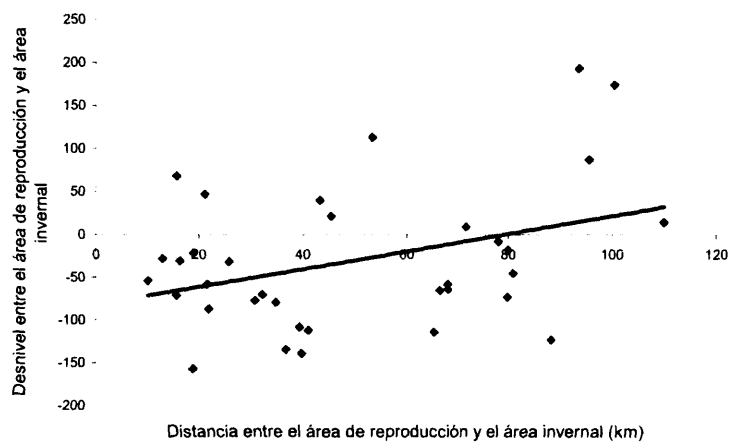
### **Altitud del área de reproducción y del área de invernada**

La altitud del área de reproducción de las hembras migradoras fue desde un mínimo de 602 m a un máximo de 781 m (media = 677,7 DT = 42,96, n = 35) y la del área invernal desde 493 m a 794 m (media = 708,0 DT = 71,64, n = 35). Las áreas de reproducción se encontraron a menor altitud que las de invernada, existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre ambas ( $Z = 2,35$ ,  $P = 0,019$ , prueba de Wilcoxon para datos apareados).

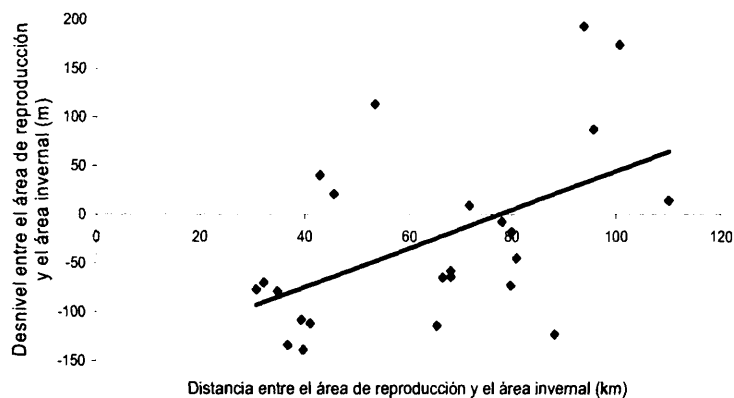
Al distinguir entre migradoras próximas y lejanas encontramos que la altitud media de las zonas de invernada de las migradoras próximas fue de 693,7 m (DT = 36,0) y la del área de reproducción de 655,0 m (DT = 40,0), no existiendo diferencias significativas entre ambas ( $Z = 1,77$ ,  $P = 0,075$ ). En el caso de las migradoras lejanas, la altitud media del grupo reproductor fue de 688,0 m (DT = 42,5) y la del área de invernada de 714,5 m (DT = 82,1), y tampoco se apreciaron diferencias significativas entre ambas ( $Z = 1,54$ ,  $P = 0,123$ ).

### **Relación entre la distancia y el desnivel en la migración invernal**

No se observó una correlación estadísticamente significativa entre la distancia recorrida por cada hembra migradora y la diferencia de altitud existente entre el área de reproducción y el área invernal ( $r_s = 0,246$ ,  $P = 0,154$ , n = 35) (Figura 4.6). Considerando únicamente las hembras migradoras próximas, se observa que tampoco existe correlación significativa entre la distancia y el desnivel entre las zonas de reproducción y las zonas invernales. En el caso de las hembras migradoras lejanas sí existe una moderada correlación positiva entre la distancia recorrida por cada hembra en la migración invernal y la diferencia de altitud existente entre el área del grupo reproductor y el área invernal ( $r_s = 0,548$ ,  $P < 0,01$ , n = 24, coeficiente de correlación de Spearman) (Figura 4.7). Las hembras que realizaron desplazamientos invernales superiores a 30 km seleccionaron zonas situadas a mayor altitud que las zonas de reproducción: cuanto mayor fue el desplazamiento, mayor fue el desnivel superado.



**Figura 4.6.** Relación de la distancia entre el área de reproducción y el área invernal con el desnivel entre el área de reproducción y el área invernal del conjunto de hembras migradoras.

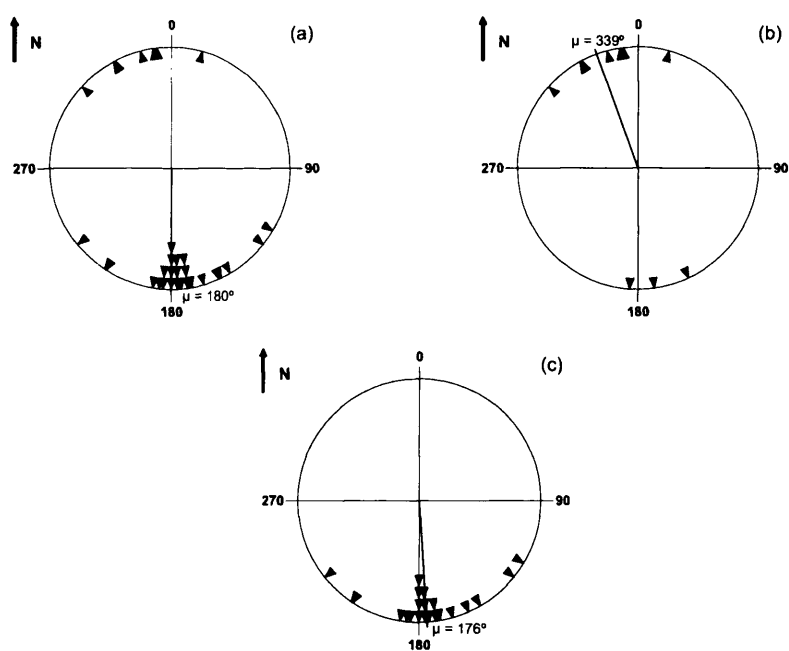


**Figura 4.7.** Relación de la distancia entre el área de reproducción y el área invernal con el desnivel entre el área de reproducción y el área invernal de las hembras migradoras lejanas.

### Dirección de migración

La dirección principal del desplazamiento de las hembras migradoras fue hacia el sur, con media de  $180^\circ$  ( $n = 35$ ,  $Z = 8,921$ ,  $DT = 67^\circ$ ,  $P < 0,01$ , prueba de Rayleigh). Los resultados indican que existe una dirección preferente a sur en la migración invernal (Figura 4.8 a).

Al considerar únicamente las hembras migradoras próximas la dirección preferente del desplazamiento invernal fue a noroeste (Figura 4.8 b), con media de  $339^\circ$  ( $n = 11$ ,  $Z = 2,027$ ,  $DT$  circular =  $74,5^\circ$ ,  $P = 0,132$ , prueba de Rayleigh). En el caso de las hembras migradoras lejanas, la dirección principal del desplazamiento invernal fue hacia el sur (Figura 4.8 c), con media de  $176^\circ$  ( $n = 24$ ,  $Z = 20,456$ ,  $DT$  circular =  $22,9^\circ$ ,  $P < 0,01$ , prueba de Rayleigh). Los resultados indican que existió una dirección preferente en la migración invernal de las hembras que emigraron a zonas invernales situadas a más de 30 km. La prueba de Watson-Williams indicó diferencias estadísticamente significativas de la dirección de migración estival entre las hembras migradoras próximas y lejanas ( $F = 42,996$ ,  $P = 0,000$ ).



**Figura 4.8.** Distribución circular y media de las direcciones de migración entre el área de reproducción y el área invernal: (a) del total de hembras migradoras, (b) de las hembras migradoras próximas; y (c) de las hembras migradoras lejanas.

**Relación entre distancia y duración de la migración invernal**

No se encontró una correlación significativa entre la distancia entre el área del grupo reproductor y el área invernal y la duración de la estancia en la zona invernal ( $r_s = 0,298$ ,  $r = 0,115$ ,  $n = 29$ , coeficiente de correlación de Spearman).

**Efecto del éxito reproductor en la migración invernal**

Del total de hembras estudiadas, 13 tuvieron distinto éxito reproductor en temporadas consecutivas: un año no criaron con éxito y al año siguiente sí lo hicieron, criando al menos un pollo que sobrevivió, como mínimo, hasta su primer otoño. De las 13 hembras, ocho no cambiaron su patrón migratorio y cinco sí lo hicieron. De las ocho hembras que no cambiaron el patrón, seis fueron sedentarias y dos migradoras de larga distancia. Todas las hembras que cambiaron el patrón fueron migradoras, existiendo una asociación estadísticamente significativa entre el hecho de que críasen con éxito y el cambio de migradora a sedentaria ( $P = 0,021$ , estadístico exacto de Fisher). Por otra parte, cuatro de las cinco hembras que cambiaron el patrón migratorio criaron machos.

La distancia media del desplazamiento invernal de las hembras que no criaron con éxito fue de 28,4 km (DT = 32,04,  $n = 13$ ), mientras que dicha distancia media recorrida por esas mismas hembras cuando el pollo sobrevivió al otoño fue de 12,4 km (DT = 22,3), existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre ambas ( $Z = 2,69$ ,  $P = 0,007$ ,  $n = 13$ , prueba de Wilcoxon para datos apareados).

La cronología del inicio de la migración de las hembras que criaron con éxito pudo ser determinada mediante el seguimiento de 4 hembras que viajaron al área invernal junto a sus pollos distancias que fueron de 12 km a 70 km y el de un pollo que viajó junto a su madre 37,5 km. La fecha promedio de estos desplazamientos fue el 6 de noviembre ( $n = 5$ ), con fechas extremas entre el 24 de septiembre y el 22 de noviembre. No se encontraron diferencias significativas entre la fecha de inicio de migración de las hembras que viajaron con pollo y la de las hembras en general, que fue el 11 de noviembre ( $U = 102,5$ ,  $P = 0,931$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney).

## Cambios estacionales en el número de hembras

En la Tabla 4.2 se muestra el resultado y el año de realización de los censos efectuados en las áreas de control. El número de hembras contabilizadas en enero y en marzo es muy variable dependiendo de la zona, contrastando los resultados obtenidos en aquellas en las que durante el invierno se censan las cantidades máximas, por ejemplo en Segovia; con aquellas otras en los que los máximos se dan en los censos prenupciales, por ejemplo en Aranjuez; o aquellas en las que parece observarse una aparente estabilidad poblacional en cuanto al número de efectivos, como en Los Monegros o en las ZEPA 139 (Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares) y ZEPA 167 (Estepas de La Campiña).

**Tabla 4.2.** Resultados de los censos de avutardas invernantes y reproductoras en las zonas estudiadas (datos de Andalucía y de Madrid tomados de Alonso *et al.* 2005a, 2005b).

Provincia Zona	Número de hembras		Año de censo	
	Invernal	Prenupcial	Invernal	Prenupcial
Zaragoza				
Los Monegros	41	47	2003/04	2004
Teruel-Guadalajara				
Gallocanta-Campillo	2	32	2001/02	2002
Segovia				
Paradinas-Villoslada	156	0	2002/03	2003
Madrid-Guadalajara				
ZEPA 139+ZEPA 167	764	744	2004/05	2005
Madrid				
Campo Real	48	80	2004/05	2005
Pinto-Torrejón Velasco	63	146	2004/05	2005
Fuentidueña	6	18	2004/05	2005
Aranjuez	0	70	2004/05	2005
Guadalajara				
Driebes	50	17	2004/05	2005
Toledo				
Mesa de Ocaña	1092	653	2004/05	2006
Córdoba				
Fuente Obejuna	117	39	2003/04	2004
Sevilla				
Osuna	63	72	2002/03	2003

## DISCUSIÓN

### Migración parcial

Como en el caso de los machos, se corrobora el patrón de migración parcial de las hembras de Avutarda Común en España central: la mitad de las hembras fueron consideradas sedentarias (48,5%) y la otra mitad (51,5%) migradoras invernales. Las hembras sedentarias no abandonaron durante el invierno el área de reproducción y se desplazaron en promedio tres km a lo largo de todo el ciclo anual. Los resultados son, en parte, concordantes con los obtenidos en la ZEPA de las Lagunas de Villafáfila (Zamora), donde también fue observado un patrón de migración parcial entre las hembras: un 64% de la población fue considerada sedentaria y un 36% migradora (Alonso *et al.* 2000; Morales 2000). En Villafáfila las hembras sedentarias no se alejaron, en promedio, más de dos km de su lugar de cópula durante todo el año; y las hembras migradoras realizaron desplazamientos máximos de 15 km, comportamiento este último que se asemejaría al manifestado por las migradoras próximas del centro peninsular. Hay que advertir que los patrones migratorios definidos en Villafáfila atendieron, exclusivamente, a la existencia de movimientos estacionales regulares, con independencia de las distancias recorridas, de las direcciones de los desplazamientos o de las características ambientales de las áreas utilizadas a lo largo del año. Debido a ello, las comparaciones efectuadas entre ambas poblaciones han de ser realizadas con la debida cautela. En las poblaciones del centro peninsular se presentó un tercer tipo de comportamiento migratorio, el de las hembras migradoras lejanas, no observado en Villafáfila. Las diferencias observadas en el comportamiento migratorio de las hembras de Villafáfila respecto a las del centro peninsular podrían estar asociadas a las diferencias de hábitat: en Madrid y zonas limítrofes de Toledo y Guadalajara la metapoblación se encuentra fragmentada en 17 áreas de agregación separadas por una distancia media de 30 km (Alonso *et al.* 2003a) mientras que en Villafáfila se encuentran 11 áreas de agregación a una distancia media de tres km (Morales 2000). Las características ambientales de las zonas de invernada y las de reproducción serán tratadas con detalle en el siguiente capítulo.

El patrón migratorio de las hembras observado en el centro de la Península puede servir para explicar la variación estacional del número de hembras invernantes de la Comunidad de Madrid y sus zonas limítrofes: de las aproximadamente 1.000 hembras presentes en el centro peninsular durante la primavera (áreas representadas en la Figura 4.4), aproximadamente el 36% abandonó sus zonas de reproducción durante el invierno

(las migradoras lejanas), sería esperable, por tanto, que durante el invierno se contabilizaran unas 650 hembras, sin embargo los censos invernales arrojan cantidades de 900 hembras (Tabla 4.2), lo cual supone la presencia invernal de unas 250 hembras procedentes de otras regiones. Resulta muy verosímil considerar que parte de las hembras invernantes en Madrid procedan de Guadalajara y Aragón e invernén, mayoritariamente, en la ZEPA de los ríos Jarama y Henares (764 hembras invernantes frente a 744 en primavera, Tabla 4.2), extremo confirmado por la observación de una hembra joven marcada en la ZEPA de Gallocanta e invernante en Madrid (C. A. Martín y A. Torrijo, com. pers.). Unas 350 hembras, las migradoras lejanas se desplazaron, mayoritariamente, a la Mesa de Ocaña, donde ha sido posible identificar una de las principales zonas de invernada para la especie a nivel peninsular, y por tanto a nivel mundial, con la presencia invernal de un mínimo de 1.500 individuos en 250 km<sup>2</sup>, de los que aproximadamente 1.100 son hembras (Tabla 4.2), con agregaciones de más de 200 ejemplares en un solo bando. Este espacio se revela como uno de los más importantes para la invernada de la especie en la Submeseta Sur, con una densidad invernal de 6 individuos/km<sup>2</sup>, comparable a la de la ZEPA de las Lagunas de Villafáfila, descrita como la más elevada del mundo, con densidades primaverales comprendidas entre las 6 y 8 avutardas/km<sup>2</sup> (Sanz-Zuasti *et al.* 2004).

Mediante el control de los cambios estacionales de las poblaciones estudiadas han sido obtenidos indicios de la existencia de un comportamiento migratorio diferencial de hembras que podría estar extendido por la Península. Estas evidencias, se ven reforzadas por los resultados obtenidos mediante el seguimiento de cuatro hembras jóvenes, marcadas en Andalucía (n = 2), Aragón (n = 1) y Navarra (n = 1); que presentaron el siguiente comportamiento migratorio:

- (a) En Andalucía fueron marcadas dos hembras, una de ellas, nacida en Osuna (Sevilla), que presentó un patrón sedentario, con movimientos inferiores a los seis km a lo largo del año; y la otra, nacida en Gerena (Sevilla), que mostró un patrón de migración lejana, realizando movimientos estacionales entre la localidad natal y Arahal (Sevilla), a 60 km de la anterior (Alonso *et al.* 2005b).
- (b) En Aragón fue marcada por la administración regional una hembra nacida en la ZEPA de la Cuenca de Gallocanta que realizó un desplazamiento en noviembre de 180 km hacia la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares (Madrid) (C. A. Martín y A. Torrijo, com. pers.) y que presentaría, por tanto, un patrón de migración lejano.

- (c) En Navarra sobrevive una hembra que ha alcanzado la edad adulta y que presenta un patrón típico de migradora próxima: permanece en el área de reproducción (Lerín) de marzo a octubre y de noviembre a febrero utiliza dos zonas de invernada: una situada a 10 km de la anterior (Carcar) y otra a 20 km (Marcilla) (A. Onrubia, com. pers.).

Por otra parte, los cambios estacionales en el número de hembras observados en las poblaciones estudiadas sugieren la existencia de las siguientes conductas migratorias:

- (a) En Andalucía existen indicios de poblaciones migradoras y sedentarias: (a) en Fuente Obejuna (Córdoba) las cantidades de hembras en invierno superan a las censadas en marzo en más del doble (117 hembras en diciembre de 2003 frente a las 39 hembras censadas en marzo de 2004, Tabla 4.2), se trata de una zona de invernada de hembras procedentes, probablemente, de Extremadura; que cuenta, durante el invierno, con la presencia de migradoras próximas o lejanas; y (b) en Osuna (Sevilla) las hembras presentarían un patrón sedentario o de migración próxima (63 hembras en diciembre de 2002 frente a las 72 hembras en marzo de 2003, Tabla 4.2), ratificado por el comportamiento de la hembra marcada en esa zona.
- (b) En la población de avutardas de Aragón existen dos ejemplos muy claros de diferentes conductas migratorias: (a) las hembras reproductoras en Gallocanta y zonas aledañas desaparecen a lo largo del otoño (resultados de los censos: 2 hembras en enero de 2002 y 32 en agosto de 2002, Tabla 4.2) y ha sido comprobado que algunas hembras de esta zona invernán en Madrid, por lo que se confirma la existencia de un patrón de migración lejano; y (b) en Monegros las hembras presentarían un patrón sedentario o de migración próxima (41 hembras en enero de 2004 frente 47 en marzo de 2004, Tabla 4.2).
- (c) Las hembras exclusivamente invernantes en las inmediaciones de Segovia (Tabla 4.2), se encuentran a decenas de kilómetros de los grupos reproductores más próximos, lo que indica la existencia de movimientos migratorios invernales lejanos entre las hembras de la Submeseta Norte, y por tanto la existencia de un patrón de migración lejano.

Las variaciones estacionales del número de hembras registradas en Villafáfila (Morales 2000) y en Madrid (Tabla 4.2) y los patrones migratorios descritos mediante el

radio-seguimiento de individuos marcados confirman que dichas fluctuaciones se deben a la existencia de un comportamiento migratorio de las hembras de las poblaciones estudiadas. Por ello, las variaciones poblaciones descritas en las poblaciones aragonesas, andaluzas y castellanas apuntan a la existencia de un patrón de migración diferencial intrasexual, existiendo poblaciones con hembras aparentemente sedentarias con otras totalmente migradoras.

La conducta identificada podría ajustarse al patrón general migratorio de la especie, ya que es coincidente con los escasos datos existentes sobre la migración de la Avutarda en otras poblaciones, que apuntan hacia un patrón de migración parcial: (a) en Saratov, Rusia, son consideradas migradoras (Watzke *et al.* 2001), sin embargo algunos individuos podrían permanecer durante el invierno en las zonas de cría (A. Antonchikov en Morales & Martín 2002); (b) muchas *O. t. dybowskii* son migradoras, aunque algunas aves permanecen en las zonas de cría durante todo el año (Chan & Goroshko 1998 en BirdLife Internacional 2001).

#### **Fidelidad del comportamiento migratorio y efecto del éxito reproductivo**

Respecto a la fidelidad al comportamiento migratorio, se ha observado que el 25% de las hembras cambiaron el patrón migratorio. El 83% de estas hembras fueron migradoras lejanas, lo cual indica cambios mucho más frecuentes en el comportamiento migratorio entre las hembras que muestran esta conducta; de hecho, en Villafáfila las hembras no realizaron desplazamientos tan largos como los registrados en Madrid y no se apreciaron cambios en los patrones migratorios observados (Alonso *et al.* 2000; Morales 2000). En cuanto a las posibles causas de los cambios de la conducta migratoria, parte de esos cambios estuvieron asociados al éxito de cría: de siete hembras migradoras que tuvieron fracaso y éxito consecutivo en la crianza, cinco cambiaron el patrón migratorio. Es decir, más del 70% de las hembras migradoras que criaron con éxito cambiaron su patrón migratorio. Las hembras migradoras tendieron a permanecer sedentarias en años en los que lograron criar con éxito. Gran parte de las hembras migradoras que cambiaron a sedentarias criaron machos, lo que implicaría que el mayor coste de criar al pollo macho podría incluir en el cambio de patrón migratorio, si bien la escasa muestra no permitió comprobar la significación de esta última asociación. En contraste, las hembras migradoras que criaron pollos hembra mantuvieron el patrón migratorio y viajaron a las áreas de

invernada junto con sus hijas. Esta última aseveración se ve confirmada por: (a) la inexistencia de diferencias en la fecha promedio de migración otoñal entre hembras adultas y jóvenes (capítulo sexto); y (b) por la extensión temporal del periodo de dependencia materna de las hembras jóvenes, que incluye el periodo de migración hacia las áreas de invernada. En el capítulo sexto, referente a la migración durante la etapa juvenil, se analizan si las pautas migratorias de las avutardas son aprendidas durante el periodo de dependencia materna o son una reproducción de los movimientos efectuados durante la dispersión juvenil.

En cuanto a las hembras sedentarias que en temporadas consecutivas criaron con y sin éxito ( $n = 6$ ), ninguna varió su comportamiento migratorio, aunque sí se apreciaron indicios de desplazamientos menores de las hembras que durante el otoño seguían junto a sus pollos. El resultado es similar al descrito en Villafáfila (Morales 2000): en una muestra de cuatro hembras que criaron con éxito un año y fracasaron otro y que realizaron desplazamientos invernales inferiores a siete km, se observó que no realizaron cambios en el patrón migratorio.

#### **Fidelidad a las áreas de invernada**

Las hembras que mantuvieron el patrón migratorio en temporadas consecutivas invernaron en las mismas zonas en el 88% de las ocasiones. La fidelidad a las áreas invernales puede ser asociada a la idoneidad de las mismas de cara a pasar el periodo invernal, lo cual puede tener implicaciones en otras fases del ciclo biológico; de hecho se ha postulado que el éxito de cría puede depender del éxito durante la invernada (Terrill 1990). El 12% restante invernó en distintas zonas en años sucesivos y en todos los casos se trató de migradoras lejanas que invernaron en diferentes áreas de La Mancha. El cambio de área de invernada en temporadas consecutivas fue observado en cinco ocasiones. La posibilidad de asociar ese comportamiento errático invernal con la fase de dispersión juvenil puede ser descartada debido a que los cambios en los lugares de invernada se produjeron entre el tercer y cuarto invierno o entre el cuarto y quinto invierno, es decir, cuando las hembras habían cumplido más de tres años y por tanto son consideradas adultas (Morales *et al.* 2002a). Las migradoras próximas que no cambiaron el patrón de movimientos siempre se mantuvieron fieles a las zonas de invernada. El comportamiento de estas últimas hembras se asemeja al descrito en Villafáfila, donde se observó que 10 hembras radio-marcadas visitaron las mismas áreas de

invernada cada año (Alonso *et al.* 2000; Morales 2000). Como en el caso de los machos, resulta prioritaria la adopción de medidas de conservación en las áreas invernales de hembras. En particular sería preferente la protección completa de la Mesa de Ocaña.

### **Cronología de migración**

El inicio de la migración posnupcial puede depender de factores ambientales. Así ha sido observado, por ejemplo, en especies tan diversas como el Ánsar Nival *Anser caerulescens* (Bêty *et al.* 2004) o el Petirrojo *Erithacus rubecula* (Schaub *et al.* 2004). Además de los factores ambientales, parecen existir otros estímulos sociales de coespecíficos que actuarían como factores desencadenantes del inicio de la migración invernal (Berthold 2001). En una especie tan gregaria como la Avutarda el estímulo social debe ser un factor fundamental a la hora de decidir cuándo iniciar la migración. La migración invernal de las hembras de Avutarda se desencadena, mayoritariamente, entre los meses de octubre y diciembre. Durante ese periodo el 85% de las hembras migradoras iniciaron los movimientos estacionales. La frecuencia máxima de inicio de migración ocurrió a lo largo de noviembre, mes en el que aproximadamente el 40% de las hembras emigró hacia las zonas de invernada.

Un aspecto que podría afectar a la cronología de inicio de la migración es el éxito de cría: los resultados obtenidos parecen indicar que la cronología de las hembras que criaron con éxito y que decidieron emprender la migración invernal acompañadas de sus pollos no se vió modificada, ya que coincidió con el periodo de mayor frecuencia de inicio de la migración: la fecha media del inicio de migración del conjunto de las hembras fue el 11 de noviembre y el de las hembras con pollos el seis de noviembre. No obstante, se aprecia que el inicio de la migración se ajusta a (a) la supervivencia de los pollos: las hembras que pierden a los pollos antes de que cumplan los dos meses de edad, en fases tempranas de su desarrollo, pueden adelantar el inicio de la migración y (b) al desarrollo de los pollos: en octubre los pollos desarrollan su capacidad plena de vuelo y pueden acompañar a las madres migradoras en sus desplazamientos invernales. En el primer caso se encuentran, por ejemplo, el de una hembra reproductora en la ZEPA 139 (Madrid) que perdió a los pollos en agosto y en septiembre había abandonado el lugar de nidificación para dirigirse a la Mesa de Ocaña (Toledo); o el de otra, nidificante en Seseña (Toledo) e invernante en la Mesa de Ocaña, que tuvo pollos en tres temporadas consecutivas: en la primera se la

observó en junio con un pollo pequeño, en julio lo perdió y en septiembre se desplazó a la zona de invernada; en la segunda temporada el pollo sobrevivió hasta octubre y permaneció en la zona natal junto con la madre, en noviembre el pollo murió y la madre se desplazó a la zona de invernada; y en la tercera se observó a la madre junto con el pollo en la zona natal hasta octubre. En el otro caso se encontrarían, por ejemplo, el de las madres que van acompañadas por sus hijos a las zonas de invernada: pollo nacido en Seseña (Toledo) que en noviembre se encontraba con la madre en la zona invernal de la Mesa de Ocaña; o pollo nacido en Daganzo (Madrid) que en septiembre se encontraba con su madre en la zona invernal de Talamanca (Madrid); o hembra que nidificaba en Guadalajara y en noviembre se encontraba en la zona de invernada de Campo Real junto a sus dos hijos (macho y hembra). Todos estos casos se analizarán detalladamente en el capítulo sexto.

En cuanto a la finalización de la invernada, el 74% de las hembras inició la migración prenupcial en febrero y marzo, y un 26% en abril. Cabe destacar que las hembras jóvenes son las que más tardaron en abandonar el área de invernada, aspecto que será desarrollado en detalle en el capítulo sexto.

## **Diferencias Ambientales entre las Áreas de Reproducción y las Áreas de Invernada de las Hembras Migradoras**

### **INTRODUCCIÓN**

En el capítulo tercero se analizaron y discutieron las características ambientales de las áreas estivales de los machos migradores. En el presente capítulo se describen por primera vez las características de macro-hábitat de las zonas de agregación invernal de las hembras de Avutarda en la zona central de la Península Ibérica, se analizan las diferencias ambientales y de hábitat entre los lugares de reproducción y de invernada de las hembras migradoras lejanas (ver capítulo anterior) y se identifican las variables ambientales que pueden determinar la selección de las mismas. Todo ello con objeto de identificar las posibles causas ambientales de la migración invernal de las hembras de Avutarda en el centro peninsular. Al igual que en el capítulo tercero, la identificación de las áreas de agregación se ha basado en el radio-seguimiento de hembras marcadas, lo que ha permitido conocer las diferencias ambientales de las áreas de agregación utilizadas por cada individuo en cada estación, y por tanto realizar comparaciones pareadas entre las mismas. La información ambiental de las áreas identificadas ha sido obtenida y procesada mediante un sistema de información geográfica, herramienta que se revela como una de las más prácticas y adecuadas para abordar este tipo de trabajos.

### **MÉTODO**

El área de estudio y el marcaje y radio-seguimiento de la muestra de hembras han sido descritos detalladamente en el capítulo anterior. Sintetizando, el trabajo se ha desarrollado en la zona central de la Península, en los grupos reproductores de la Comunidad de Madrid

y zonas aledañas de Toledo y Guadalajara. La muestra estuvo formada por 68 hembras, de las cuales 33 fueron sedentarias y 35 migradoras. De estas últimas, 24 fueron migradoras lejanas (realizaron un desplazamiento medio de 64 km) y 11 migradoras próximas (desplazamiento medio de 18 km). Los detalles de esta clasificación se exponen detalladamente en el capítulo anterior.

La caracterización ambiental de las áreas de reproducción y de las áreas invernales se ha elaborado siguiendo el mismo método que el descrito en el capítulo tercero: para la localización de las áreas de reproducción se seleccionaron las localizaciones UTM del mes de abril y para las invernales las del periodo diciembre-enero. Para cada hembra estudiada se seleccionó una coordenada primaveral y otra estival en las áreas más frecuentemente utilizadas en los periodos descritos pertenecientes al mismo ciclo biológico. Se utilizaron áreas circulares de 2000 m de radio en torno a las coordenadas seleccionadas para la caracterización ambiental de las zonas de reproducción e invernales. Las variables ambientales consideradas han sido descritas detalladamente en el capítulo tercero y se exponen en la Tabla 5.1. El análisis de las características ambientales se desarrolló de la misma manera que la expuesta en el capítulo tercero: mediante comparaciones pareadas univariantes entre las características de las zonas de reproducción y las de invernada y por un análisis de regresión logística.

**Tabla 5.1.** Variables ambientales descriptoras de las áreas de reproducción e invernada consideradas en el estudio (medidas en un círculo de 2.000 m de radio).

tipo	Variable	Unidad	Descripción
topografía	Altitud	m	Altitud media
	Pendiente	grados	Pendiente media
	Rugosidad	%	Rugosidad
clima	Insolación anual	Kj/cm <sup>2</sup>	Insolación media anual
	Precipitación anual	mm	Precipitación media anual
	Temperatura anual	Dec. grados	Temperatura media anual
	Temperatura enero	Dec. grados	Temperatura media mensual de enero
	Temperatura abril	Dec. grados	Temperatura media mensual de abril
	Temperatura octubre	Dec. grados	Temperatura media mensual de octubre
usos del suelo	Carreteras	ha	Superficie de carreteras
	Distancia carreteras	m	Distancia mínima a carreteras locales de la coordenada de
	Distancia urbes	m	Distancia media a zonas urbana del círculo de radio 2000 m de radio
	Superficie urbana	ha	Superficie urbana
	Superficie cereal seco	ha	Superficie de cultivos herbáceo de seco
	Superficie regadío	ha	Superficie de regadío
	Superficie viña	ha	Superficie de viña
	Superficie olivar	ha	Superficie de olivar
	Superficie mosaico	ha	Superficie de mosaico agrícola complejo conformado por pequeñas parcelas de cultivos de cereal de seco, viñedos y olivares
humanización	Densidad humana	n° hab/km <sup>2</sup>	Densidad humana del término municipal de la UTM seleccionada

## RESULTADOS

### Análisis univariante

En la Tabla 5.2 se muestran el valor de la media, de la desviación típica y del resultado del análisis univariante de comparación entre las áreas de reproducción y de invernada de las variables consideradas. Las áreas de invernada tuvieron una altitud media de 705 m.s.n.m. y se encontraron alejadas de las carreteras a una media de 1.324 m y de las zonas urbanas a 3.449 m. En cuanto a la superficie de cultivos y vegetación ocupada en las áreas invernadas se obtuvo que el 33% correspondía a cultivos de seco, el 30% a mosaico agrícola complejo (conformado por pequeñas parcelas de cultivos de cereal de seco, viñedos y olivares; con aparición de encinas o de almendros en las lindes de las parcelas), el 20% a

viñedos, el 5% a vegetación esclerófila y el 2% a dehesa. El resto de usos tuvieron porcentajes de uso inferiores al 2%.

Al comparar los datos procedentes de la muestra total de hembras migradoras ( $n = 35$ ; Tabla 5.2) se observó que las áreas de agregación invernal se encontraron a mayor altitud que las áreas de primavera ( $P < 0,05$ ). La pendiente y la rugosidad fueron menores en las áreas invernales ( $P < 0,00$ ), mientras que las variables climáticas no presentaron diferencias significativas. En cuanto a los usos agrícolas, se apreciaron diferencias altamente significativas en la superficie de cultivos de cereal (menor en las áreas de invernada,  $P < 0,00$ ), en la superficie de cultivos de viñedo (mayor en las áreas de invernada,  $P < 0,00$ ), y en los mosaicos agrícolas complejos (mayor en las zonas de invernada,  $P < 0,00$ ). Las carreteras (superficie y distancia mínima) no presentaron diferencias significativas entre primavera e invierno. Las variables descriptoras de la humanización del medio también presentaron diferencias altamente significativas: la superficie urbana y la densidad humana fueron inferiores en las áreas invernales y la distancia a núcleos urbanos mayor ( $P < 0,000$ ).

Al considerar únicamente los datos procedentes de las hembras migradoras próximas no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables analizadas (Tabla 5.3). Sin embargo, al examinar los datos procedentes de las hembras migradoras lejanas (Tabla 5.4) se observaron diferencias estadísticamente significativas en las siguientes variables: la pendiente y la rugosidad fueron inferiores en las zonas invernales ( $P > 0,00$ ), la temperatura media anual y la temperatura media del mes de enero resultaron ser superiores en las zonas invernales ( $P = 0,015$  y  $P = 0,001$ , respectivamente). En las variables descriptoras de la humanización del medio también se encontraron diferencias significativas, las zonas invernales estuvieron más alejadas de zonas urbanas ( $P > 0,00$ ) y la superficie urbana y la densidad humana fueron significativamente menores ( $P = 0,001$  y  $P < 0,000$ , respectivamente). En cuanto a los usos agrícolas también se encontraron diferencias altamente significativas: la superficie de cultivos herbáceos de secano fue inferior en las zonas invernales ( $P < 0,000$ ), pero la superficie de viñedos y la de mosaicos agrícolas fue mayor en dichas zonas ( $P < 0,000$ ).

**Tabla 5.2.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral e invernal de hembras migradoras de Avutarda Común en España central (n = 35).

Variable	Primavera		Invierno		Z	P
	media	DT	media	DT		
Altitud media	672,83	42,32	705,76	72,04	2,572	<b>0,010</b>
Pendiente media	1,26	0,41	0,76	0,57	3,309	<b>0,001</b>
Rugosidad media	0,09	0,02	0,05	0,03	4,062	<b>0,000</b>
Insolación anual media	2016,16	10,03	2015,84	6,69	0,884	0,376
Precipitación anual media	4387,93	278,41	4542,99	269,55	1,834	0,067
Temperatura anual media	133,97	3,48	135,49	4,64	0,950	0,342
Temperatura enero media	48,89	3,33	50,89	4,66	1,654	0,098
Temperatura abril media	109,73	3,46	110,48	4,67	0,066	0,948
Distancia mínima carreteras	1026,73	555,58	1324,48	697,43	1,486	0,137
Superficie carreteras	33,45	21,06	30,88	25,38	0,769	0,442
Distancia urbana media	1815,35	571,73	3449,19	1572,12	4,652	<b>0,000</b>
Superficie urbana	13,23	22,88	4,60	11,29	2,452	<b>0,014</b>
Superficie aeropuerto	1,20	4,95	0,00	0,00	1,414	0,157
Superficie cantera	2,00	6,15	1,49	4,24	0,426	0,670
Superficie secano	1112,37	167,53	635,06	451,57	4,341	<b>0,000</b>
Superficie regadío	11,80	19,64	10,80	38,64	1,633	0,102
Superficie viñedo	0,00	0,00	174,91	277,47	3,824	<b>0,000</b>
Superficie olivar	4,91	13,29	6,11	18,95	0,170	0,865
Superficie prados y pastizales	8,26	20,39	6,23	13,42	0,109	0,913
Superficie mosaico agrícola	17,89	64,82	373,20	402,94	3,945	<b>0,000</b>
Sup. agricultura con veg. natural	26,26	93,33	5,97	26,50	1,790	0,074
Superficie dehesa	3,57	20,44	6,89	29,95	0,365	0,715
Superficie bosques	0,40	1,72	2,69	9,14	1,363	0,173
Superficie vegetación esclerófila	47,83	66,49	26,83	67,13	2,065	0,039
Sup. transición bosque-matorral	1,46	5,53	0,83	4,90	0,552	0,581
Densidad humana	80,78	40,28	38,73	35,86	4,210	<b>0,000</b>

**Tabla 5.3.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral e invernal de hembras migradoras próximas de Avutarda Común en España central (n = 12).

Variables	Primavera		Invierno		Z	
	media	DT	media	DT		
Altitud media	652,34	38,68	691,88	45,93	1,689	0,091
Pendiente media	1,19	0,32	1,41	0,52	0,978	0,328
Rugosidad media	0,09	0,02	0,08	0,02	0,533	0,594
Insolación anual media	2014,03	12,28	2016,47	4,27	0,267	0,790
Precipitación anual media	4352,84	345,81	4585,79	244,13	1,600	0,110
Temperatura anual media	135,18	3,42	132,34	3,58	1,778	0,075
Temperatura enero media	49,97	3,21	47,44	3,39	1,778	0,075
Temperatura abril media	111,03	3,34	108,04	3,52	1,689	0,091
Distancia mínima carreteras	1262,88	620,19	1301,61	1339,92	0,356	0,722
Superficie carreteras	31,82	18,34	38,64	27,66	0,510	0,610
Distancia urbana media	1862,35	484,28	2349,68	1383,88	0,978	0,328
Superficie urbana	7,45	10,92	9,64	15,74	0,140	0,888
Superficie aeropuerto	3,82	8,49	0,00	0,00	1,414	0,157
Superficie cantera	1,27	4,22	3,82	6,54	1,000	0,317
Superficie secano	1146,09	124,89	1068,00	179,10	1,067	0,286
Superficie regadío	12,73	25,05	19,09	60,39	0,405	0,686
Superficie viñedo	0,00	0,00	8,91	29,55	1,000	0,317
Superficie olivar	8,82	19,79	3,00	6,86	0,674	0,500
Superficie prados y pastizales	7,36	9,37	12,36	14,58	0,841	0,400
Superficie mosaico agrícola	25,73	85,33	41,55	126,01	0,535	0,593
Sup. agricultura con veg. natural	3,00	7,36	13,18	43,72	0	1,000
Superficie dehesa	0,00	0,00	14,55	48,24	1,000	0,317
Superficie bosques	0,00	0,00	5,73	13,30	1,604	0,109
Superficie vegetación esclerófila	29,64	32,63	52,27	93,07	0,578	0,563
Sup. transición bosque-matorral	1,36	4,52	2,64	8,74	0,447	0,655
Densidad humana	95,21	39,67	71,40	45,83	1,337	0,181

**Tabla 5.4.** Media, desviación típica y comparación pareada, usando la prueba de Wilcoxon, de los valores de variables obtenidos en círculos de 2.000 m de radio entorno a las UTM de localización primaveral e invernal de hembras migradoras lejanas de Avutarda Común en España central (n = 24).

Variables	Primavera		Invierno		Z	P
	media	DT	media	DT		
Altitud media	682,22	41,28	712,11	81,37	1,886	0,059
Pendiente media	1,29	0,45	0,47	0,28	4,286	<b>0,000</b>
Rugosidad media	0,09	0,03	0,04	0,03	4,029	<b>0,000</b>
Insolación anual media	2017,14	8,94	2015,55	7,61	1,000	0,317
Precipitación anual media	4404,02	248,45	4523,37	283,23	1,200	0,230
Temperatura anual media	133,42	3,44	136,93	4,40	2,429	<b>0,015</b>
Temperatura enero media	48,39	3,34	52,48	4,33	3,200	<b>0,001</b>
Temperatura abril media	109,13	3,41	111,61	4,77	1,343	0,179
Distancia mínima carreteras	1064,95	671,50	1697,23	1549,98	1,943	0,052
Superficie carreteras	34,21	22,53	27,33	24,04	1,293	0,196
Distancia urbana media	1793,82	616,20	3953,13	1406,34	4,286	<b>0,000</b>
Superficie urbana	15,88	26,43	2,29	7,93	3,298	<b>0,001</b>
Superficie cantera	2,33	6,91	0,42	2,04	1,289	0,197
Superficie secoano	1096,92	184,15	436,63	395,92	4,029	<b>0,000</b>
Superficie regadío	11,38	17,23	7,00	23,96	1,726	0,084
Superficie viñedo	0	0	251,00	306,93	3,724	<b>0,000</b>
Superficie olivar	3,13	8,97	7,54	22,44	0,357	0,721
Superficie prados y pastizales	8,67	23,99	3,42	12,15	0,969	0,333
Superficie mosaico agrícola	14,29	54,79	525,21	395,47	3,823	<b>0,000</b>
Sup. agricultura con veg. natural	36,92	111,69	2,67	13,06	2,213	0,027
Superficie dehesa	5,21	24,68	3,38	16,53	0,535	0,593
Superficie bosques	0,58	2,06	1,29	6,33	0,000	1,000
Superficie vegetación esclerófila	56,17	76,44	15,17	49,43	2,940	<b>0,003</b>
Sup. transición bosque-matorral	1,50	6,03	0	0	1,342	0,180
Densidad humana	74,17	39,62	23,75	15,59	3,542	<b>0,000</b>

**Modelo de regresión logística de las hembras migradoras lejanas**

El análisis de regresión logística incluyó las siguientes variables: pendiente, temperatura media de enero y superficie urbana. En la Tabla 5.5 se muestran las variables seleccionadas, los valores estimados para los coeficientes del modelo y sus valores de significación asociados. Las variables que tienen un efecto significativo a la hora de explicar el comportamiento de la variable dependiente son la pendiente y la temperatura de enero. El hecho de que la pendiente tenga un coeficiente negativo indica que una disminución de la pendiente tendrá un efecto significativo sobre la variable dependiente. Asimismo, la temperatura media de enero posee un coeficiente positivo, lo cual induce a pensar en un aumento de la temperatura en enero también tendrá un efecto significativo sobre la variable dependiente. En síntesis, las hembras migradoras estudiadas utilizaron zonas de invernada con menor pendiente y mayor temperatura en enero que la correspondiente a sus zonas de reproducción.

El modelo final (Tabla 5.1) fue altamente significativo ( $\chi^2 = 50,597, P < 0,001$ ). La prueba de la bondad de ajuste de Hosmer-Lemeshow indicó un ajuste adecuado del modelo a las observaciones ( $\chi^2 = 1,543, P = 0,981$ ). El modelo explicó el 86% de la varianza ( $R^2$  de Nagelkerke) y el porcentaje de clasificación correcta global fue del 91,7%, clasificando correctamente el 95,8% de las áreas primaverales y el 91,7% de las invernales.

**Tabla 5.1.** Resultados del análisis de regresión logística mostrando las variables incluidas en el modelo, los coeficientes (B), los valores del estadístico de Wald, sus grados de libertad (gl), los niveles de significación (Sig.) y los odds ratio [Exp (B)] (n = 48, 24 localizaciones invernales y 24 localizaciones primaverales).

<b>Variable</b>	<b>B</b>	<b>E.T.</b>	<b>Wald</b>	<b>gl</b>	<b>Sig.</b>	<b>Exp(B)</b>
Pendiente media	-13,215	5,643	5,484	1	0,019	0
Temperatura enero	0,809	0,388	4,334	1	0,037	2,245
Superficie urbana	0,217	0,114	3,623	1	0,057	1,242
Constante	-32,155	16,440	3,826	1	0,050	0

## DISCUSIÓN

La falta de diferencias significativas de las variables ambientales analizadas entre las zonas de reproducción y de invernada de las hembras migradoras próximas sugiere que estos movimientos no tienen causas climáticas ni relacionados con los usos del suelo. Los factores climáticos son considerados como una de las causas principales de la migración de las aves (Richardson, 1990). Además, al no existir una diferencia ambiental entre las áreas de reproducción y las invernadas, se incumpliría el principio básico de migración referente al antagonismo ambiental entre ambas (Bernis 1966a) por lo que desde esta perspectiva, los movimientos invernales próximos no constituirían una migración en sentido estricto. Además, las hembras migradoras próximas no siguen una dirección preferente de migración. Con estos argumentos, es muy posible que los movimientos estacionales detectados en Villafáfila (Alonso *et al.* 2000; Morales *et al.* 2000) tampoco constituyan una migración en el sentido más estricto. Consecuentemente, la discusión relativa a los contrastes ambientales entre las zonas de reproducción y las áreas de invernada hace referencia a las hembras migradoras lejanas.

El análisis univariante mostró que las zonas de invernada seleccionadas por las hembras migradoras lejanas son más llanas y tienen menor pendiente y rugosidad. Parece, por tanto, que esas características fisiográficas pueden influir en la selección de los lugares de invernada de las hembras migradoras estudiadas. El resultado puede ser explicado debido a que los emplazamientos en los que la Avutarda realiza las actividades de cortejo han sido habitualmente asociados con la existencia de puntos con amplia visibilidad (Hidalgo & Carranza 1990). En zonas con topografía más accidentada pueden existir lugares con mayor visibilidad que en zonas extremadamente llanas, y esta podría ser una de las razones que explicarían las diferencias topográficas primavera-invierno: en las zonas de invernada podría no ser necesaria la existencia de puntos con visibilidad aventajada, ya que no se desarrollan actividades de exhibición sexual. En otras especies con sistemas de apareamiento basados en la exhibición de machos, como el Urogallo de las Artemisas *Centrocercus urophasianus*, ha podido ser demostrado que los lugares de reproducción poseen características topográficas que favorecen la visibilidad de los machos durante su exhibición sexual (Aspbury & Gibson 2004).

En el capítulo anterior se mostró que la dirección del desplazamiento invernal de las hembras migradoras lejanas del centro peninsular es hacia el sur, a menor latitud, lo cual podría estar relacionado con la búsqueda de ambientes más templados. De hecho, en la

Península Ibérica está descrita la existencia de un gradiente latitudinal en la temperatura ligeramente superior a 1°C/200 km (De Castro *et al.* 2005). La hipótesis planteada parece cumplirse en el caso de las hembras migradoras de Avutarda del centro de España, ya que se han encontrado diferencias significativas tanto en la temperatura media anual, como en la temperatura media del mes de enero entre las áreas de reproducción y las invernadas, siendo más elevadas las correspondientes a las zonas de invernada. Este resultado, complementado con el obtenido por regresión logística, indica que las condiciones climáticas invernadas podrían ser un factor influyente en el origen de los movimientos o en la selección de los lugares de invernada, al menos en el centro de la Península Ibérica; y posiblemente en el resto de poblaciones invernadas peninsulares. La última afirmación se ve corroborada, por ejemplo, por la existencia de grupos invernadas de hembras en Madrid procedentes de lugares con inviernos muy fríos, como las procedentes de Gallocanta donde la temperatura media del mes de enero es de 3°C, mientras que la de la zona de invernada de Madrid es de 4,4°C.

La migración invernal de las hembras del centro peninsular podría estar relacionada, en cierta forma, con el comportamiento típicamente migratorio exhibido por las avutardas rusas y centroeuropeas. Resulta sorprendente la coincidencia temporal del inicio y final de los desplazamientos de las hembras rusas con el de las madrileñas (ver capítulo cuarto). Esta coincidencia sugiere la existencia de movimientos migratorios “tradicionales” de las hembras de Avutarda españolas que podrían estar regulados genéticamente, aunque, como se ha visto, en el caso de las españolas se trata de una migración parcial y, en muchos casos, facultativa (por ejemplo dependiendo del éxito de cría). En cuanto a las centroeuropeas, hay autores que opinan que las avutardas poseen un comportamiento migratorio “tradicional”, regulado genéticamente e independiente de las condiciones climáticas particulares de un determinado invierno (Dornbusch 1987; Litzbarski & Litzbarski 1996). No obstante, está comprobada la existencia de una migración invernal facultativa que depende de las condiciones climáticas (Hummel 1985; Streich *et al.* 2006); como la constatada en Hungría cuando existen grandes nevadas (Fragó 1990; Fragó 2004).

La utilización durante el invierno de zonas agrícolas con mayor diversidad de cultivos (viñedo, olivar y mosaicos agrícolas complejos) y menor superficie de cultivos cerealistas podría obedecer a causas relacionadas con el comportamiento reproductor: en primavera utilizan zonas con mayor superficie de cultivos de cereal debido a que este medio es más apropiado para actividades tales como el establecimiento de jerarquías, el

apareamiento o la nidificación (Hellmich 1991a): (a) cuando las siembras no están crecidas los individuos pueden moverse sin dificultad y los machos pueden ser visualizados a grandes distancias, debido, además de a las características topográficas, al contraste de color entre los machos en rueda (blanco) sobre el las siembras (verde); (b) las siembras de cereal crecidas son utilizadas por las hembras para nidificar y constituyen el sustrato más utilizado en la zona centro (Hellmich 1991a; Magaña *et al.* 2004); y (c) tras la cosecha, los rastrojos son utilizados preferentemente por las familias (datos propios). Al igual que ocurre con la Codorniz (Puigcerver 2004), la secuencia de actividades relacionadas con la reproducción de la Avutarda está sincronizada con el crecimiento de los cereales. Hay estudios que indican que las hembras también pueden utilizar prioritariamente los rastrojos durante el invierno: por ejemplo Martínez (1991a) realizó en Villafáfila el único estudio de selección de micro-hábitat distinguiendo sexos y observó que el uso del hábitat difería significativamente entre machos y hembras en cualquier época del año. En particular, las hembras utilizaron en invierno los rastrojos (31%), la alfalfa (28%) y las siembras (22%), siendo casi despreciable la utilización del resto de sustratos.

La mayor superficie de olivar en las áreas de agregación invernal del centro peninsular parece indicar una utilización estacional de este cultivo. En este sentido, existen varios estudios que muestran que durante el invierno las avutardas utilizan los olivares debido al aprovechamiento de las aceitunas como recurso trófico (Redondo & Tortosa 1994; Lane *et al.* 2001; Moreira *et al.* 2004), comportamiento que también ha sido observado en las áreas de invernada identificadas en el estudio (datos propios).

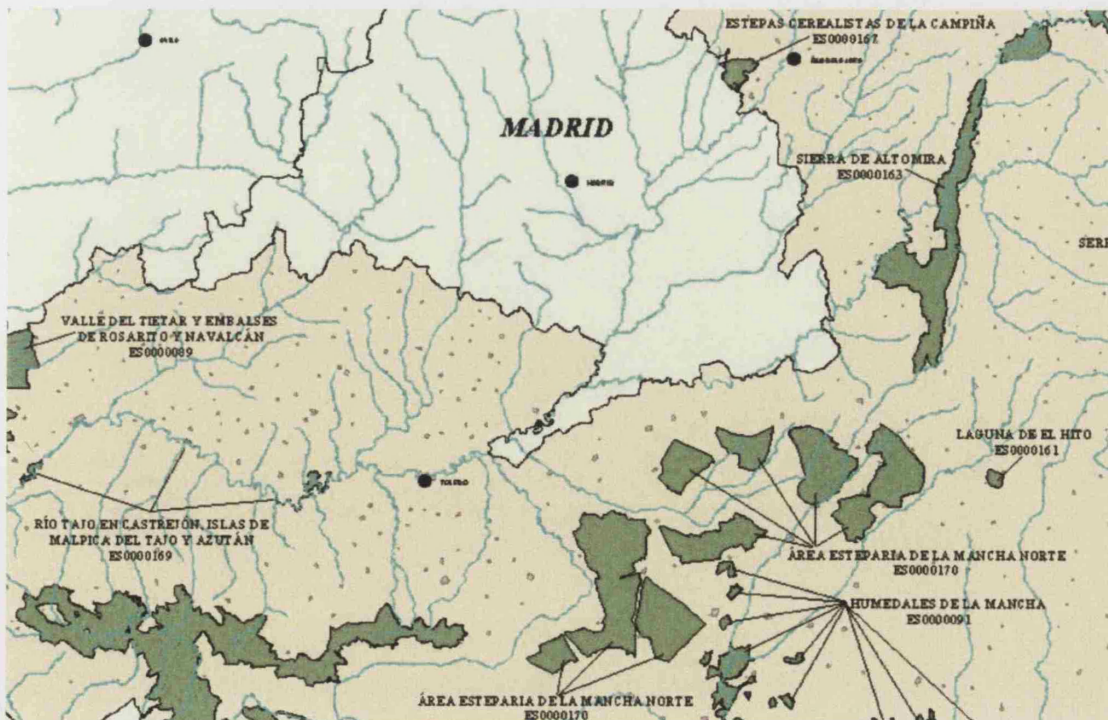
En cuanto a la distancia a núcleos urbanos, se ha identificado que las hembras seleccionan en invierno áreas más alejadas a las zonas urbanas que en primavera. Este resultado se puede deber a: (a) que el origen de gran parte de la muestra estudiada tiene sus zonas de reproducción en un lugar tan humanizado como la Comunidad de Madrid, la cual ha experimentado en tiempos recientes un crecimiento urbanístico espectacular (un 49,2% entre 1990 y 2000, según datos del Corine Land Cover de la Unión Europea). Es por tanto muy probable que cualquier desplazamiento fuera de la Comunidad de Madrid se realice a zonas menos humanizadas y urbanizadas; y (b) que la elección de la zona de agregación invernal sea más “libre” debido a que no tenga restricciones topográficas como parece ser en el caso de la elección de los lugares de apareamiento, que son más tradicionales. Las avutardas invernantes no tienen estas limitaciones y simplemente seleccionan lugares alejados de zonas urbanas para evitar molestias de origen humano, lo cual estaría

corroborado por los estudios que observan una selección positiva de las áreas más alejadas de los núcleos urbanos (Alonso *et al.* 1990c; Martínez 1991b). Pescador & Peris (1996) señalan que las parcelas de alfalfa y veza alejadas de los pueblos son muy querenciosas, mientras que las próximas a estos no son utilizadas por el trasiego de personas y vehículos. La ausencia de molestias podría determinar la selección de estos lugares para pasar el invierno. En cualquier caso, la distancia media de las áreas de invernada a zonas urbanas, aprox. 3500 m, es muy parecida, aunque ligeramente inferior, a la obtenida en invierno en Navarra, aprox. 4000 m (Onrubia *et al.* 1998). Probablemente las actividades antropógenas, fuente principal de molestias sobre la especie en Madrid (Sastre *et al.* en revisión), disminuyen considerablemente en función de la distancia a los núcleos urbano y es posible que a partir esas distancias (3.500 m – 4.000 m) la aparición de actividades humanas sea menos notoria.

La presencia de carreteras no parece ser un elemento del hábitat que influya en la selección de los lugares de invernada, la media de la distancia mínima a estas infraestructuras fue de 1324 m, con registros de aves a 424 m. En carreteras poco transitadas de Navarra se observaron avutardas a distancias mínimas de 100 m (Onrubia *et al.* 1998) y en Valladolid de 300 m a carreteras transitadas (Pérez *et al.* 1990, citado en Onrubia *et al.* 1998).

El paisaje tradicional manchego de la Mesa de Ocaña (en el extremo este de la provincia de Toledo y en el límite de esta con la de Cuenca) se caracteriza por: (a) la presencia de pueblos muy distanciados entre sí, lo que permite la existencia de zonas con muy escasa presencia humana; y (b) por un sistema de cultivo en mosaico integrado por parcelas de cereal de secano, pequeños viñedos tradicionales (ni en espaldera, ni intensivos) y pequeños olivares. Ambas características conforman el hábitat típico de invernada de las avutardas del centro peninsular. Como ya ha sido comentado en capítulos precedentes, este hecho se ve confirmado por la presencia durante el invierno de un mínimo de 1.500 individuos en 250 km<sup>2</sup> confinados a lugares muy concretos de la Mesa de Ocaña, con bandos de más de 200 individuos (datos propios). Se trata del lugar más importante para la invernada de la especie en la Submeseta Sur con densidades invernales superiores a las descritas en la Reserva de Villafáfila. La zona está parcialmente protegida como ZEPA (ES170, Área Esteparia de La Mancha Norte, Figura 5.1), pero parte de las principales zonas de invernada de la Avutarda no están incluidas en ese espacio. Además existen una serie de transformaciones agrícolas que están afectando negativamente a la calidad

ambiental de la Mesa de Ocaña y que han sido descritas como el origen de gran parte de los problemas de conservación de las aves esteparias (Suárez *et al.* 1996): (a) la concentración parcelaria que implica la desaparición del mosaico agrícola tradicional y la aparición de cultivos intensivos: desaparición de parcelas pequeñas y de sus lindes, de caminos con vegetación natural y de viñedos y olivares tradicionales; y (b) la sustitución del viñedo tradicional por viñedo en espaldera: lo cual supone el establecimiento de nuevos regadíos y el aumento de la presencia humana en las parcelas debido a las tareas de mantenimiento de los nuevos cultivos y la aparición de elementos artificiales en el paisaje que ya han provocado la muerte de alguna de Avutarda (B. Campos, com. pers.). La transformación de viñedos tradicionales también ha sido descrita como una de las causas de rarefacción del Sísón en La Rioja (<http://www.larioja.org/ma/biodiversidad/fauna/sison/estepas.htm>). La enorme superficie afectada por la transformación del viñedo tradicional en Castilla-La Mancha: 43.785 hectáreas sólo el primer año, con pretensión de transformar hasta 100.000 en 2006 (Consejería de Agricultura de Castilla-La Mancha); puede provocar unos efectos muy graves sobre el hábitat de las aves esteparias manchegas, lo cual debería ser objeto de un detallado seguimiento.



**Figura 5.1.** ZEPAS del norte de Castilla-la Mancha. Nótese la discontinuidad espacial de la ZEPa 170 “Área Esteparia de La Mancha Norte”.



*Arriba: pollo macho el día del marcaje (Lerín, Navarra, 24 de julio de 2000)*

*Abajo: el mismo individuo tres años después (Padilla de Abajo, Burgos, 5 de noviembre de 2003)*

## Movimientos Estacionales de Jóvenes e Inmaduros:

### ¿Dispersión Juvenil ó Migración?

#### INTRODUCCIÓN

La dispersión es un aspecto fundamental del comportamiento animal con importantes implicaciones en la estructura y en la dinámica de las poblaciones (Bullock *et al.* 2001; Clobert *et al.* 2001). Comúnmente se distinguen dos tipos de dispersión: (a) la natal, entendida como el desplazamiento entre la localidad de nacimiento y la de la primera reproducción (Howard 1960; Greenwood & Harvey 1982); y (b) la reproductiva, en relación con los desplazamientos entre lugares sucesivos de reproducción (Greenwood & Harvey 1982). Además, algunos autores distinguen la dispersión juvenil, definida por los movimientos efectuados por los jóvenes desde que se independizan de sus padres hasta que se establecen en una zona como reproductores, caracterizada por los movimientos divagantes y/o exploratorios. La última conducta ha sido descrita, por ejemplo, entre las grandes rapaces como el Águila Imperial Ibérica *Aquila adalberti* (González *et al.* 1989; Ferrer 1993).

En cuanto a la relación entre migración y dispersión, es conocida la interacción entre ambas, de forma que uno de los factores que puede conducir a la aparición de diferentes patrones migratorios es la dispersión juvenil; a su vez, la migración también puede afectar al proceso de dispersión: por ejemplo, las diferencias en la orientación y en la distancia de la migración pueden afectar a la distribución de la dispersión natal (Schwarz & Bairlein 2004; Winkler 2005). En este sentido, se ha sugerido que los movimientos migratorios de algunas Tetraónidas son una repetición de los desplazamientos realizados durante la etapa juvenil; por ejemplo, la migración invernal de las hembras adultas del Gallo de las Rocosas *Dendragapus obscurus* parece reproducir el movimiento realizado en su primer

invierno desde la zona natal (Cade & Hoffman 1993); conducta similar a la observada en el Gallo Canadiense *Falcipectes canadensis* (Herzog & Keppie 1980; Schroeder 1985; Schroeder & Braun 1993).

A su vez, el comportamiento migratorio de los individuos jóvenes de algunas especies puede venir determinado culturalmente, por aprendizaje familiar, de forma que los jóvenes aprenden las pautas migratorias siguiendo a sus padres (Sutherland 1998). Esta conducta está extendida entre las aves migradoras con periodos de dependencia que se prolongan, temporal y espacialmente, a las zonas de invernada; como sucede, por ejemplo, con los miembros de la familia *Gruidae* (Allen 1952; Masatomi & Kitagawa 1975; Alonso *et al.* 1984; Ohsako 1989; Sauey 1976; Stehn & Johnston 1987). En particular, la disolución de las familias de Grulla Común *Grus grus* se produce al finalizar el invierno, coincidiendo con el regreso de los adultos a las zonas de cría en el norte de Europa (Alonso *et al.* 1984). En el caso de la Grulla Canadiense *Grus canadensis* los jóvenes también aprenden de sus padres las áreas tradicionales de invernada y la separación de los mismos ocurre cuando tienen diez meses de edad, durante la migración prenupcial (Drewien *et al.* 1999).

En gansos y cisnes, tribu *Anserini*, los jóvenes acompañan a sus padres durante el primer año de vida, permaneciendo con ellos en los viajes migratorios entre las zonas de cría y de invernada. Por ejemplo, los jóvenes de Ánsar Nival *Anser caerulescens* permanecen con sus padres durante los diez primeros meses de vida, pasando su primera migración en compañía de sus progenitores (Prevett & MacInnes 1980; Béty *et al.* 2004). Otras especies, como el Ánsar Careto *Anser albifrons*, muestran una extraordinaria fidelidad a las áreas de invernada de su etapa juvenil, regresando al mismo campo o laguna cada invierno (Wilson *et al.* 1991). El Cisne Chico *Cygnus columbianus* tiene unos vínculos familiares muy prolongados y también posee una extremada fidelidad a los lugares de invernada (Scott 1980). En contraste, los machos de los patos migradores abandonan a su pareja, usualmente antes de la puesta, mientras que las hembras acompañan a sus hijos por un periodo variable, separándose de ellos una vez que están emplumados. Existen excepciones, como la del Porrón Islándico *Bucephala islandica*, que mantiene los vínculos familiares después de la migración posnupcial (Savard 1988); o el Pato Arlequín *Histrionicus histrionicus*, cuyos jóvenes acompañan a sus madres desde las zonas de reproducción hasta las áreas de invernada (Regehr *et al.* 2001). Hay más ejemplos referentes a otros órdenes de aves en los que ha sido observado un comportamiento parecido: entre los limícolas, el Chorlito Cangrejero *Dromas ardeola*, sigue alimentando a su descendencia después de la

migración posnupcial (Augusto *et al.* 2005); y entre los loros, la Cacatúa Sanguínea *Cacatua pastinator* se mueve en grupos familiares desde las áreas de cría hacia las áreas posreproductivas, situadas a 55 km de las primeras (Smith & Moore 1992).

La Avutarda Común posee un periodo de dependencia materna temporalmente prolongado que varía en función del sexo del pollo: en Villafáfila (Zamora) los machos jóvenes se independizaron de las madres a edades comprendidas entre los 6 y los 11 meses, y las hembras jóvenes entre los 8 y los 15 meses (Martín 1997; Alonso *et al.* 1998); en Madrid los machos jóvenes permanecieron con la madre de 7 a 11 meses, mientras que las hembras se emanciparon cuando tenían entre 8 y 12 meses de edad (Martín 2001). En el caso de los pollos hembras, se ha sugerido que el comportamiento migratorio podría estar en función de los movimientos realizados durante la fase de dependencia materna, ya que las hembras jóvenes dependen de sus madres y las siguen, aproximadamente, durante su primer año de vida (Morales 2000). También ha sido sugerida la existencia de una fase de dispersión juvenil asociada a los desplazamientos de los jóvenes una vez que son independientes (Martín 1997; Martín 2001).

La relación entre el comportamiento migratorio y la dispersión de las avutardas es un aspecto escasamente tratado debido, principalmente, a la dificultad que entraña conocer los movimientos realizados por un número suficiente de individuos desde la etapa juvenil hasta la adulta, y, al mismo tiempo, los detalles del comportamiento migratorio desarrollado por los adultos de la población a la que pertenecen. En el presente capítulo se aportan datos del seguimiento de los movimientos efectuados por avutardas marcadas, aproximadamente, a los dos meses de su nacimiento hasta que alcanzan la edad adulta, de forma que es posible relacionar los desplazamientos efectuados en la etapa juvenil con los de la adulta, así como con los realizados por el resto de la población. Además se aportan datos sobre la historia vital de madres marcadas y pollos marcados, lo cual ha permitido determinar si las avutardas realizan movimientos migratorios en forma de grupos familiares y, por tanto, si los jóvenes aprenden ese comportamiento de sus progenitoras; o por si el contrario la aparición de la conducta migratoria se realiza cuando los jóvenes se han independizado de sus madres.

El propósito principal del capítulo es determinar si los desplazamientos invernales (en el caso de las hembras) o estivales (en el caso de los machos) efectuados en la etapa juvenil son en realidad movimientos migratorios propios de la población a la cual pertenecen, si dependen del aprendizaje materno o si realmente se trata de una dispersión

juvenil. Además se examinan los siguientes aspectos: (a) determinar si los movimientos migratorios reproducen los movimientos de la dispersión; (b) determinar si el comportamiento migratorio de la madre determina el modelo migratorio de sus hijos, al aprender esa conducta durante el periodo de dependencia materna; (c) determinar si la migración de los jóvenes es estimulada por sus congéneres debido a la elevada sociabilidad de la Avutarda; y (d) determinar la edad a la que los individuos fijan su comportamiento migratorio y cuándo aparece el modelo de migración diferencial entre machos y hembras.

## **MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El estudio se desarrolló en la zona central de la Península Ibérica: Comunidad de Madrid y zonas aledañas de Toledo y Guadalajara. Los detalles sobre el área de estudio se exponen en el capítulo cuarto (Figura 4.4).

### **Marcaje y radio-seguimiento**

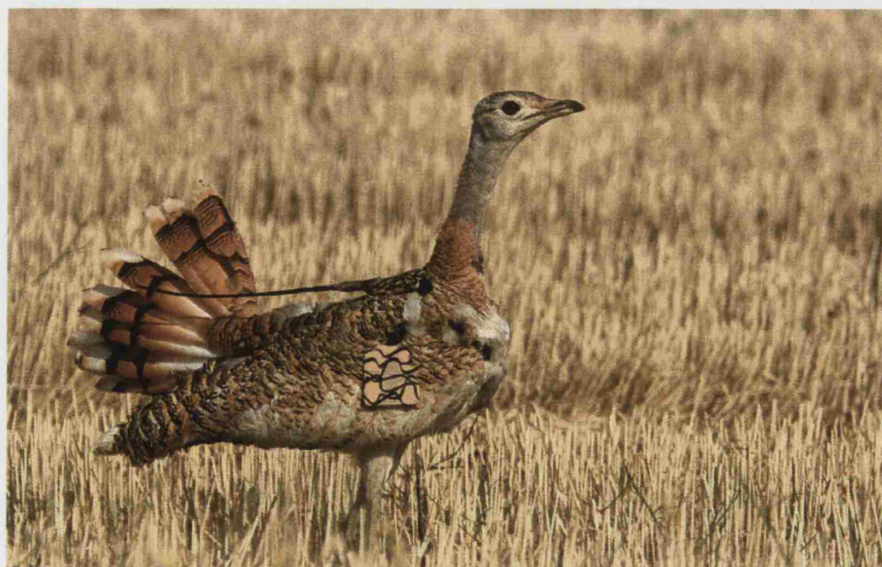
Durante la segunda quincena de julio de los años 1996 a 2004 fueron capturados y marcados con radio-emisores y placas alares un total de 126 hembras y 124 machos (Martín 2001; Martín *et al.* 2006). Los jóvenes fueron capturados a mano durante su segundo mes de vida. Las marcas de plástico rígido (Gravoply), de 90x65 mm y 1,5 mm de espesor, fueron grabadas con símbolos que permitieron su identificación individual a distancia; el peso, incluyendo el remache de sujeción al patagio, fue de 12 g. Con el fin de camuflar las placas en los días subsiguientes al marcaje, éstas se cubrieron con un papel de color marrón pintado con líneas negras, imitando el diseño del plumaje, que permaneció adherido a las marcas durante unos días (Figura 6.1). Los emisores de radio (Biotrack) pesaron, aproximadamente, 30 gramos y fueron sujetos al dorso del individuo, a modo de mochila, mediante una cinta elástica. La duración de los emisores superó los cuatro años en la mayoría de los casos. El peso del emisor y de las placas colocadas en cada individuo supuso entre un 3 y un 5% del peso del ave. En ningún caso se apreciaron alteraciones en el plumaje o en el comportamiento del individuo; o rechazo de los pollos por parte de la madre. Martín *et al.* (2006) no encontraron diferencias significativas entre la mortalidad de

individuos marcados y no marcados, mostrando la inocuidad del método descrito. Otros estudios también han mostrado la ausencia de efectos negativos de este tipo de marcaje en otras especies o asumen una nula influencia en la supervivencia (Alonso *et al.* 1996a; Martín 1997; Combreau *et al.* 2001; Grant 2002). Todos los ejemplares radio-marcados fueron localizados desde tierra o desde avionetas (Alonso *et al.* 1996b), una vez al mes, como mínimo, mientras el emisor estuvo activo, utilizando equipos de recepción Telonics.

La muestra de jóvenes estuvo constituida por los individuos con una historia vital conocida de más de dos años de vida (Tabla 6.1). Los datos migratorios de los individuos adultos correspondieron a 38 machos y a 46 hembras, estudiados entre 1998 y 2004; reproductores en las mismas áreas que las de nacimiento de los jóvenes (ver detalles en capítulos segundo y cuarto).

**Tabla 6.1.** Sexo y número de individuos marcados de jóvenes con historia vital conocida hasta el cuarto año de vida

Sexo	Edad			
	jóvenes	dos años	tres años	cuatro años
Machos	39	31	31	24
Hembras	32	32	25	17



**Figura 6.1.** Pollo macho con las placas alares (ocultas con un papel) y el emisor inmediatamente después de ser marcado.

### **Análisis de datos**

Se diferenciaron las siguientes clases de edad:

- (a) Hembras: (a) jóvenes: durante su primer año de vida; (b) dos años: durante su segundo año; (c) tres años: durante su tercer año de vida; (d) cuatro años: durante su cuarto año; y (e) adultas: hembras capturadas con más de dos años de vida.
- (b) Machos: (a) jóvenes: durante su primer año de vida; (b) dos años: inmaduros en su segundo año; (c) tres años subadultos en su tercer año; (d) cuatro años: en su cuarto año de vida; y (e) adultos: machos capturados con cuatro o más años de vida.

El tamaño y la dirección de los desplazamientos se determinaron de igual forma que la descrita en los capítulos segundo y cuarto. Para evaluar la fidelidad de las hembras a las áreas invernales y de los machos a las áreas estivales, se identificó el área visitada por cada uno de ellos en los sucesivos años de estudio y se obtuvo el porcentaje de individuos que año tras año asistieron estacionalmente a la misma zona. La cronología de inicio o final de los desplazamientos fue obtenida calculando el promedio entre la última fecha de presencia en el área natal (en el caso de los jóvenes) o en la de reproducción (en el resto de clases de edad) y la primera fecha de ausencia en esas áreas o de presencia en el área invernal (en el caso de las hembras) o estival (en el caso de los machos). La fecha de regreso a las zonas de reproducción de los machos jóvenes e inmaduros no ha sido analizada debido a que a esas edades son frecuentes las visitas a varias áreas de reproducción a lo largo de la misma primavera.

Para comprobar si existen diferencias entre la distancia de los desplazamientos de jóvenes y adultos se utilizaron métodos estadísticos no paramétricos: prueba *U* de Mann-Whitney, prueba de Kruskal-Wallis y prueba de Friedman. Los análisis de frecuencia se efectuaron mediante la prueba  $\chi^2$ . Para los análisis estadísticos se estableció un nivel de significación de  $P < 0,05$  y fueron realizados mediante el programa SPSS (SPSS 1999). La estadística circular de las direcciones migratorias fue estudiada con el programa Oriana (Kovach Computing Services) la significación de la dirección migratoria fue evaluada mediante la prueba de Rayleigh y la comparación entre dos o más direcciones mediante la prueba de Watson-Williams.

## RESULTADOS

### Desplazamientos invernales de hembras jóvenes

#### *Tipo de comportamiento migratorio en función de la edad*

En la Tabla 6.2 se muestra el número de hembras agrupadas por clases de edad y por el tipo de comportamiento migratorio invernal mostrado. En su primer invierno, el 60% de las hembras jóvenes realizaron desplazamientos inferiores a los siete km desde el área natal. El 40% restante se alejó del área natal distancias que fueron desde los siete a los 30 km (19%) ó entre los 30 y los 110 km (21%). En su segundo invierno, el 34% de las hembras jóvenes fueron sedentarias (realizando movimientos inferiores a los siete km, para más información sobre la distinción entre hembras sedentarias, migradoras próximas y migradoras lejanas ver el capítulo cuarto). El 66% restante fueron consideradas migradoras: (a) el 16% próximas, por realizar desplazamientos entre los siete y los 30 km; y (b) el 50% lejanas, por realizar desplazamientos entre los 30 y los 110 km. En el tercer invierno el 44% fueron sedentarias; el 25% migradoras próximas y el 32% migradoras lejanas. En el cuarto invierno hay 41% de sedentarias, 18% de migradoras próximas y un 41% de migradoras lejanas. En cuanto a las hembras adultas, el 51% fueron sedentarias, el 19% migradoras próximas y el 37% migradoras lejanas. En la Tabla 6.2 se presentan el número de hembras agrupadas según el tipo de desplazamiento invernal realizado y la clase de edad a la que pertenecen.

**Tabla 6.2.** Número y proporción (entre paréntesis) de hembras agrupadas por clases de edad y por tipo de desplazamiento invernal realizado.

Distancia	Edad				
	1 año	2 años	3 años	4 años	Adultas
0 - 7 km	19 (60)	11 (34)	11 (44)	7 (41)	22 (51)
10 - 30 km	6 (19)	5 (16)	6 (25)	3 (18)	8 (19)
30 - 110 km	7 (21)	16 (50)	8 (32)	7 (41)	16 (37)
<b>Total</b>	<b>32</b>	<b>32</b>	<b>25</b>	<b>17</b>	<b>46</b>

A pesar de las diferencias observadas, las variables “distancia invernal” (sedentarias, migradoras próximas, migradoras lejanas) y “edad” (hembras de uno, dos, tres, cuatro años y adultas) resultaron ser independientes ( $\chi^2 = 6,72$ ,  $P = 0,258$ ,  $gl = 8$ ), es decir, no existió una asociación entre la edad del individuo y el comportamiento migratorio invernal mostrado, el cual no resultó estadísticamente diferente en función de las clases de edad consideradas.

#### *Fidelidad al comportamiento migratorio y edad de establecimiento de la conducta migratoria*

La historia vital de los desplazamientos efectuados durante el primer, segundo y tercer invierno pudo ser conocida en 25 hembras. De estas, 11 jóvenes (44%) fijaron su comportamiento migratorio desde el primer invierno, repitiendo durante dos años más el patrón observado en el primero. En ocho casos se trató de hembras sedentarias, en dos de migradoras de larga distancia y en uno migradora de corta distancia. Siete hembras más (28%) parecen adquirir el patrón migratorio en su segundo invierno, repitiendo ese patrón en el tercero. En conjunto, el 72% de las hembras jóvenes repitió en el tercer invierno de vida la estrategia seguida en el segundo, comportándose de forma homogénea a la muestra de adultas.

Las siete hembras restantes (28%) con una historia vital conocida hasta su tercer invierno modificaron el patrón de movimiento invernal entre años, pasando de sedentarias a migradoras o viceversa en años consecutivos.

#### *Cronología de la migración y edad del primer desplazamiento invernal*

Al tener en cuenta la edad de las hembras que emprenden el desplazamiento invernal, fueron obtenidos los siguientes resultados: la fecha media de migración invernal de las hembras adultas resultó ser el 10 de noviembre ( $n = 24$ , media de la fecha juliana = 310,  $DT = 26$ ) y la de las hembras jóvenes en su primer año de vida el 28 de noviembre ( $n = 13$ , media de la fecha juliana = 323,  $DT = 41$ ), cuando cuentan, aproximadamente, con seis meses de edad, no existiendo diferencias estadísticamente significativas entre ambas ( $U = 166$ ,  $P = 0,277$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney). Al analizar los resultados agrupándolos conjuntamente en función de la edad y del tipo de migración (adultas próximas, adultas

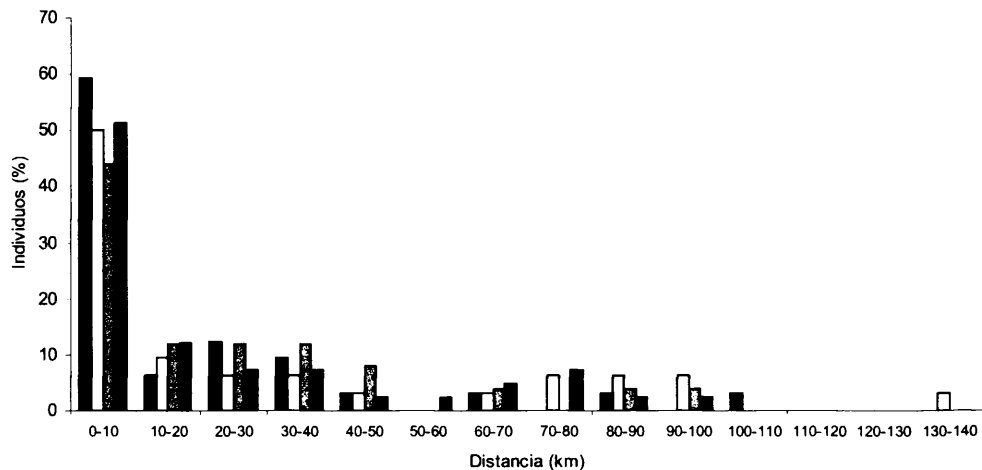
lejanas, jóvenes próximas y jóvenes lejanas), se observa que tampoco existen diferencias significativas en el promedio de la fecha de inicio de la migración invernal de los grupos establecidos ( $\chi^2 = 4,135$ ,  $P = 0,247$ , prueba de Kruskal-Wallis).

En cuanto a la edad y a la fecha de la migración de retorno, la fecha media de regreso al área de reproducción de las hembras adultas fue el seis de marzo ( $n = 22$ , media de la fecha juliana = 65, DT = 22) y la de las hembras jóvenes el 19 de abril ( $n = 5$ , media de la fecha juliana = 109, DT = 8), existiendo una diferencia estadísticamente significativa entre ambas ( $U = 2$ ,  $P = 0,001$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney).

#### *Distancia de migración*

Los datos referentes a la distancia de migración se muestran en la Figura 6.2. La distancia media de los movimientos invernales de las hembras adultas fue de  $26,4 \pm 31,5$  km ( $n = 46$ ) (media  $\pm$  DT); la de las hembras jóvenes en su primer invierno  $18,2 \pm 25,1$  ( $n = 32$ ); en el segundo invierno  $29,9 \pm 36,5$  ( $n = 32$ ); y en el tercero  $23,7 \pm 26,4$  ( $n = 25$ ). No se encontraron diferencias significativas de la distancia recorrida entre las diferentes clases de edad ( $\chi^2 = 2,33$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0,505$ , prueba de Kruskal-Wallis).

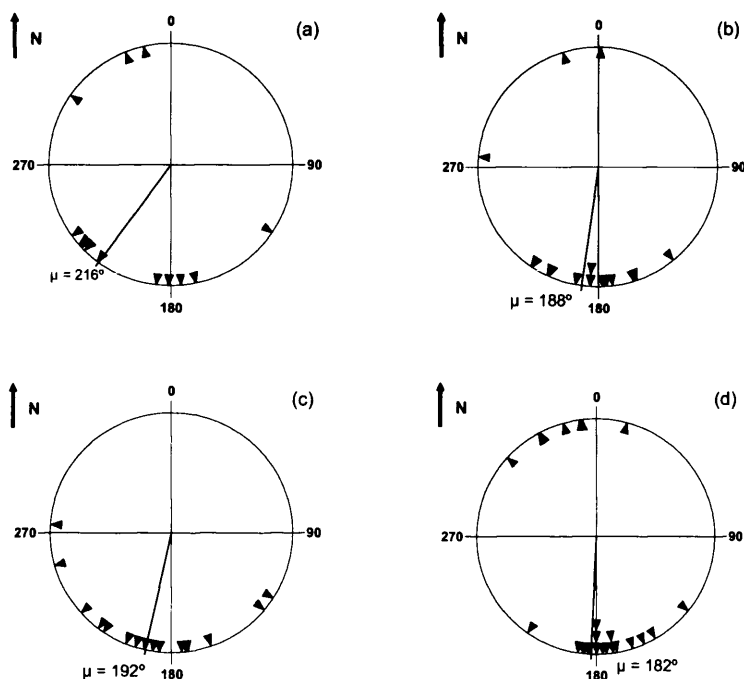
Al realizar las comparaciones pareadas en las distancias de migración de las hembras en los inviernos primero a tercero, tampoco se encuentran diferencias significativas ( $\chi^2 = 2,240$ ,  $gl = 2$ ,  $P = 0,326$ , prueba de Friedman).



**Figura 6.2.** Distribución de frecuencias de la distancia de migración invernal de hembras de diferentes clases de edad: (a) columnas negras, hembras en su primer invierno; (b) columnas blancas, hembras en su segundo invierno; (c) columnas grises, hembras en su tercer invierno; y (d) columnas azules, hembras adultas.

#### *Orientación*

En todos los casos, la distribución de las direcciones difirió de una distribución al azar, y los vectores medios de los desplazamientos variaron entre los  $180^\circ$  de las hembras adultas y los  $216^\circ$  de las hembras jóvenes de un año: (a) hembras jóvenes en su primer invierno,  $n = 13$ , Vector medio =  $216^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $65^\circ$ ,  $Z = 3,566$ ,  $P = 0,025$ , prueba de Rayleigh; (b) en su segundo invierno,  $n = 18$ , Vector medio =  $188^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $50^\circ$ ,  $Z = 8,213$ ,  $P < 0,001$ , prueba de Rayleigh; (c) en su tercer invierno,  $n = 16$ , Vector medio =  $191^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $38^\circ$ ,  $Z = 10,163$ ,  $P < 0,001$ , prueba de Rayleigh; y (d) hembras adultas,  $n = 24$ , Vector medio =  $182^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $77^\circ$ ,  $Z = 3,988$ ,  $P = 0,017$ , prueba de Rayleigh. En todos los casos, la dirección principal de los desplazamientos invernales fue S-SO; y no se encontraron diferencias significativas de la dirección media entre las diferentes clases de edad ( $F = 0,794$ ,  $P = 0,502$ , prueba de Watson-Williams).



**Figura 6.3.** Distribución circular y dirección media de los desplazamientos invernales de más de siete km de las hembras: (a) jóvenes en su primer invierno; (b) en su segundo invierno; (c) en su tercer invierno; y (d) de hembras adultas.

### Desplazamientos estivales de machos jóvenes e inmaduros

#### *Tipo de comportamiento migratorio en función de la clase de edad*

En la Tabla 6.3 se muestra el número de machos agrupados por clases de edad y por el tipo de desplazamiento estival mostrado. En su segundo verano, el 45% de los machos jóvenes realizaron desplazamientos inferiores a los siete km; el 55% restante emprendieron desplazamientos estivales de diversa magnitud: (a) el 13% realizó desplazamientos entre los siete y los 20 km; y el 42% efectuó desplazamientos entre los 20 y los 156 km. En el tercer verano, el 19% fueron sedentarios; el 29% migradores próximos y el 52% migradores lejanos. En el cuarto verano el 21% fueron sedentarios; el 25% migradores próximos y el 54% migradores lejanos. En el quinto verano hay un 28% (n = 5) de sedentarios, un 28%

(n = 5) de migradores próximos y un 44% (n = 8) de migradores lejanos. Las variables “tipo de migración” (sedentarios, migradores próximos, migradores lejanos) y “edad” (machos de dos, tres, cuatro y cinco años) resultaron ser independientes, es decir, no existe una asociación entre la edad del individuo y la conducta migratoria exhibida. El comportamiento migratorio no resultó estadísticamente diferente entre las clases de edad analizadas ( $\chi^2 = 7,006$ ,  $P = 0,320$ ,  $gl = 6$ ).

**Tabla 6.3.** Número y proporción (entre paréntesis) de machos por clases de edad en función del desplazamiento estival realizado.

<b>Distancia estival</b>	<b>Edad</b>				
	<b>2 años</b>	<b>3 años</b>	<b>4 años</b>	<b>5 años</b>	<b>adultos</b>
0 -7 km	14 (45)	6 (19)	5 (21)	5 (28)	3 (8)
7 - 20 km	4 (13)	9 (29)	6 (25)	5 (28)	4 (11)
20 - 160 km	13 (42)	16 (52)	13 (54)	8 (44)	31 (81)
<b>Total</b>	<b>31</b>	<b>31</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>38</b>

En cuanto a los machos adultos, el 8% (n = 3) fueron sedentarios, el 11% (n = 4) migradores próximos y el 81% (n = 31) migradores lejanos. Al realizar el análisis de frecuencias incorporando los datos referentes a los machos adultos, se observa una diferencia estadísticamente significativa entre el tipo de migración y la clase de edad ( $\chi^2 = 21,283$ ,  $P = 0,006$ ,  $gl = 8$ ). En la muestra de machos adultos hubo más individuos migradores lejanos y menos sedentarios que entre los jóvenes.

#### *Fidelidad al comportamiento migratorio y edad de establecimiento de la conducta migratoria*

En 24 casos se conocieron los desplazamientos efectuados durante el segundo, tercer y cuarto verano y en 18 hasta el quinto. Diez machos jóvenes (42%) fijaron su comportamiento migratorio desde el segundo verano, repitiendo en años sucesivos el patrón migratorio del primer estío. De estos diez machos, ocho fueron migradores y dos sedentarios. Seis machos más (25%) adquirieron el patrón migratorio en su tercer verano, repitiéndolo en los veranos subsiguientes. En el cuarto verano, el 67% de los machos realizaron el mismo tipo de desplazamiento que el efectuado en el tercero. El 33% restante

estableció su patrón migratorio en el cuarto verano. De estos últimos, cuatro eran migradores lejanos, uno migrador próximo y otro sedentario. Todos los machos que sobrevivieron hasta el quinto verano ( $n = 18$ ) repitieron el patrón observado en el cuarto verano.

#### *Cronología de la migración y edad del primer desplazamiento estival*

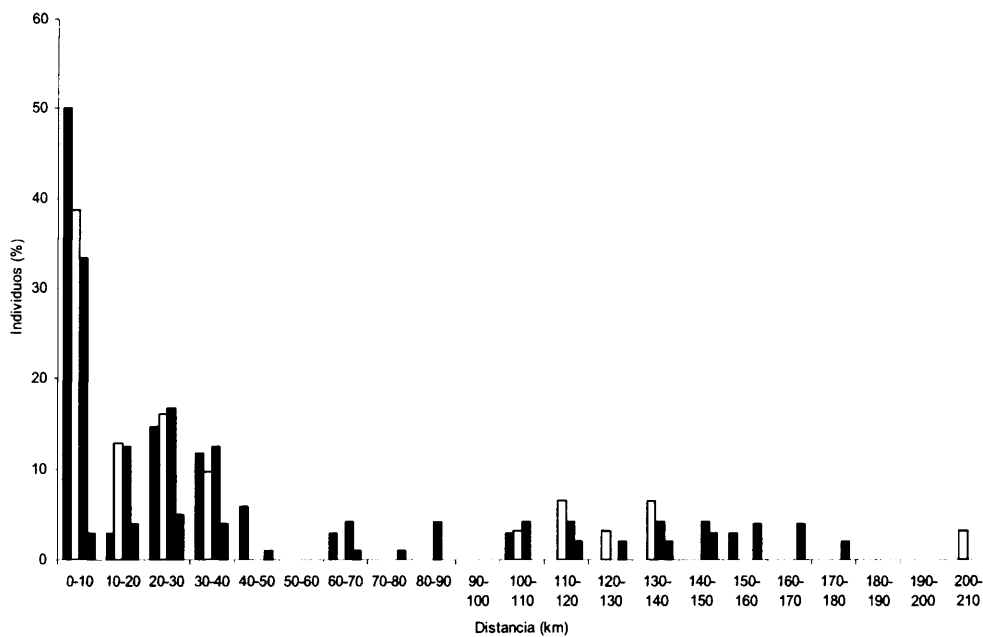
Al tener en cuenta la edad de los machos que emprenden la migración estival (inmaduros que migran en su tercer y cuarto año de vida *vs.* adultos), fueron obtenidos los siguientes resultados: la fecha media de migración estival de los machos adultos fue el 8 de junio ( $n = 32$ , media de la fecha juliana = 159, DT = 16), la de los machos de tres años el 13 de junio ( $n = 9$ , media de la fecha juliana = 163, DT = 41) y la de los de cuatro años el 7 de junio ( $n = 13$ , media de la fecha juliana = 158, DT = 12). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las tres ( $\chi^2 = 1,453$ , gl = 2,  $P = 0,484$ , prueba de Kruskal-Wallis). La fecha de inicio del desplazamiento estival de los machos en el segundo año de vida no ha sido analizada debido a que durante ese año los jóvenes machos se encuentran en la fase más acentuada de movimientos exploratorios y no ha sido posible definir una fecha precisa de inicio de migración.

#### *Distancia de migración*

Los datos referentes a la distancia de los desplazamientos estivales se muestran en la Figura 6.4. La distancia media de los desplazamientos estivales de los machos en su segundo verano fue de  $24,7 \pm 33,8$  (media  $\pm$  DT,  $n = 31$ ); en el tercer verano  $41,4 \pm 53,2$  ( $n = 31$ ); y en el cuarto  $39,4 \pm 43,9$  ( $n = 24$ ) y en el quinto  $26,0 \pm 28,8$  ( $n = 18$ ). No se encontraron diferencias significativas en la distancia recorrida por las distintas clases de edad ( $\chi^2 = 2,714$ , gl = 3,  $P = 0,438$ , prueba de Kruskal-Wallis). Los machos adultos migradores se alejaron de las áreas de reproducción  $87,4 \pm 62,4$  km (media  $\pm$  DT,  $n = 38$ ). Al incluir en la comparación a los machos adultos sí se apreciaron diferencias significativas de la distancia recorrida entre las diferentes clases de edad ( $\chi^2 = 28,349$ , gl = 3;  $P < 0,000$ , prueba de Kruskal-Wallis).

Se han encontrado diferencias significativas en la distancia de migración estival de los machos adultos respecto a la de los machos jóvenes en su segundo verano ( $Z = -4,333$ ,  $P < 0,000$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney), en su tercer verano ( $Z = -3,547$ ,  $P < 0,000$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney), así como en el cuarto ( $Z = -3,326$ ,  $P = 0,001$ , prueba  $U$  de Mann-Whitney), siendo mayor la distancia de los adultos que las de las otras clases de edad.

Al realizar las comparaciones pareadas en las distancias de migración de los machos en los veranos segundo a quinto, no se encontraron diferencias significativas ( $\chi^2 = 1,793$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0,616$ , prueba de Friedman).



**Figura 6.4.** Distribución de frecuencias de la distancia de migración estival de machos de diferentes clases de edad: (a) columnas negras, machos en su segundo verano; (b) columnas blancas, machos en su tercer verano; (c) columnas grises, machos en su cuarto verano; y (d) columnas azules, machos adultos.

Orientación

En todos los casos, las distribuciones de las direcciones de los desplazamientos estivales fueron a NE y difirieron de una distribución al azar (Figura 6.5): (a) jóvenes en su segundo verano,  $n = 17$ , Vector medio =  $29^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $67^\circ$ ,  $Z = 4,309$ ,  $P = 0,011$ , prueba de Rayleigh; (b) jóvenes en su tercer verano,  $n = 25$ , Vector medio =  $42^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $64^\circ$ ,  $Z = 7,073$ ,  $P < 0,000$ , prueba de Rayleigh; (c) jóvenes en su cuarto verano,  $n = 19$ , Vector medio =  $38^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $63^\circ$ ,  $Z = 5,616$ ;  $P = 0,003$ , prueba de Rayleigh; y (d) machos adultos,  $n = 35$ , Vector medio =  $51^\circ$ , Desviación Típica Circular =  $42^\circ$ ,  $Z = 20,375$ ,  $P < 0,000$ , prueba de Rayleigh. No se encontraron diferencias significativas en la orientación entre las diferentes clases de edad ( $F = 0,596$ ;  $P = 0,619$ , prueba de Watson-Williams).

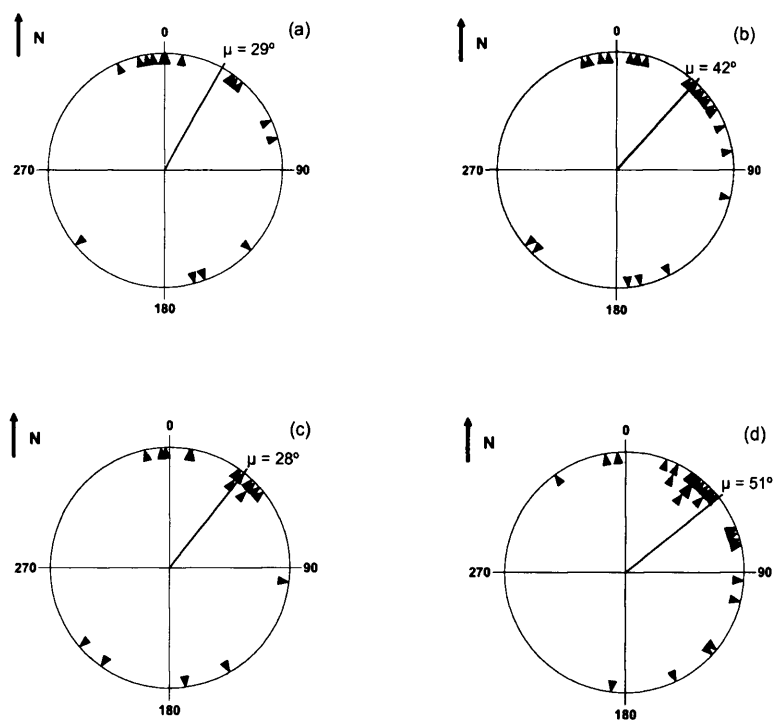


Figura 6.5. Distribución circular y dirección media de los desplazamientos estivales de más de siete km de los machos: (a) jóvenes en su segundo verano; (b) jóvenes en su tercer verano; (c) jóvenes en su cuarto verano y (d) machos adultos.

### **Comportamiento migratorio de hermanas**

El comportamiento migratorio observado en tres parejas de hermanas marcadas ha sido el siguiente: (a) hermanas de Fuentidueña de Tajo (Madrid), el inicio de los desplazamientos invernales ocurrió en fechas diferentes: una abandonó la zona natal en noviembre, desplazándose hasta el área invernal de Santa Cruz (Toledo). Su hermana permaneció en la zona natal de Fuentidueña hasta enero, abandonándola posteriormente, haciéndose invernante en Santa Cruz en años subsiguientes; (b) hermanas de Valdetorres de Jarama (Madrid): en su segundo año calendario, una se hace migradora de larga distancia, pero la hermana solo es migradora en la ZEPA 139 (Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares); y (c) hermanas de Daganzo (Madrid): se separan en enero, una es sedentaria en el área natal y otra realiza un desplazamiento próximo a Cobeña.

### **Desplazamientos estacionales de familias**

Al menos en 12 casos de madres con pollos, en los que uno o varios de los miembros de la familia estaban marcados, efectuaron desplazamientos invernales superiores a los siete km hacia las áreas de invernada. De estas familias, cuatro realizaron desplazamientos migratorios lejanos, de hasta 70 km, y el resto desplazamientos migratorios próximos, de un máximo de 23 km. En seis casos se trataba de pollos hembra, en cinco de pollos macho y en uno de una familia con dos pollos, macho y hembra.

## **DISCUSIÓN**

### **Comportamiento migratorio de hembras jóvenes**

La ausencia de diferencias en la cronología, dirección y distancia de los movimientos invernales efectuados entre las hembras de primer año y las adultas sugiere que el comportamiento migratorio de las hembras jóvenes podría estar determinado por aprendizaje: se ha comprobado que las hembras que realizan un desplazamiento invernal en su primer año de vida tienen, como media, 182 días de edad (datos propios), cuando todavía dependen de sus madres, lo que significa que las hembras jóvenes que emprenden los movimientos migratorios en su primer invierno lo hacen junto a sus madres, y que, por tanto, adquieren la conducta migratoria por aprendizaje de ellas. Esta conclusión se ve

corroborada por las observaciones de madres marcadas en compañía de sus hijas en el primer invierno de vida de éstas, o de jóvenes hembras marcadas en compañía de sus madres en las zonas de invernada. Sirvan como ejemplos el caso de una hembra migradora que nidificó en Guadalajara y en noviembre se desplazó con sus dos pollos (macho y hembra) al área de invernada de Campo Real (Madrid), a 44 km de la localidad natal; o el de una hembra joven nacida en Seseña (Toledo), que en noviembre fue localizada junto a su madre en la zona invernal de la Mesa de Ocaña (Toledo), a 38 km de la localidad natal. Se confirma, por tanto, la sugerencia de Morales (2001) referente a que las hembras jóvenes migrarían junto a sus madres en la fase de dependencia materna. La llegada de familias a las áreas invernales puede tener importantes implicaciones sobre aspectos demográficos y de conservación. Si las jóvenes acompañan a sus madres a las zonas de agregación invernal, luego aquellas enseñaran a su posible descendencia los mismos lugares, desarrollándose así una elevada fidelidad a las áreas invernales. Tanto las hembras como su descendencia se podrían beneficiar de una migración familiar ya que la descendencia conocería un área de invernada favorable y las hembras podrían mejorar tanto su propia supervivencia como la de su descendencia.

En relación a la edad de establecimiento del comportamiento migratorio, el 50% de las hembras fijó su patrón de movimientos estacionales en el primer invierno, repitiendo en años posteriores la conducta mostrada en ese periodo. Existe otro grupo de hembras inmaduras, del 20%, que fijaron el comportamiento migrador en su segundo invierno, es decir, una vez emancipadas de sus progenitoras. En este caso, el aprendizaje de la conducta migratoria es social y depende, con toda probabilidad, de sus congéneres. Las hembras inmaduras que migran por primera vez en su segundo año de vida también lo hacen en las mismas fechas y a los mismos lugares que el resto de hembras migradoras, imitando su comportamiento. En una especie tan gregaria como la Avutarda el estímulo social debe ser un factor fundamental a la hora de decidir cuando iniciar la migración. A semejanza de otras especies, el caso de las hembras inmaduras que emigran por primera vez en su segundo año de vida representa un ejemplo de inicio de migración invernal desencadenada por estímulo social de coespecíficos (Berthold 2001).

El 70% de las hembras inmaduras estableció y mantuvo el patrón migratorio a partir del segundo invierno, igualando así al comportamiento observado entre las hembras adultas: en el cuarto capítulo se mostró que el 75% de las adultas mantuvo el patrón migratorio en dos años consecutivos. El 30% restante de las hembras jóvenes no mostró

constancia interanual en el comportamiento migratorio y, a semejanza del 25% de las adultas (capítulo cuarto), no mantuvo un patrón migratorio constante. Éste último grupo estaría formado por hembras que desarrollan un comportamiento migratorio facultativo y que deciden emprender un desplazamiento invernal en función de la aparición de determinadas circunstancias, como puede ser el éxito reproductivo (para más información ver el capítulo cuarto). En conclusión, las diferentes conductas mostradas por las hembras jóvenes contribuyen a mantener una diversidad del comportamiento migratorio que se corresponde con el carácter de migración parcial observado en las hembras adultas.

En cuanto al inicio de la migración prenupcial, se han encontrado diferencias fenológicas entre jóvenes y adultas. Las hembras adultas adelantaron la salida de las áreas invernales y llegaron antes a las áreas de cría, de forma que al final de marzo la mayor parte de las adultas ya se habían incorporado a sus lugares de reproducción, inmediatamente antes del periodo de cópulas (para detalles sobre la cronología de salida de las áreas invernales ver el capítulo cuarto). La desigualdad temporal en la inmigración a las áreas de cría evidencia la existencia de un patrón de migración diferencial entre hembras de distintas edades, aspecto, hasta ahora, desconocido para la especie. Este hecho seguramente se debe a que las hembras adultas, que son potencialmente reproductoras, encuentran beneficios al ser las primeras en llegar a las áreas de reproducción, por ejemplo en la competencia por los territorios de nidificación, lo cual puede tener consecuencias sobre el éxito reproductor (Greenwood & Harvey 1982). Por el contrario, y dado que la mayoría de las hembras de Avutarda Común no se reproducen en su segundo año de vida (Martín 2001), la incorporación temprana de las hembras jóvenes a las áreas de reproducción no las beneficia en términos reproductivos. En otras especies, como en el Ánsar Nival, se ha sugerido que las aves que llegan unos días antes a las áreas de cría tienen mayor éxito reproductivo que las que llegan cuando lo hacen la mayoría (Bêty *et al.* 2004). En el Gallo Lira *Tetrao tetrix*, también ha sido comprobado que las hembras adultas inician antes la migración primaveral que las jóvenes (Marjakangas & Kiviniemi 2005). Las diferencias cronológicas del inicio de la migración prenupcial apoyarían la *hipótesis de la residencia temprana* (Berthold 2001), según la cual los individuos que llegan antes son dominantes sobre los que llegan después, suponiendo que las hembras adultas sean dominantes sobre las jóvenes.

La “dispersión juvenil”, entendida como los movimientos efectuados por los juveniles una vez independizados de sus padres y caracterizados por su carácter errático y exploratorio (González *et al.* 1989; Ferrer 1993, Soutullo *et al.* 2006); no parece adecuada

para definir los desplazamientos invernales de las hembras jóvenes ya que, por una parte, las hembras que emigran en el primer año lo hacen en compañía de sus madres, es decir, cuando no están independizadas; y por otra, las hembras que emigran por primera vez cuando ya están independizadas no realizan desplazamientos “erráticos”, sino que efectúan los mismos desplazamientos que el resto de la población de hembras del centro peninsular. Los movimientos invernales realizados por las hembras durante la etapa juvenil e inmadura son homogéneos respecto a los de la etapa adulta y, en el caso de las hembras jóvenes durante el periodo invernal, no parece existir una dispersión juvenil en sentido estricto.

#### **Comportamiento migratorio de los machos jóvenes**

Las diferencias observadas en la proporción de migradores y en la distancia de migración entre inmaduros y adultos pueden ser explicadas debido a que los machos inmaduros estudiados se incorporaron con mayor frecuencia a grupos reproductores donde la mayoría de los individuos eran sedentarios o migradores próximos. Por imitación de la conducta, los machos jóvenes repitieron, en su segundo o tercer año de vida, el patrón de movimientos estivales de la mayoría de individuos del grupo reproductor en el que se integraron: si la mayor parte de los machos adultos del grupo reproductor son sedentarios, el inmaduro tiene una elevada probabilidad de convertirse en sedentario. Si, por el contrario, el grupo reproductor en el que se integra está formado por individuos migradores, tiene grandes posibilidades de seguir esa conducta. Así lo confirman las siguientes observaciones: (a) los tres inmaduros que se incorporaron al grupo de Campo Real (Madrid), compuesto mayoritariamente por individuos sedentarios, se hicieron sedentarios y repitieron el patrón de los tres machos adultos marcados pertenecientes a este grupo; (b) en el grupo de Camarma (Madrid), existe un adulto que en verano se desplaza a Mondéjar (Guadalajara), conducta seguida por el joven que se integró en ese grupo. En la misma agrupación, un inmaduro de dos años que pasó su primera primavera en esa zona, viajó hacia las mismas áreas de agregación estival de Soria que las visitadas por los adultos de ese grupo; (c) el 44% de los inmaduros que se incorporaron al grupo de Talamanca-Valdetorres (Madrid) realizaron una migración estival hacia las zonas de Soria, al igual que el 60% de los adultos de ese grupo; ó (d) los dos jóvenes incorporados en el grupo reproductor de Villanueva de La Torre (Guadalajara) remontaron el valle del río Henares (Guadalajara), del mismo modo que el adulto marcado perteneciente a este grupo.

Otra posible explicación de las diferencias encontradas es la existencia de una mortalidad diferencial entre los inmaduros migradores y sedentarios. Actualmente, la principal causa de mortalidad de la Avutarda en España es la colisión contra los tendidos eléctricos (Palacín *et al.* 2003) y los individuos migradores parecen más propensos a tener accidentes de este tipo. Ha sido observado que un elevado número de inmaduros migradores mueren accidentados en los desplazamientos estacionales o en las áreas de agregación estival (datos propios) y probablemente exista una mortalidad diferencial entre individuos migradores y sedentarios, pero es necesario profundizar en la investigación de este aspecto para evaluar el alcance del mismo.

En relación con la edad de establecimiento del comportamiento migratorio, el 37% de los inmaduros fijó su patrón migratorio en el segundo verano, repitiendo en años posteriores la conducta mostrada durante esa etapa. En su segundo verano, los machos jóvenes ya están independizados de las madres y se unen, generalmente, a otros grupos de machos. En consecuencia, y a diferencia de lo que sucede con las hembras jóvenes en su primer año, la conducta migratoria estival de los machos se adquiere una vez finalizado el periodo de dependencia materna y no está asociada al aprendizaje materno sino que podría ser estimulada por congéneres del mismo sexo tratándose, al igual que en el caso de las hembras de dos años que migran por primera vez, de otro ejemplo de inicio de migración desencadenada por los estímulos sociales de coespecíficos (Berthold 2001). Con tres años de vida, el 80% de los machos fijó la conducta migratoria mostrada posteriormente; y en el cuarto año de vida todos los machos estudiados establecieron definitivamente su conducta migratoria: desde ese año, los machos poseen un patrón migratorio estival que, en la mayoría de los casos, repetirán durante el resto de su vida; tal y como muestra la fidelidad casi total al comportamiento migratorio aprendido.

Como se comentó anteriormente, los machos inmaduros muestran una conducta migratoria homogénea respecto a la mayoría de los individuos del grupo reproductor en el que se integran, de forma que gran parte de los machos inmaduros que realizan un desplazamiento estival en su segundo año de vida lo hacen a las mismas áreas de agregación estival de los machos adultos, imitando su conducta. De hecho, los machos jóvenes que realizaron los desplazamientos estivales más lejanos utilizaron las mismas áreas de descanso estival que los machos adultos, resultando frecuentes las observaciones de machos inmaduros y adultos formando parte de los mismos bandos durante el periodo estival. El resultado se ve apoyado por las observaciones de inmaduros marcados en compañía de

adultos marcados en las áreas de agregación estival, como por ejemplo: (a) en Morón de Almazán (Soria) en el año 1998 formaron parte del mismo bando dos inmaduros de 3 y 4 años y dos adultos; (b) en la misma zona, en 1999, coincidieron en el mismo bando un inmaduro de tres años junto y un adulto; ó (c) en el Campo de Gómara (Soria), en 2000, formaron parte del mismo bando un inmaduro de cuatro años y dos adultos.

Los lugares de agregación estival de jóvenes y adultos también coinciden temporal y espacialmente; por tanto, el concepto de “dispersión juvenil” tampoco parece adecuado para definir los desplazamientos estivales de los machos inmaduros ya que no realizan desplazamientos “erráticos”, sino que efectúan los mismos desplazamientos que el resto de la población de machos del centro peninsular, constituyendo una verdadera migración estival.

#### *Migración invernal de machos jóvenes*

Además de los desplazamientos estivales de los machos inmaduros, cabe señalar la existencia de machos jóvenes que en su primer invierno se alejaron de la zona natal en compañía de sus madres, migradoras de corta o larga distancia (ver capítulo cuarto); los cuales, al igual que las hembras de un año, aprenderían de sus progenitoras las zonas de invernada. Se ha constatado los desplazamientos invernales de madres marcadas en compañía de sus hijos distancias que van desde los 12 km hasta los 44 km; así como de machos jóvenes marcados que viajaron junto a sus madres distancias de hasta 41 km. Este último individuo repitió, durante el resto de su vida, la zona de invernada aprendida en su primer año de vida. Esta observación induce a pensar en un posible origen de la conducta migratoria de los machos con estrategia migratoria de tipo *b*, es decir, aquellos que van desde el área estival hacia el área de invernada antes de incorporarse al área de reproducción (para más detalles ver capítulo segundo). Estos machos representarían otro caso de establecimiento de pauta migratoria por aprendizaje materno (como el de las hembras jóvenes). También existen observaciones de machos jóvenes que deciden emprender un desplazamiento invernal una vez independizados de las madres, como la de un individuo que repitió, durante el resto de su vida, esa zona invernal. La comprobación de estas hipótesis requiere seguir profundizando en el marcaje individual y seguimiento a largo plazo de historias de vida individuales.

**Origen de la migración diferencial entre machos y hembras**

La Avutarda Común es una especie sexualmente dimórfica en tamaño y con marcadas diferencias sexuales en el comportamiento migratorio (Alonso *et al.* 2000; Morales 2000; Morales *et al.* 2001). Ambos sexos realizan una migración diferencial caracterizada, en España central, por la migración estival de los machos frente a la migración invernal de las hembras (capítulo segundo y cuarto). La migración diferencial entre sexos aparece desde el primer año de vida: una alta proporción de hembras jóvenes acompañan a sus madres migradoras lejanas a las zonas de invernada, sin embargo, la mayoría de los machos jóvenes no realizan su primer desplazamiento de larga distancia durante su primer invierno: ninguno de los pollos macho marcados en la ZEPA de las Estepas Cerealistas de los ríos Jarama y Henares emigró en su primer invierno a las zonas de invernada de la Mesa de Ocaña. Además, como se reflejó en el capítulo cuarto, gran parte de las hembras migradoras que criaron con éxito un pollo macho modificaron su conducta migratoria: de las cinco hembras con éxito en la cría que cambiaron el patrón migratorio, cuatro tuvieron pollos macho (80%) y pasaron de ser migradoras a sedentarias (ver capítulo tercero). Una posible explicación de este hecho es que los pollos macho no estén físicamente preparados para emprender grandes desplazamientos durante su primer invierno y sus madres deciden no emigrar para evitar el riesgo o coste de la migración. En contraste, las hembras migradoras que crían pollos hembra pueden mantener el patrón migratorio y viajan a las áreas de invernada junto con sus hijas. Una vez que los jóvenes son independientes, éstos terminan por agregarse a bandos de su mismo sexo, ya que machos y hembras viven por separado a lo largo del año. Por estímulo social, los inmaduros siguen la conducta migratoria mayoritaria del grupo en el que se integran, coincidiendo en las áreas no reproductivas jóvenes, inmaduros y adultos del mismo sexo.

**Comportamiento migratorio de hermanos. Heredabilidad de la conducta migratoria**

Los escasos datos de los desplazamientos de parejas de hermanas marcadas mostraron diferencias, tanto en la cronología de abandono del área natal como en los desplazamientos invernales desarrollados posteriormente (hermanas sedentaria *vs.* migradora próxima o migradora próxima *vs.* migradora lejana). Estas observaciones indican que el comportamiento migratorio de las hembras jóvenes, una vez que están independizadas de sus madres, puede estar influenciado por el grupo al que se unen, lo cual está en

consonancia con el desarrollo de la migración por estímulo social de coespecíficos. Si bien estos resultados no están en consonancia con el origen hereditario de la migración (Berthold & Querner 1981; Berthold *et al.* 1990; Berthold & Pulido 1994; Berthold 2001), dicho componente no puede ser rechazado en el desarrollo del comportamiento migratorio de las avutardas, pudiendo existir una predisposición genética migratoria en la especie, tal y como reflejan los desplazamientos de las avutardas jóvenes liberadas en Salisbury (Inglaterra) procedentes de huevos incubados artificialmente, recogidos en Saratov, Rusia; que forman parte del Plan de Reintroducción de la especie en Gran Bretaña (Osborne 2005; Waters & Waters 2005). Hasta el momento se tiene constancia de los desplazamientos de larga distancia en dirección sur realizados por tres hembras jóvenes que en su primer invierno llegaron a cruzar el Canal de la Mancha, hacia Francia (Figura 6.6); alejándose de la zona de liberación distancias que van desde los 450 km hasta los 920 km. Las observaciones en Francia se produjeron durante los meses de diciembre a enero ([http://www.ornithomedia.com/magazine/mag\\_art268\\_1.htm](http://www.ornithomedia.com/magazine/mag_art268_1.htm)). Además, otra hembra joven intentó cruzar el Canal de la Mancha en octubre. Estos movimientos guardan estrechas semejanzas con el comportamiento migratorio de las hembras de la población de origen de Saratov (Rusia), las cuales se desplazan en octubre y noviembre hasta 1.000 km en dirección sur, hasta Ucrania (Watzke *et al.* 2001). Esta experiencia apoyaría la existencia de una base genética en el comportamiento migratorio de la Avutarda y estaría en consonancia con aquellos experimentos que sugieren que la diferenciación del comportamiento migratorio de diversas poblaciones se debe a diferencias genéticas (Berthold & Querner 1981; Berthold & Pulido 1994; Pulido *et al.* 1996). En el caso particular de las hembras del centro de la Península Ibérica, la migración invernal habría perdido mucho de su sentido biológico, de forma que se habría llegado a la situación actual en la que coexisten hembras sedentarias con otras genéticamente predispuestas a emigrar; y estas últimas con la capacidad de emprender una migración facultativa.



Figura 6.6. Desplazamientos invernales de hembras jóvenes de Avotarda procedentes de huevos recolectados en Saratov (Rusia) y reintroducidas en Salisbury (Inglaterra).

## Resumen y Conclusiones

### Población y tendencia

La población mundial de Avutarda Común se estima en 39.300-46.300 individuos y la española en 25.200-26.200. La población española es la más numerosa del mundo, y representa, aproximadamente, el 60% de la mundial. Los países con peor información sobre el estado de las poblaciones de Avutarda son Kazajistán, China (Noroeste), Turquía e Irán. Sería necesario dedicar un esfuerzo especial para conocer la situación de la especie en estos países.

La tendencia del conjunto de la población española no es negativa, tal y como indica la tasa de crecimiento anual acumulada de la población española de avutardas calculada, para el periodo 1994 - 2006, en un 2,6%. La productividad de la especie es extremadamente variable entre años y en las mismas zonas presenta grandes oscilaciones. En promedio tiene un valor del 15,4%, lo que representa una proporción media de individuos jóvenes en la población del 6,5%, lo cual podría explicar el aumento detectado en las dos últimas décadas consideradas.

Han sido identificados 40 sucesos de extinción local de grupos de Avutarda Común desde la década de los sesenta hasta la actualidad. El 55% parecen directamente relacionados con la caza y perduraron hasta la prohibición de la misma en 1980/81. Las transformaciones agrícolas vienen actuando desde la década de los sesenta hasta la actualidad y habrían provocado el 15%. Esta causa, asociada con la caza, también habría provocado un 20% de las extinciones locales. Por último, la urbanización y la construcción de infraestructuras han provocado el 7,5% de las extinciones y representan en la actualidad la principal causa de desaparición de la especie, especialmente en zonas muy humanizadas, como el entorno metropolitano de Madrid.

La caza de la Avutarda en España representa un ejemplo excepcional del efecto deletéreo de esta actividad sobre la dinámica poblacional de una especie, ya que provocó una mortalidad tan elevada que no pudo ser compensada por la productividad; lo cual supuso una reducción poblacional, en algunos casos tan crítica, que condujo a la extinción local de la especie.

Debido a las disminuciones y a las extinciones de algunas poblaciones europeas y españolas, fundamentalmente en Aragón y Andalucía, y a las amenazas de transformación del hábitat en muchas otras zonas peninsulares, las tendencias observadas no deben inducir al optimismo sobre el futuro de la especie en la Península.

### **Migración de machos**

El 70% de los machos abandonó en algún momento del ciclo anual el área de campeo del grupo reproductor (un 68% durante el verano y tan solo un 2% en invierno) y fueron considerados migradores. El resto realizó desplazamientos inferiores a los siete km a lo largo del ciclo anual y fueron considerados sedentarios. Se confirma el patrón generalizado de migración parcial de los machos de Avutarda en el contexto peninsular. Este resultado explica los cambios estacionales de la abundancia de machos observados en diversas poblaciones ibéricas.

Los machos adultos muestran una fidelidad casi completa, tanto al patrón migratorio como a las áreas de agregación posreproductivas; por ello, estas deberían ser objeto de medidas de conservación específicas. La constancia interanual del comportamiento migrador parece indicar que no se trata de una conducta facultativa ya que no depende de las condiciones particulares de cada año.

El 90% de los migradores estivales abandonó el área de reproducción a finales de mayo o principios de junio, una vez finalizados los apareamientos, y entre dos y tres semanas antes de la eclosión de los huevos; pudiendo existir una sincronía intraanual entre el inicio de la migración estival y el nacimiento de los pollos.

La distancia media recorrida por los machos migradores estivales fue de 55 km y la máxima de 261 km, entre el Valle del Guadalquivir y las llanuras manchegas. La mayor diferencia de

altitud entre el área de reproducción y el area estival fue de 700 m, entre el valle del Tajo y las montañas de Gredos. Existe una dirección preferente de migración estival a N-NE.

La capacidad de la especie para realizar desplazamientos superiores a los 250 km tiene importantes implicaciones sobre la fragmentación de la población ibérica de avutardas, más si se tiene en cuenta que existen evidencias de que la migración puede constituir un mecanismo de colonización o recolonización de áreas de cría.

Han sido identificadas dos estrategias de regreso al área de reproducción: los machos que lo hacen directamente desde el área estival; y aquellos otros que antes pasan por un área de agregación invernal. El periodo de regreso al área de reproducción es muy prolongado y va de septiembre a marzo.

Las áreas estivales de los machos migradores se encontraron a mayor altitud que las de reproducción. Cuanto mayor fue la distancia entre el área de reproducción y el área estival, mayor fue la diferencia de altitud entre ambas. Los machos de las áreas de reproducción situadas a menor latitud realizaron desplazamientos estivales más lejanos a zonas más elevadas.

Las diferencias en latitud y altitud entre las áreas de reproducción y las áreas estivales parecen relacionadas con la búsqueda de ambientes menos calurosos durante el estío ya que en la Península Ibérica existe un gradiente latitudinal en la temperatura ligeramente superior a 1 °C por cada 200 km y otro altitudinal de 1°C por cada 200 m.

Los machos migradores estivales fueron proporcionalmente mas abundantes en las poblaciones meridionales, reproductoras en los pisos bioclimáticos termo y mesomediterráneo, que los de las poblaciones septentrionales, con áreas de reproducción en el piso supramediterráneo.

Los machos migradores estivales de la Submeseta Norte no tuvieron una dirección preferente de migración y se desplazaron a menor distancia y desnivel que los machos meridionales, además no se encontraron diferencias climáticas ni de usos del suelo entre las zonas de reproducción y las estivales. Los machos migradores meridionales se desplazaron preferentemente a NE y, a diferencia de los anteriores, las áreas de reproducción y las estivales sí presentaron diferencias climáticas y de usos del suelo. Estas diferencias tienen un sentido biogeográfico, de forma que los machos manifiestan un comportamiento migratorio estival diferente ante escenarios ambientales distintos.

Los movimientos de los machos septentrionales no cumplen uno de los principios básicos de la migración debido a la ausencia de diferencias ambientales y de usos del suelo entre las áreas de reproducción y las estivales.

Los machos migradores meridionales seleccionaron áreas estivales situadas a mayor altitud, con menor temperatura y con menor superficie de cultivos de secano que las áreas de reproducción; aspectos, todos ellos, relacionados con la termorregulación. Además, las áreas estivales presentaron menor densidad humana, lo cual estaría asociado a la selección de lugares donde la aparición de molestias se minimiza. Este contraste ambiental entre las áreas de reproducción y las áreas estivales indica que estos machos manifiestan un verdadero comportamiento migratorio.

Los machos migradores seleccionaron cultivos de girasol y parcelas arboladas en las áreas estivales. Las parcelas con estas características propician sombra, y por tanto lugares con menor temperatura. Además, la detectabilidad de los individuos en estas parcelas es mucho menor que en las de cereal, de forma que consiguen pasar desapercibidos durante el verano.

El hábitat tradicionalmente asignado a la Avutarda, de terrenos despejados y sin arbolado, se amplía a zonas con un mosaico paisajístico en el que los elementos arbóreos pueden jugar un papel importante. Se confirma la capacidad de las avutardas para aprovechar y seleccionar activamente el hábitat más favorable en función de la época del año, siendo capaces de utilizar hábitats tan atípicos como los pastizales y prados de montaña.

### **Migración de hembras**

Se corrobora el patrón de migración parcial de las hembras en España central: la mitad fue sedentaria y la otra mitad migradora. Los cambios estacionales de las poblaciones estudiadas sugieren la existencia de un comportamiento migratorio diferencial de hembras que podría estar extendido por la Península. Este modelo podría ajustarse al patrón general migratorio de la especie, ya que es coincidente con los datos existentes sobre la migración de la Avutarda en otras poblaciones.

El cambio del patrón migratorio (un 25% de las hembras lo hizo) estuvo asociado al éxito de cría: más del 70% de las hembras migradoras que criaron con éxito cambiaron su patrón

migratorio y se hicieron sedentarias. La mayoría de las hembras que cambió el patrón migratorio criaron machos, lo que implicaría cambios asociados tanto al éxito de cría como al sexo del pollo. Las hembras migradoras con pollos hembra mantuvieron el patrón migratorio y viajaron a las áreas de invernada junto con sus hijas.

Las hembras que mantuvieron su patrón migratorio en temporadas consecutivas invernaron en las mismas zonas en el 88% de las ocasiones, mostrando una elevada fidelidad a las áreas de invernada.

La migración invernal de las hembras de Avutarda se desencadenó, mayoritariamente, entre los meses de octubre y diciembre; y su inicio parece relacionado con la supervivencia y el desarrollo de los pollos. La mayoría de las hembras (74%) emprendieron la migración prenupcial en febrero y marzo, y, en algunos casos, se extendió hasta abril.

Las condiciones climáticas invernales pueden ser un factor influyente en el origen de los movimientos o en la selección de los lugares de invernada, al menos en el centro de la Península Ibérica. Las avutardas migradoras del centro peninsular seleccionaron lugares alejados de zonas urbanas, posiblemente para evitar molestias de origen humano.

El hábitat de primavera presenta características topográficas distintas al invernal, probablemente debido al comportamiento reproductivo que en él se desarrolla.

Se confirma la importancia de las áreas con elevada diversidad de usos del suelo, con un mosaico conformado por pequeñas parcelas de cereal de secano, viñas y olivares; como lugares de importancia para la conservación de la Avutarda.

### **Diferencias sexuales en la migración**

Las diferencias intersexuales en la cronología, magnitud y dirección de los desplazamientos y en el porcentaje de aves que realizaron movimientos estacionales indican un claro modelo de migración diferencial sexual en las avutardas del centro peninsular: el 78% de los machos inició la migración posnupcial al final de mayo o principio de junio, entre dos y tres semanas antes de la eclosión; realizaron desplazamientos de 80 km de media hacia noreste; y regresaron al área de reproducción entre septiembre y marzo. Por el contrario, las hembras migradoras presentaron un patrón muy diferente al de los machos: el 51% de las hembras fueron migradoras; la migración posnupcial sucedió entre octubre y diciembre; las

hembras migradoras realizaron desplazamientos de 50 km de media, con dirección preferente hacia sureste; y regresaron al área de reproducción entre febrero y abril

La asincronía intersexual del inicio de la migración posnupcial debe estar relacionada con el papel desempeñado por cada sexo en el cuidado parental: los machos no contribuyeron a la crianza de los pollos e iniciaron la migración posnupcial antes de la eclosión, mientras que las hembras, encargadas de su cuidado, no emigraron hasta que estos desarrollaron una capacidad completa de vuelo.

La conducta migratoria descrita constituye un ejemplo de variabilidad del comportamiento migratorio como resultado de una estrategia de ajuste que varía según los intereses de los diferentes segmentos poblacionales y de los escenarios ambientales que afrontan.

La Avutarda es una de las aves con mayor dimorfismo sexual, posee un sistema reproductivo complejo y practica un cuidado monoparental materno. La asociación de todos estos factores, además de los ecológicos, ha debido contribuir a la evolución de una estrategia migratoria compleja, parcial y diferencial.

### **Dispersión juvenil y migración**

No existieron diferencias en la cantidad de hembras de cada clase de edad que realizaron un desplazamiento estacional. Las fechas de inicio de la migración invernal, las distancias recorridas y la orientación de los desplazamientos tampoco difirieron entre las diversas clases de edad. Además, las áreas de agregación invernal de las hembras jóvenes coincidieron, temporal y espacialmente, con los de las hembras adultas. Los movimientos invernales efectuados durante la etapa juvenil no difirieron de los realizados por las adultas. Las hembras jóvenes desarrollaron una conducta migratoria homogénea a las adultas. Por estos motivos, el término “dispersión juvenil” no parece el más adecuado para definir los desplazamientos invernales de las hembras jóvenes.

Las hembras jóvenes establecieron su comportamiento migratorio de dos formas: (a) por aprendizaje materno, las que en su primer invierno acompañaron a sus madres a las zonas de invernada y (b) por estímulo social, las que en su segundo invierno viajaron, por primera vez, a las zonas de invernada tradicionales en compañía de otras hembras.

El 70% de las hembras inmaduras estableció y mantuvo el patrón migratorio a partir del segundo invierno, igualando así el comportamiento observado entre las hembras adultas.

Las hembras inmaduras llegaron a las áreas de cría desde sus lugares de invernada en fechas más tardías que las adultas. La desigualdad temporal en la inmigración a las áreas de cría evidencia la existencia de un patrón de migración diferencial entre hembras de distintas edades, aspecto, hasta ahora, desconocido para la especie.

No se han observado diferencias en la proporción de machos migradores entre las clases de edad de dos, tres, y cuatro años. Sin embargo, sí se encontraron diferencias entre la proporción de individuos adultos que emprendieron estos desplazamientos y la de inmaduros: entre los machos adultos, los migradores lejanos representan el 80%, mientras que entre los inmaduros fueron del 40% al 50%. En cuanto a la distancia de migración, los machos adultos se movieron a mayor distancia que los machos jóvenes; pero no se encontraron diferencias ni en la cronología de inicio de la migración ni en la dirección de migración. Estas diferencias pueden ser explicadas debido a que los machos inmaduros estudiados se incorporaron más frecuentemente a grupos reproductores donde la mayoría de los individuos eran sedentarios o migradores próximos y, por imitación de la conducta, los machos jóvenes repitieron el patrón de movimientos mayoritario del grupo reproductor en el que se integraron. La conducta migratoria estival de los machos se adquirió una vez finalizado el periodo de dependencia materna y no estuvo asociada al aprendizaje materno, sino que podría haber sido estimulada por congéneres del mismo sexo tratándose, al igual que en el caso de las hembras de dos años que migran por primera vez, de otro ejemplo de inicio de migración desencadenada por los estímulos sociales de coespecíficos.

Los lugares de agregación estival de jóvenes y adultos también coincidieron temporal y espacialmente; por tanto, el concepto de “dispersión juvenil” tampoco parece adecuado para definir los desplazamientos estivales de los machos inmaduros ya que no realizan desplazamientos “erráticos”, sino que efectúan los mismos desplazamientos que el resto de la población de machos del centro peninsular, constituyendo una verdadera migración estival.

La migración diferencial entre sexos apareció desde el primer año de vida: una alta proporción de hembras jóvenes acompañaron a sus madres migradoras de larga distancia a las zonas de invernada, sin embargo, la mayoría de los machos jóvenes no realizaron su primer desplazamiento de larga distancia durante su primer invierno.

El comportamiento migratorio de las hembras jóvenes, una vez que están independizadas de sus madres, debe estar influenciado por el grupo al que se unen, lo cual está en consonancia con el inicio de la migración por estímulo social de coespecíficos. Tampoco puede ser excluido un componente hereditario en el desarrollo del comportamiento migratorio de las avutardas, pudiendo existir una predisposición genética migratoria en la especie.

Las zonas invernales o estivales utilizadas durante la etapa juvenil fueron utilizadas posteriormente durante los movimientos estacionales como zonas de invernada y/o veraneo. La experiencia adquirida durante la etapa juvenil, tanto en machos como en hembras, puede incrementar la eficacia biológica de los individuos migradores.

### **Implicaciones para la conservación y la gestión**

Entre los aspectos aplicados del estudio de la cronología migratoria de la Avutarda, cabe destacar que los censos destinados al control poblacional deben ajustarse a las características migratorias de la especie: para censar adecuadamente las poblaciones reproductoras del centro peninsular los censos deben realizarse en la última semana de marzo o la primera de abril, sincronizados con la llegada de las hembras reproductoras a las áreas de cría y antes de que comience el periodo de cópulas. Para el control de individuos invernantes se recomienda la realización de los censos en la última semana de diciembre o en la primera de enero, es decir, una vez finalizada la migración posnupcial y antes del inicio de la prenupcial.

Durante la época estival, los machos de Avutarda dependen de la existencia de un mosaico paisajístico con elementos arbóreos que proporcionen lugares con sombra. El microhábitat seleccionado en ese periodo son parcelas con bordes arbolados (almendros o encinas), pequeñas parcelas de cultivos leñosos (almendrales, olivares) o dehesas muy despejadas. La intensificación agrícola y la concentración parcelaria afectan negativamente a ese tipo de cultivos tradicionales, eliminando los elementos singulares que enriquecen el paisaje agrícola. Además, se reducen las oportunidades de utilización estacional de los diversos recursos. En consecuencia, se recomienda el mantenimiento de los elementos arbóreos en las lindes de las parcelas y se propone la creación de nuevos linderos arbolados mediante la inclusión de esta medida en los planes de medidas agroambientales.

Los efectos de la concentración parcelaria y de la transformación del viñedo tradicional sobre las aves esteparias, y particularmente sobre las áreas de invernada de las avutardas, deberían ser objeto de un detallado seguimiento.

Resulta prioritaria la adopción de medidas de conservación en las áreas estivales e invernales. Se recomienda la protección completa de los cultivos tradicionales de la Mesa de Ocaña mediante una nueva delimitación de la ZEPA “Mancha Norte”, que incluya los principales lugares de invernada de la especie en España central, ya que se revela como uno de los espacios más importantes para la invernada de la especie en la Submeseta Sur, con densidades invernales superiores a las descritas en la ZEPA de las “Lagunas de Villafáfila”.

Las áreas de agregación estacional y las rutas migratorias deberían ser tenidas en cuenta para autorizar la instalación de nuevos tendidos eléctricos y centrales eólicas así como de los proyectos de concentración parcelaria y de transformación de viñedo tradicional.

Debido a la elevada movilidad mostrada por la especie es necesaria la cooperación y la coordinación entre las diferentes administraciones autonómicas.



*Macho adulto en plumaje nupcial (Daganzo, Madrid, 24 de abril de 2004)*

## Bibliografía

- Abuladze, A. V. 1992. Great Bustard: Brief report in the Georgian Soviet Socialist Republic. *Bustard Studies* 5: 68-69.
- Aguilera, R. A. 1992. Datos sobre la distribución y tamaño de la población de avutarda (*Otis tarda*) en el noreste de Salamanca. *Alytes* 10: 187-197.
- Allen, R. P. 1952. *The Whooping Crane*. National Audubon Society. New York.
- Alonso, J. A. 1985. *Avifauna del Sur de Cádiz, Campo de Gibraltar y Comarca de La Janda*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- Alonso, J. A., Alonso, J. C. & Hellmich, J. 1990a. Metodología propuesta para los censos de avutardas. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*: 86-98. ICONA. Madrid.
- Alonso, J. A., Alonso, J. C. & Martín, E. 1990b. La población de avutardas de la provincia de Madrid. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*: 58-72. ICONA. Madrid.
- Alonso, J. A., Martín, C. A., Alonso, J. C., Morales, M. B. & Lane, S. J. 2001. Seasonal movements of male Great Bustards in central Spain. *Journal of Field Ornithology* 72: 504-508.
- Alonso, J. A., Martín, C. A., Morales, M. B., Martín, E., Lane, S. J., Alonso, J. C., & Palacín, C. 1998. Censo de la población de Avutarda en la Comunidad de Madrid. Año 1998. Informe inédito para la Consejería de Medio Ambiente.
- Alonso, J. A., Martín, E., Alonso, J. C. & Morales, M. B. 1996a. Vergleichende Analyse der Markierungsmethoden für juvenile Großtrappen (*Otis tarda* L., 1758). En *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*, 1/2: 80-84.
- Alonso, J. A., Martín, E., Morales, M. B., & Alonso, J. C. 1996b. Aerial tracking of great bustards (*Otis tarda*) in Spain. En: Fernández, J. & Sanz-Zuasti, J. (eds.). *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*: 283-286. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Alonso, J. C. 2004. Situación actual y problemas de conservación en la avutarda. En: M. Gomendio (ed.) *Los retos medioambientales del siglo XXI. La conservación de la biodiversidad en España*: 77-98. Fundación CSIC-Fundación BBVA. Madrid.
- Alonso, J. C. 2006. La población de avutardas de la Comunidad de Madrid: censo de individuos reproductores y productividad en el año 2006. Informe inédito para la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid.
- Alonso, J. C., & Alonso, J. A. 1990. Sobre el tamaño de la población de avutardas de la Península Ibérica. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*: 81-86. ICONA. Madrid.
- Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 1996. The Great Bustard *Otis tarda* in Spain: present status, recent trends and evaluation of earlier censuses. *Biological Conservation* 77: 79-86.

- Alonso, J. C., Alonso, J. A. & Naveso, M. A. 1990c. La población de avutardas del área de Villafáfila y Raso de Villalpando. En: Alonso J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*: 25-52. ICONA. Madrid.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Martín, E. & Morales, M. B. 1995. Range and patterns of great bustard movements at Villafafila, NW Spain. *Ardeola* 42 (1): 69-76.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Martín, E. & Morales, M. B. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the Great Bustard. *Behavioral Ecology*, 9: 243-252.
- Alonso, J. C., Bautista, L. M. & Alonso, J. A. 2004a. Family-based territoriality *vs* flocking in wintering common cranes. *Journal of Avian Biology* 35: 1-11.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Lane, S. J. 2004b. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation* 13: 1659-1674.
- Alonso, J. C., Martín, C. A. & Palacín, C. 2004c. *Viabilidad de la población de Avutardas de Marruecos. Bases científicas para su conservación*. Informe inédito para la Agencia Española de Cooperación Internacional, Ministerio de Asuntos Exteriores.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Martín, B. Palacín, C. & Magaña, M. 2005a. La población de avutardas de la Comunidad de Madrid: censo de individuos reproductores y productividad en el año 2005. Informe inédito para la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C. & Martín, B. 2005b. La población de avutardas de Andalucía: análisis de su estado de fragmentación, capacidad dispersiva y plan de recuperación. Informe inédito para la Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C. Martín, B. & M. Magaña. 2005c. The Great Bustard *Otis tarda* in Andalusia, southern Spain: status, distribution and trends. *Ardeola* 53: 67-78.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003a. Distribution, size and recent trends of the Great Bustard *Otis tarda* population in Madrid province, Spain. *Ardeola*, 50 (1): 19-27.
- Alonso, J. C., Morales, M. B. & Alonso, J. A. 2000. Partial migration, and lek and nesting area fidelity in female great bustards. *Condor* 102: 127-136.
- Alonso, J. C., Palacín, C. & Martín, C. A. (eds.). 2005d. *La Avutarda Común en la Península Ibérica. Población actual y método de censo*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Alonso, J. C., Palacín, C. & Martín, C. A. 2003b. Status and recent trends of the Great Bustard (*Otis tarda*) population in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 110: 185-195.
- Alonso, J. C., Palacín, C., Martín, C. A., Mouati, N., Arhzaf Z. L. & Azizi, D. 2005e. The Great Bustard *Otis tarda* in Morocco: a re-evaluation of its status based on recent survey results. *Ardeola* 53: 79-90.
- Alonso, J. C., Veiga, J. P. & Alonso, J. A. 1984. Familienauflösung und Abzug aus dem winterquartier beim Kranich *Grus grus*. *J. Ornithol.*, 125: 69-74.
- Alvarez, F. (coord.). 2000. *Aves raras y escasas en Asturias*. Coordinadora Ornitológica d'Asturies. Aviles.

- Álvarez, J. A., Bea, A., Faus, J. M., Castien, E. & Mendiola, I. 1985. *Atlas de los vertebrados continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Gobierno Vasco.
- Andryushchenko, Y. A., Arsievich, N. G., Martynets, M.M., Stadnichenko, I. S. & Oleinik, D. S. 2000. Results of winter census of Great Bustard in the South of Ukraine 1998-1999. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 1: 15-21. Saratov University Press. Saratov.
- Aragües, A. & Lucientes, J. 1980. *Fauna de Aragón. Las Aves*. Guara. Zaragoza.
- Arroyo, B. E., García, J. T. & Bretagnolle, V. 2002. Conservation of the Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation* 5: 283-290.
- Aspbury, A. S. & Gibson, R. M. 2004. Long-range visibility of Greater Sage Grouse leks: a GIS-based analysis. *Animal Behaviour*, 67: 1127-1132.
- Atta, G. A. M. 1992. First record of Great Bustard *Otis tarda* in Egypt. *Sandgrouse* 14 (2).
- Augusto De Sanctis, A., Biddau, L. & Fasola, M. 2005. Post-migratory care of young by Crab Plovers *Dromas ardeola*. *Ibis*, 147: 490-497.
- Arévalo y Baca, J. 1887. Aves de España. *Memorias de la R. Academia de Ciencias*, XI: 1-471. Real Academia de Ciencias. Madrid.
- Baker, R. R. 1978. *The evolutionary ecology of animal migration*. Hodder & Stoughton, London.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson J. D. 2003. Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (4): 182-188.
- Berezynski, A. 1992. *Polish red data book of animals*. Ministry of Environmental Protection, Natural Resources and Forestry. Varsobia.
- Berezovikov, N. N. 1992. The present status of the Great Bustard in East Kazakhstan. *Bustard Studies* 5: 52-56.
- Bernis, F. 1966a. *Migración en aves. Tratado teórico y práctico*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Bernis, F. 1966b. *Aves migradoras ibéricas*. Volumen I. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Berthold, P. 1996. *Control of bird migration*. Chapman & Hall. London.
- Berthold, P. 2001. *Bird migration. A general survey*. Second edition. Oxford University Press. Oxford.
- Berthold, P. & Pulido, F. 1994. Heritability of migratory Activity in a Natural Bird Population. *Proceedings: Biological Sciences*, 257: 311-315.
- Berthold, P. & Querner, U. 1981. Genetic basis of migratory behaviour in European warblers. *Science* 212: 77 – 79.
- Berthold, P., Querner, U. & Schlenker, R. 1990. Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia*, 46: 107-8.
- Béty, J., Giroux, J. & Gauthier, G. 2004. Individual variation in timing of migration: causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57 (1):1-8.
- Bibby, C. J. 2003. Conservation of migratory birds. En: Berthold, B., Gwinner, E., Sonnenschein (eds.). *Avian Migration*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- BirdLife Bostwana. 2005. BirdLife Botswana bustard poaching probe. *World Birdwatch* 27 (4).
- BirdLife International 2000. *Threatened birds of the world*: Lynx Edicions & BirdLife International. Barcelona-Cambridge.
- BirdLife Internacional 2001. *Threatened birds of Asia: the Birdlife International red Data Book*. Cambridge.
- BirdLife International 2004a *Threatened Birds of the World 2004*. CD-ROM. BirdLife International. Cambridge.
- BirdLife International 2004b. *Otis tarda*. En: IUCN 2004. *2004 IUCN Red List of Threatened Species*.
- BirdLife International 2004c. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife Conservation Series 12. Cambridge.
- Bisson, I. A., Ferrer, M. y Bird, D. M. 2002. Factors influencing nest-site selection by Spanish Imperial Eagle. *Journal of Field Ornithology* 73 (3): 298-302.
- Blanco, G., Tella, J. L. & Torre, I. 1998. Traditional farming and key foraging habitats for chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* conservation in a Spanish pseudosteppe landscape. *Journal of Applied Ecology* 35: 232-239.
- Borowik, O. K. & McLennan, D. A. 1999. Phylogenetic patterns of parental care in calidridine sandpipers. *Auk* 116 (4):1107-1117.
- Broderick, D., Idaghdour, Y., Korrida, A. & Hellmich, J. 2003. Gene flow in great bustard populations across the Strait of Gibraltar as elucidated from excremental PCR and mtDNA sequencing. *Conservation Genetics* 4: 793-800.
- Bullock, J. M., Kenward, R. E. & Hails, R. S. (eds.). 2001. *Dispersal Ecology*. Blackwell. Oxford.
- Burton, N. 2000. Winter site fidelity and survival of Redshank *Tringa totanus* at Cardiff, south Wales. *Bird Study* 47: 102-112.
- Bustamante, J. 2003. Cartografía predictiva de las variables climáticas: comparación de distintos modelos de interpolación de la temperatura en España peninsular. *Graellsia*, 59 (2-3): 359-376.
- Cabrera, A. 1925. Las Aves. En: Cabrera, A., Maluquer, J. & Lozano, L. *Historia Natural*. Tomo I. Zoología (Vertebrados): 177-344. Instituto Gallach. Barcelona.
- Cade, S. B. & Hoffman, R. W. 1993 Differential migration of blue grouse in Colorado. *Auk* 110: 17-77.
- Calder, W. A. & King, J. R. 1974. Thermal and caloric relations of birds. En Farner, D. S. & J. R. King (ed.) *Avian biology*: 260-413. Academic Press. New York.
- Campos, B. 2004. Censo de las poblaciones reproductoras de Sisón Común y Ganga Ortega en áreas propuestas como ZEPAs de esteparias en la Comunidad Valenciana. Informe inédito para la Consellería de Territorio y Vivienda de la Generalitat de Valencia.
- Campos, B., Catalán, A., López, M., Miñano, R. & Picazo, J. 2004. La población de Avutarda Común (*Otis tarda*) en la provincia de Albacete, Castilla-La Mancha, España. Distribución, parámetros demográficos, tendencia de la población y uso del hábitat. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe Land Birds. Lérida.

- Canut, J. D. García-Ferre, J., Marco, J., Curco, A. & Estrada, J. 1987. La avifauna invernante en los sistemas pseudoesteparios en la Cataluña Occidental. En: Grupo Ibérico para el Estudio de la Avutarda (G.I.P.E.A.). *I Congreso internacional de aves esteparias*. 395-419. Dirección General de Montes, Caza, Pesca y Conservación de la Naturaleza. Consejería de Agricultura, Ganadería y Montes. León.
- Carpintero S., Obregón, F. & Sánchez, F. J. 1991. *Aves de Córdoba*. Ayuntamiento de Córdoba. Córdoba.
- Carranza, J., Hidalgo, S. J. & Ena, V. 1989. Mating system in the Great Bustard: a comparative study. *Bird Study* 36: 192-198.
- Casas, F. 2005. Efectos de la agricultura y la gestión cinegética en el éxito reproductivo de la perdiz roja (*Alectoris rufa*). Trabajo de Diplomatura de Estudios Avanzados. Universidad de Castilla La Mancha. IREC-Ciudad Real.
- Castaño, J. P. 1995. Efecto de la actividad de la siega y causas del fracaso reproductivo en una población de Aguilucho Cenizo *Circus pygargus* en el SE de Ciudad Real. *Ardeola* 42: 167-172.
- Catry, P., Phillips, R. A., Croxall, J. P. 2005. Sexual segregation in birds: patterns, process and implications for conservation. En: Ruckstuhl, K. E. & Neuhaus, P. (eds.). *Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ceballos, J. J. & Guimerá, V. M. 1992. *Guía de las aves de Jerez y de la provincia de Cádiz. Atlas ornitológico de las especies nidificantes*. Biblioteca de Urbanismo y Cultura. Ayuntamiento de Jerez. Cádiz.
- Centro Geográfico del Ejército 1999. *Carta Militar Digital de España Vector-Raster*. Escala 1:250.000. Ministerio de Defensa. Madrid.
- Chan, S. & Goroshko, O. 1998. *Action Plan for Conservation of the Great Bustard in Asia*. Asia Council BirdLife International.
- Chavko, J. & Vongrej, S. 1996. Großtrappen in der Slowakei – eine Übersicht. En *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*, 1/2: 10-17.
- Chernobai, V. F. 2003. Great and little bustards in the Volgograd region. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 2: 108 - 118. Saratov University Press. Saratov.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.) 2001. *Dispersal-Causes, Consequences and Mechanisms of Dispersal at the Individual, Population and Community Level*. Oxford University Press. Oxford.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- COCN 2006. La última avutarda de la provincia de Cádiz fue encontrada muerta ayer en las cercanías de Tahivilla. Nota de prensa.
- Cody, M. L. & Smallwood, J. A. (eds.) 1996. *Long-term Studies of Vertebrate Communities*. Academic Press. San Diego.
- Collar, N. J. 1985. The world status of the great bustard. *Bustard Studies* 2: 1-20.
- Collar, N. J. 1996. Family *Otididae*. En: del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. eds. *Handbook of the birds of the world*. Vol. 3, Hoatzin to Auks: 240-261. Lynx Edicions, Barcelona.

- Combreau, O., Launay, F. & Lawrence, M. 2001. An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant houbara bustards (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*). *Animal Conservation* 4: 133-141.
- Combreau, O., Launay, F., Al Bowardi, M. & Gubin, B. 1999. Outward migration of houbara bustard from two breeding areas in Kazakhstan. *The Condor* 101: 159-164.
- Corbacho, C., Fernández, A., Costillo, E., Lozano, L., Acedo, F. & Gil, A. 2005. La Avutarda Común en Extremadura. En Alonso, J. C., Palacín, C. & Martín, C. A. (eds.). *La Avutarda Común en la Península Ibérica. Población actual y método de censo*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Cramp, S. K. & Simmons, E. L. (eds.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic, vol. 2*. Oxford University Press. Oxford.
- Cristol, D. A., Baker, M. B. & Carbone, C. 1999. Differential migration revisited: Latitudinal segregation by age and sex class. En: Nolan, V.; E. D. Keterson, E. D. & Thompson, C. F. (eds.). *Current Ornithology* 15: 33-88. Plenum Press, New York.
- De Castro, M., Martín-Vide, J. & Alonso, S. 2005. El clima de España: pasado, presente y escenarios de clima para el siglo XXI. En: *Impactos del Cambio Climático para España*: 1-64. Oficina Española de Cambio Climático. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- De Juana, E. 1980. *Atlas ornitológico de La Rioja*. Biblioteca de temas riojanos. Instituto de Estudios Riojanos. La Rioja.
- De Juana, E. 2004. Cambios en el estado de conservación de las aves en España, años 1954 a 2004. *Ardeola* 51: 19-50.
- De la Peña, J. 1980. La avutarda, protegida en España. *Trofeo* 120: 21-25.
- De Leo, G. A., Focardi, S., Gatto, M. & Cattadori, I. M. 2004. The decline of the grey partridge in Europe: comparing demographics in traditional and modern agricultural landscapes. *Ecological Modelling* 177: 313-335.
- Dean, W. R. J., Milton, S. J. & Jeltsch, F. 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments* 41: 61-78.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (eds.) 1996. *Handbook of the Birds of the World. Hoatzin to Auks*. Vol. 3. Ediciones Lynx. Barcelona.
- Deleriev, S., Zehindjiev, P. & Georgiev, D. 2004. National Report, Republic of Bulgaria. Memorandum of Understanding on the Conservation and Management of the Middle-European Population of the Great Bustard. (*Otis tarda*). 17 -18 September, Illmitz, Austria. Convention on Migratory Species: [http://www.cms.int/species/otis\\_tarda/meetings/GB\\_1/pdf/](http://www.cms.int/species/otis_tarda/meetings/GB_1/pdf/)
- DGA. 1997. Censos de avutarda en Aragón. Informe inédito de la Diputación General de Aragón.
- Domashlinets, V. & Andriushchenko, Y. 2004. Ukraine National Report. Memorandum of Understanding on the Conservation and Management of the Middle-European Population of the Great Bustard. (*Otis tarda*). 17 -18 September, Illmitz, Austria. Convention on Migratory Species: [http://www.cms.int/species/otis\\_tarda/meetings/GB\\_1/pdf/](http://www.cms.int/species/otis_tarda/meetings/GB_1/pdf/)
- Domínguez, L. & Vigal, C. R. 1982. Sobre la situación actual de la avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de Madrid. Actas de la II Reunión Iberoamericana de Conservación y Biología de Vertebrados: 153-157.

- Donald, P. F., Green, R. E. y Heath, M. F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland birds populations. *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 25-29.
- Dornbusch, M. 1987. Zur dispersion der Grosstrappe (*Otis tarda*). *Vogelwarte Hiddensee* 8: 49-54.
- Drewien, R. C., Brown, W. M., Varley, J. D. & Lockman, D. C. 1999. Seasonal movements of Sandhill Cranes radiomarked in Yellowstone National Park and Jackson Hole, Wyoming. *Journal of Wildlife Management*, 63 (1): 126-136.
- Eadie, J. M., Mallory, M. L. & Lumsden, H. G. 1995. Common Goldeneye (*Bucephala clangula*). En: Poole, A. (ed.). *The Birds of North America Online*. Cornell Laboratory of Ornithology. . [http://bna.birds.cornell.edu/BNA/account/Common\\_Goldeneye/](http://bna.birds.cornell.edu/BNA/account/Common_Goldeneye/)
- Eisenberg, A. & Bich, T. 2004. Aktuelle Bestandszahlen der Großtrappe in Deutschland : <http://www.grosstrappe.de/index/news.htm>
- Eken, G. & Magnin, G. 2000. *A preliminary biodiversity atlas of the Konya Basin, Central Turkey*. Türkiye Dogal Hayati koruma Dernegi, Istanbul.
- Elósegui, J. 1994. Seguimiento de la población de avutarda en Navarra. Informe inédito para el Gobierno de Navarra.
- Elósegui, J. 1995. Seguimiento de la población de avutarda en Navarra. Informe inédito para el Gobierno de Navarra
- Ena, V. & Martínez, A. 1988. Distribución y comportamiento social de la avutarda. *Quercus* 31: 12-20.
- Ena, V., Martínez, A., & Thomas, D. H. 1987. Breeding succes of the Great Bustard *Otis tarda* in Zamora Province, Spain, in 1984. *Ibis* 129: 364-370.
- Estrada, J., A. Folch, S. Mañosa, J. Bonfil, González, F. & Orta, J. 1996. Avifauna estépica de la depresión del Ebro catalana: distribución y estima poblacional. En: Fernández, J. & Sanz-Zuasti, J. (eds.). *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*. 121-130. Valladolid.
- ETI 1998. Estudio poblacional de la Avutarda en Castilla y León. Informe inédito para la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Junta de Castilla y León.
- Fragó, S. 1990. The effect of heavy winters on Bustard (*Otis tarda*) populations in Hungary. *Alatt Közl* 76: 51-62.
- Fragó, S. 1996. Lage des Großtrappenbestandes in Ungarn and Ursachen für den Bestandsrückgang. En *Naturschutz und Landschaftspfleg in Brandenburg* 1/2: 12-17.
- Fragó, S. 2004. Great Bustard (*Otis tarda*). Species Action Plans. Office for Nature Conservation, Ministry of Environment and Water. Hungria.
- Fragó, S., Ena, V. & Martínez, A. 1987. Comparison of the state of Great Bustard stock in Hungary and Spain. CIC-Great Bustard Symposium: 51-61. Budapest.
- Faria, N. & Rabaça, J. E. 2004. Breeding habitat modelling of the little bustard *Tetrax tetrax* in the site of community importance of Cabrela. Portugal. *Ardeola* 51 (2). 331-343.
- Ferrer, M. 1993. Juvenile dispersal behaviour and natal philopatry of a long-lived raptor, the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*. *Ibis* 135: 132-138.

- Figueiras, R. 2005. Avutarda Común. *Noticiario Ornitológico* 2005. Sociedade Galega de Historia Natural.
- Fonseca, C. I. A. 2004. *Factores do habitat que determina a ocorrência de Abetarda (Otis tarda) durante o Inverno na Zona de Protecção Especial de Mourão/Moura/Barranco (Portugal)*. Estágio Profissionalizante da Licenciatura em Biología Aplicada aos Recursos Animais, variante Terrestres. Faculdade de Ciências. Universidade de Lisboa.
- Font, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Universidad de Salamanca. Salamanca.
- Fox, A. D., Hilmarsson, J. O., Einarsson, O., Walsh, A. J., Boyd, H. and Kristiansen, J. N. 2002. Staging site fidelity of Greenland white-fronted geese *Anser albifrons flavirostris* in Iceland. *Bird Study* 49: 42-49.
- Gámez, I., Aguilar, C., Gutiérrez, C., Lopo, L. & Serradilla, J. (eds.) 1999. *Anuario Ornitológico de La Rioja*. 1993-1997. Ecologistas en Acción de la Rioja. Logroño.
- García, E., Morales, M. B., De Juana, E. & Suárez, F. 2004. Does spanish Little Bustards migrate? New data on long distance movements of the species. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds. Abstracts. Lérida.
- García, J. M., 1997. *Historia de la fauna de Soria*: 293-397. ASDEN. Soria.
- García, J., Suárez-Seoane, S., Migueles, D., Osborne, P. E. y Zumalacárregui, C. 2004. Can habitat quality along an agricultural intensification gradient explain Little Bustard (*Tetrax tetrax*) male densities? International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe Land Birds. Lérida.
- García, L., Ibáñez, F., Garrido, H., Arroyo, J. L., Máñez, M. & Calderón, J. 2000. *Prontuario de las aves de Doñana*. *Anuario Ornitológico de Doñana, nº 0*. Estación Biológica de Doñana y Ayto. de Almonte. Huelva.
- Garovnikov, B. 2004. A brief report about protection of Great Bustard in Serbia and Montenegro. Memorandum of Understanding on the Conservation and Management of the Middle-European Population of the Great Bustard. (*Otis tarda*). 17 -18 September, Illmitz, Austria. Convention on Migratory Species: [http://www.cms.int/species/otis\\_tarda/meetings/GB\\_1/pdf/](http://www.cms.int/species/otis_tarda/meetings/GB_1/pdf/)
- Garrido, M. & Alba, E. 1997. *Las aves de la provincia de Málaga*. Servicio de publicaciones de la Diputación Provincial de Málaga.
- Garza, V., Suárez, F., Herranz, J., Traba, J., García, E., Morales, M. B., González, R. & Catañeda, M. 2005. Home range territoriality and habitat selection by the Duponts Lark *Chersophilus duponti* during the breeding and postbreeding periods. *Ardeola* 52 (1): 133-146.
- Garzón, J. 1981. El censo de avutardas confirma la regresión de esta especie. *Quercus* 1: 17-19.
- Garzón, J. 1982. La avutarda en España. Simposio Internacional sobre la conservación de las avutardas en Europa Occidental y noroeste de África. León, España.
- Gauthreaux, S. A. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. En: Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. (eds.). *Avian Biology* 6: 93-168. Academic Press, New York.
- Georgiev, D. 1996. Vorkomen und Schutz Großtrappen (*Otis tarda* L., 1758) in Bulgarien. *En Naturschutz und Landschaftspfleg in Brandenburg* 1/2: 18-20.

- Gill, J., Clark, A., Clark, Sutherland, N. & Willian, J. 1995. Sex differences in the migration, moult and wintering areas of British-ringed ruff. *Ringing & Migration* 16: 159-167.
- Glutz, U. N., Bauer, K. M. & Bezzel, E. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Vol. 5. Akademische.
- Gómez Gajete, M. 1998. Esquilmadas avutardas: El empobrecimiento del paisaje parleño. *Aulaga*. Ecologistas en acción de Pinto: <http://perso.wanadoo.es/aulaga/Patnat/Esquilmadasavutardas.htm>
- González, J. M. 1996. *Fauna de la Rioja. Aves no reproductoras, anfibios, reptiles y peces*. Ed. Fundación de la Caja de Ahorros de La Rioja.
- González, L. M., Heredia, B., González, J. L. & Alonso, J. C. 1989. Juvenile dispersal of Spanish Imperial Eagle. *Journal of Field Ornithology* 60: 369-379.
- Goriup, P. D. & Parr, D. 1985. Results of the ICBP bustard survey of Turkey, 1981. *Bustard Studies* 2: 77-97.
- Goroshko, O. A. 2000. Present status of *Otis tarda dybowskii* and problems of conservation. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 1: 15 – 21. Saratov University Press. Saratov.
- Goroshko, O. A. y Kiriliuk, V. E. 2000. Distribution and number of Great Bustard in Chita region. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 1: 22-28. Saratov University Press. Saratov.
- Goroshko, O. A. 2004. Status, conservation and biology of eastern subspecies of Great Bustard. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land birds. Lérida.
- Gosálvez, R. U., Guzmán, J., Segura, L. A. & Torralvo, C. 2002. Avance de resultados del censo de avutarda de la provincia de Ciudad Real. Año 2001. *Anuario Ornitológico de Ciudad Real 1995-2001*. SEO- Ciudad Real.
- Grant, M. C. 2002. Effects of radiotagging on the weight gain and survival of Curlew *Numenius arquata* chicks. *Bird Study*, 49: 172-176.
- Greenwood, P. J. & Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu Rev Ecol Syst*, 13: 1-21.
- Groza, A. A., & Ionescu, O. 2004 Report of the Great Bustard Action Plan Implementation, Rumania. Memorandum of Understanding on the Conservation and Management of the Middle-European Population of the Great Bustard. (*Otis tarda*). 17-18 September, Illmitz, Austria. Convention on Migratory Species: [http://www.cms.int/species/otis\\_tarda/meetings/GB\\_1/pdf/](http://www.cms.int/species/otis_tarda/meetings/GB_1/pdf/)
- Grupo Naturalista Hábitat 1997. *IV Anuario das aves de Galicia*.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73-88.
- Hartert, E. y Jourdain, F.C.R. 1923. The hither to known Birds of Marocco. *Novitates Zoologicae* 30: 91-146.
- Hellmich, J. 1990. La población de avutardas de las áreas de Sierra de Fuentes y de Torrecillas de la Tiesa (Cáceres). En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. 72-81. ICONA, Colección técnica. Madrid.

- Hellmich, J. 1991a. Sobre la selección de hábitat de la Avutarda (*Otis tarda* L.) en una localidad extremeña. *Alytes* 2: 39-114.
- Hellmich, J. 1991b. El display de cortejo de la Avutarda (*Otis tarda* L.). *Alytes* 2: 127-150.
- Hellmich, J. 1994. The Great Bustard (*Otis t. tarda* L.) in Extremadura, Spain: Distribution, Status and Conservation. Workshop on Great Bustards. Tiszafüred, Hungary.
- Herranz, J. & Suárez, F. 1999. *La Ganga Ibérica (Pterocles alchata) y la Ganga Ortega (P. orientalis) en España. Distribución, abundancia, biología y conservación*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Herzog, P. W. & Keppie, D. M. 1980. Migration in a local population of Spruce Grouse. *Condor* 82: 366-372.
- Heunks, C., Heunks, E., Eken G. & Kurt, B. 2001. Distribution and current status of Great Bustards *Otis tarda* in the Konya Basin, Central Turkey. *Sandgrouse* 23: 106-111.
- Hidalgo, S. J. 1990. World status of the Great Bustard (*Otis tarda*) with special attention to the iberian peninsula populations. *Miscelanea Zoologica* 14: 167-180.
- Hidalgo, S. J. 1997. Avutarda Común *Otis tarda*. En: *Atlas de la Aves de España (1975-1995)*: 170-171. Sociedad Española de Ornitología. Lynx Edicions. Barcelona.
- Hidalgo S. J. & Carranza, J. 1990. *Ecología y comportamiento de la avutarda (Otis tarda)*. Universidad de Extremadura. Cáceres.
- Höglund, J. & Alatalo, R. 1995. *Ileks*. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- Hollom, P. A. D., Porter, R. F., Christensen, S. Y & Willis, I. 1988. *Birds of the Middle East and North Africa*. T & A D Poyser Calton.
- Howard, W.E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63: 152-161.
- Hummel, D. 1983. Der Einflug der Groâtrappe (*Otis tarda*) nach West-Europa im Winter 1978/79. *Die Vogelwelt* 104 (2): 41-53 y (3): 81-95.
- Hummel, D. 1985. A note on the invasion of western Europe by the Great Bustard in the winter seasons 1969/1970 and 1978/1979. *Bustard Studies* 2: 75-76.
- Hummel, D. 1990. Der Einflug der Großtrappe *Otis tarda* nach West-Europa im Winter 1986/87. *Limicola* 4: 1-21.
- Hummel, D., & Berndt, R. 1971. Der Einflug der Groâtrappe (*Otis tarda* L.) nach West-Europa im Winter 1969/70. *Journal für Ornithologie* 112 (2): 138-157.
- Inés, H., Segovia, C. & Alés, E. 1995. *Monografía Avutardas* 1. Andalus. Sevilla.
- Irby, L. H. 1985. *Ornithology of the Straits of Gibraltar* (2ª edición). Londres.
- Irisova, N. L. 2000. The Great Bustard and the Little Bustard in the Altaisky region. Distribution and number of Great Bustard in Chita region. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 1: 34-37. Saratov University Press. Saratov.
- IUCN 2004 *Red List of Threatened Species*. (<http://www.iucnredlist.org/>).
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press. New Haven.
- Jehl, J. R. 1990. Aspects of the molt migration. En: Gwinner, E. (ed.). *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*: 102-116. Springer, Berlin.

- Johnsgard, P. A. 1991. *Bustards, hemipodes, and sandgrouse birds of dry places*. Oxford University Press. Oxford.
- Jovienuaux, A., Laferre, M & Roblin, J. 1982. Observations de l'Outarde barbue, *Otis tarda*, dans le Val de Seille (Jura F.). *Nos Oiseaux* 36: 376-378.
- Kahroom, E. 1979. The status, distribution and trends of the Great Bustard in Iran. En: Coles, C. L. & Collar, N. J. (eds.). *The Great Bustard and the Hubara Bustard*. The Game Conservancy. Fordingbridge.
- Karyakin, I.V. 2000. Great Bustard (*Otis tarda*) and Little Bustard (*Otis tetrax*) in the Republic of Bashkortostan. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 1: 42-43. Saratov University Press. Saratov.
- Kasperek, M. 1989. Status and distribution of the great bustard and little bustard in Turkey. *Bustard Studies* 4: 80-113.
- Keterson, E. D. & Nolan, V. 1983. The evolution of differential bird migration. En: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology* 1: 357-402. Plenum Press. New York.
- Khrustov, A. V., Shlyakhtin, G. V., Tabachishin, V. G. & Zavalov, E. V. 2003. Habitats and modern status of the Great Bustard (*Otis tarda*) population in the European Russia. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 2: 98-107. Saratov University Press. Saratov.
- Khrustov, A. V., Zavalov, E. V., Tabachishin, V. G., Shlyakhtin, G. V., Alyosin, A. A., Kapranova, T. A., Ruban, O. A. & Zemlyanoy, V. L. 2000. Biological peculiarities and biotopic trends of Great Bustard (*Otis tarda* L.) population in the northern lower Volga Area. Habitats and modern status of the Great Bustard (*Otis tarda*) population in the European Russia *The Bustards in Russia and adjacent countries*. 80 - 99. Saratov University Press. Saratov.
- Kiliç, D. T. & Eken, G. 2004. Türkiyenin Önemli kus Alanları – 2004 Güncellemesi. Doga Dernegi, Ankara.
- Kissner, K. J., Weatherhead, P. J. & Francis, C. M. 2003. Sexual size dimorphism and timing of spring migration in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 16 (1): 154-162.
- Knox, A. G., Collinson, M., Helbig, A. J., Parkin, D. T., & Sangster, G. 2002. Taxonomic recommendations for British birds. *Ibis* 144: 707-710.
- Knystautas, A. 1993. *Birds of Russia*. Collins Guide. HarperCollins Publishers. London.
- Kollar, H.P. 1996. Action plan for the Great Bustard (*Otis tarda*) in Europe. En: Heredia, B., Rose, L. & Painter, M. (eds.). *Globally threatened birds in Europe. Action plans*. 245-260. Council of Europe. Strasbourg.
- Kong, Y. O. & Li. 2005. The status and research trends of the great bustard. *Chinese Journal of Zoology* 40: 111-115.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1987. *An Introduction to Behavioral Ecology*. Second edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Kreitzberg-Murkina, E. A. 2003. Modern state of bustard birds in Uzbekistan. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 2: 64-75. Saratov University Press. Saratov.
- Kren, J. 2000. *Birds of the Czech Republic*. Christopher Helm. A & C Black. London.
- Lack, D. 1944. The problem of partial migration. *British Birds* 37: 122-130.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen Editors. London.

- Lagares, J. L. 1988. Situación de la avutarda (*Otis tarda*) en Teruel. *Xiloca* 1: 159-169.
- Laiolo, P. 2005. Spatial and seasonal patterns of bird communities in italian agroecosystems. *Conservation Biology* 19 (5): 1547-1556.
- Lane, S. J., Alonso, J. C. & Martín, C. A. 2001. Habitat preferences of Great Bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology*, 38: 193-203.
- Lathbury, G. 1970. A review of the birds of Gibraltar and its surrounding waters. *Ibis*: 112: 25-43.
- Launay, F., Combreau, O. & Al Bowardi, M. 1999. Annual migration of houbara bustards *Chlamydotis (undulata) macqueenii* from the United Arab Emirates. *Bird Conservation International* 9: 155-161.
- Litzbarski, B. & Litzbarski, H. 1996. Zur Situation der Großtrappe *Otis tarda* in Deutschland. *Vogelwelt* 117: 213-224.
- Llandrés, C. & Urdiales, C. 1990. *Las aves de Doñana*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? En: Morrone, J. J. & Melic, A. (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000. Monografías Tercer Milenio*, Vol. 1: 55-68. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.
- Lopo, L., Gutiérrez, C., Gámez, I., Serradilla, J. & Aguilar, C. (eds.) 2001. *Anuario Ornitológico de La Rioja*. 1998-2000. Ecologistas en Acción de la Rioja. Logroño.
- Lucio, A. & Purroy, F. J. 1985. Protección de la Avutarda. *La Garcilla* 65: 28-30.
- Lucio, A. & Purroy, F. J. 1986. Demografía de la avutarda (*Otis tarda*) en León. *Boletín de la Estación Central de Ecología* 15 (30): 87-92.
- Lucio, A. & Purroy, F. J. 1990. La población de avutardas de la provincia de León. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*: 53-58. ICONA, Colección Técnica. Madrid.
- Luck, G. W. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*). 1. Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 105: 383-394.
- Lundberg, P. 1987. Partial bird migration and evolutionary stable strategies. *J. theor. Biol.* 125: 351-360.
- Lundberg, P. 1988. *The evolution of partial bird migration*. *TREE*, 3: 172-175.
- Madsen, J. 2001. Spring migration strategies in pink-footed geese *Anser brachyrhynchus* and consequences for spring fattening and fecundity. *Ardea* 89:43-55.
- Magaña, M., Bautista, L. M., Martín, B., Martín, C. A. Sastre, P. & Alonso, J. C. 2004. Nesting area selection by Great Bustards (*Otis tarda*) in central Spain. *International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe Land Birds*. Lérida.
- Mallory, M. L. & Weatherhead, P. J. 1993. Incubation rhythms and mass loss of Common Goldeneyes. *Condor* 95: 849-859.
- Marjakangas, A. & Kiviniemi, S. 2005. Dispersal and migration of female Black Grouse *Tetrao tetrix* in eastern central Finland. *Ornis Fennica* 82: 107-116.

- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de las Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín B. 2006. Sex biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology*, en prensa.
- Martín, E. 1997. *Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, L. J. & Martín, I. 1993. Conservación de aves esteparias en la comarca agraria de Madrigal-Peñaranda. *Alytes* VI: 479 - 495.
- Martín, L. J. & Martín, I. 1997. La Avutarda en Ávila y Madrigal-Peñaranda. *El Cervunal* 5: 109-175.
- Martínez, C. 1991a. Selección de micro-hábitat en una población de avutarda (*Otis tarda*) de un medio agrícola. *Doñana Acta Vertebrata* 18 (2):173-185.
- Martínez, C. 1991b. Patterns of distribution and habitat selection of a great bustard (*Otis tarda*) population in northwestern Spain. *Ardeola* 38 (1): 137-147.
- Martínez, C. 1999. La Avutarda (*Otis tarda*) en Castilla y León. Situación actual y estado de conservación. *Medio Ambiente en Castilla y León* 12:11-19.
- Martínez, C. 2000. Daily activity patterns of great bustards *Otis tarda*. *Ardeola* 47: 57-68.
- Martínez, C. & De Juana, E. 1996. Breeding bird communities of cereal crops in Spain: habitat requirements. En: Fernández, J., J. Sanz-Zuasti (eds.). *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*. 99-105. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Martínez, R., Ortuño, A., Villalba, J., López, J. M., Cortés, F. & Caspena, F. J. 1996. *Atlas de las aves del norte de Murcia (Jumilla-Yecla)*. Yecla, Murcia.
- Masatomi, H. & Kitagawa, T. 1975. Bionomics and sociology of the tancho or the Japanese crane, *Grus japonensis*. II. Ethogram. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool* 19: 834-878.
- Matveyev, N. D. & Tabachishin, V. G. 2003. Great and Little Bustards in the Podolie (Ukraine). *The Bustards in Russia and adjacent countries* 2: 76-82. Saratov University Press. Saratov.
- Mayrose, A. 2004. The Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata*) in Israel – General status, nesting distribution and land use patterns. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds. Lérida.
- Meinertzhagen, R. 1938. On the birds of northern Afghanistan. *Ibis* 14(2): 480–520, 671–717.
- Morales, M. B. 2000. *Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- Morales, M. B., Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 2002a. Annual productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard *Otis tarda* population. *Ibis* 144: 293-300.
- Morales, M. B., Alonso, J. C. Alonso, J. A. & Martín, E. 2000. Migration patterns in male Great Bustards (*Otis tarda*). *Auk* 117:493-498.

- Morales, M. B., García, J. T. & Arroyo, B. 2005. Can landscape composition changes predict spatial and annual variation of little bustard male abundance? *Animal Conservation* 8 (2): 167-174.
- Morales, M. B. & Martín, C. A. 2002. Great Bustard. *BWP Update, The Journal of the Birds of the Western Palearctic* 4 (3): 217-232. Oxford University Press. Oxford.
- Morales, M. B., Suárez, F., García E. L. & De Juana, E. 2002b. Movimientos estacionales e invernada del Sisón. *Quercus* 193: 34-39.
- Moreira, F., Morgado, R. y Arthur, S. 2004. Great bustard *Otis tarda* habitat selection in relation to agricultural use in southern Portugal. *Wildlife Biology* 10 (4): 251-260.
- Morel, R. 1989. A note on the status of Bustards in Senegal, Mauritania and Mali. *Bustard Studies* 4: 123 – 124.
- Morgado, R. & Moreira, F. 2000. Seasonal population dynamics, nest site selection, sex ratio and clutch size of the great bustard *Otis tarda* in two adjacent lekking areas. *Ardeola* 47 (2): 237-246.
- Moschovis, M. 2005. [http://www.ornithomedia.com/magazine/mag\\_art220\\_1.htm](http://www.ornithomedia.com/magazine/mag_art220_1.htm)
- Moshen, C., Chammem, M., Khorchani, T., Boukhris, M., Combreau, O., Chniti, L. & Hammadi, M. 2003. L'Outarde houbara *Chlamydotis undulata undulata* en Tunisie: Statut actuel et distribution géographique. *Alauda* 71: 41-47.
- Muntaner, J., Ferrer, X. & Martínez, A. 1983. *Atlas del ocells nidificants de Catalunya y Andorra*. Ed. Ketres. Barcelona.
- Myers, J. P. 1981. Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:195-202.
- Newby, J. E. 1990. The slaughter of Sahelian wildlife by Arab royalty. *Oryx* 24: 6-8.
- Nicholson, E. M., Fergusson-Less, I. J. & Hollom, P. A. D. 1957. The Camargue and the Coto Doñana. *British Birds* 50 (12): 497-519.
- Njoroge, P. & Launay, F. 1998. Satellite tracking of Kori Bustards *Ardeotis kori* in Kenya. *Scopus* 20: 19-22.
- Ohsako, Y. 1989. Flock organization, dispersion and territorial behavior of wintering hooded cranes *Grus monacha* in Izumi and Akune, Kyushu. *Japanese J. Ornithol.* 38: 15-29.
- Onrubia, A., Sáenz de Buruaga, M., Osborne, P., Baglione, V., Purroy, F. J., Lucio, A. J. & Campos, M. A. 1998. Viabilidad de la población navarra de avutardas. Consultora de Recursos Naturales S. L. Informe inédito para el Gobierno de Navarra.
- Onrubia, A., Sáenz de Buruaga, M., Osborne, P., Baglione, V., Purroy, F. J., Lucio, A. J. & Campos, M. A. 2000. Situación de la avutarda común (*Otis tarda*) en Navarra y algunos datos sobre su reproducción y mortalidad. *Anuario Ornitológico de Navarra* 1998 5: 27-34.
- Ortuño, A. 2006. Avutarda Común *Otis tarda*. En: Dirección General del Medio Natural (ed.). *Libro Rojo de los Vertebrados de la Región de Murcia*: 148-149. Consejería de Industria y Medio Ambiente. Murcia.
- Osborne, P. E. 2005a. Using GIS, remote sensing and modern statistics to study steppe birds at large spatial scales: a short review essay. En Bota, G., Morales, M.B., Mañosa, S. & Camprodon, J. (eds.). *Ecology and Conservation of steppe-land birds*: 169-184. Lynx Edicions. Barcelona.

- Osborne, P. E. 2005b. Key issues in assessing the feasibility of reintroducing the great bustard *Otis tarda* to Britain. *Oryx* 39: 22-29.
- Osborne, P. E., Al Bowardi, M. & Bailey, T. 1997. Migration of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* from Abu Dhabi to Turkmenistan: the first results from satellite tracking studies. *Ibis* 139: 192-196.
- Osborne, P. E., Alonso, J. C. & Bryant, R.G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology* 38: 458-471.
- Osborne, T. & Osborne, L. 2002. *Ecology of the Kori Bustard in Namibia*. Annual Report for the Ministry of Environment and Tourism Permit Office, Namibia. Informe inédito.
- Otero, C. 1985. The spanish great bustard census conducted by Recursos Naturales S. A. *Bustard Studies* 2: 21-30.
- Otero, C. 1987. The Great Bustard (*Otis tarda*) in Spain. *C.I.C. Great Bustard Symposium*. 43-49. Budapest.
- Owen, M. & Black, J. M. 1990. *Waterfowl Ecology*. Blackie. Glasgow and London.
- Páez, I. 2003. La población de Sisón Común (*Tetrax tetrax*) en el entorno de la laguna de Fuente de Piedra. *Oxyura* 11 (1): 153-166.
- Palacín, C., Alonso, J. A., Martín, C. A. & Alonso, J. C. 2004a. Summering and wintering areas of migratory Great Bustards (*Otis tarda*) in Aragon (north-eastern Spain). International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe Land Birds. Lérida.
- Palacín, C., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Magaña, M. y Martín, C. A. 2002. Avutarda Común (*Otis tarda*). en: Del Moral, J. C., Molina, B., De la Puente, J. y Pérez-Tris, J. (eds.). *Atlas de las aves invernantes de Madrid 1999-2001*: 136-137. SEO-Monticola y Comunidad de Madrid.
- Palacín, C., Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Magaña M. & Martín B. 2003. Avutarda Común (*Otis tarda*). En R. Martí & J.C. del Moral (eds.). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*: 236-237. Dirección General de Conservación de la Naturaleza- Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Palacín, C., Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Magaña, M. & Martín, B. 2004b. Avutarda Común (*Otis tarda*). En: Madroño, A., González, C. & Atienza, J. C. (eds.). *Libro Rojo de las Aves de España*: 209-213. SEO/BirdLife y Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Palacín, C., Campos, B. & Pinilla, J. 1996. Demografía y uso del hábitat de la Avutarda (*Otis tarda*) en Castilla- La Mancha. En: Fernández, J. & Sanz-Zuasti, J. (eds.). *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*: 183-190. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Palacios, F., Garzon, J. & Castrovicjo, J. 1975. La alimentación de la avutarda (*Otis tarda* L.) en España, especialmente en primavera. *Ardeola* 21: 347-406.
- Parody, J. 1987. Censo de avutarda en la provincia de Cádiz. Informe inédito para la Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Cádiz.
- Paterson, A. M., Jimenez, J. J. & Román, A. (eds.) 1999. *Anuario ornitológico de Málaga 95, 96, 97*. SEO-Málaga. Málaga.

- Perea, D. F. 2004. Avutarda Común. En: Marín, J. C. (ed.). *Anuario Ornitológico de Toledo. Revisión Histórica/2001*. Agrupación Naturalista Esparvel. Toledo.
- Pérez, C. & Pérez, M. F. 2005. Distribución y abundancia de la población de Avutarda Común (*Otis tarda*) en la provincia de Valladolid en los años 2003-2004-2005. Informe inédito para el Servicio Territorial de Medio Ambiente de la Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Pescador, M. & Peris, S. J. 1996. Selección del hábitat por la Avutarda (*Otis tarda*) en campos agrícolas del centro-oeste de la Península Ibérica. *Ecología*, 10: 471-480.
- Pinto, M. V. 1982. The Great Bustard in Portugal. Simposio Internacional sobre la Conservación de Avutardas en Europa Occidental y Noroeste de África. León.
- Pinto, M., Rocha, P. & Moreira, F. 2005. Long-trends in great bustard (*Otis tarda*) populations in Portugal suggest concentration in single high quality area. *Biological Conservation* 124: 415-423.
- Pishvanov, Y. V. 1992. Great Bustard: Brief report in the Daghestan Autonomus Soviet Socialist Republic. *Bustard Studies* 5: 68.
- Pleguezuelos, J. M. & Manrique, J. 1987. Distribución y status de las aves esteparias nidificantes en el SE de la Península Ibérica. En: Grupo Ibérico para el Estudio de la Avutarda (G.I.P.E.A.). *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*: 349-358. Dirección General de Montes, Caza, Pesca y Conservación de la Naturaleza. Consejería de Agricultura, Ganadería y Montes. León.
- Pleguezuelos, J. M. 1991. *Evolución histórica de la avifauna nidificante en el S. E. de la Península Ibérica* (1850-1985). Agencia de Medio Ambiente. Granada.
- Ponjoan, A., Bota, G. & Mañosa, S. 2004. Movimientos del Sisón Común (*Tetrax tetrax*) fuera del periodo reproductor en Cataluña. Póster del XVII Congreso Español de Ornitología. SEO/BirdLife. Madrid.
- Preston, S., Heuveline, P. & Guillot, M. 2001. *Demography: Measuring and Modeling Population Processes*, Blackwell. Oxford.
- Prevett, J. P. & MacInnes, C. D. 1980. Family and other social groups in Snow Geese. *Wildlife Monographs* 71: 1-46.
- Primack, R. B. (ed.) 1998. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Puigcerver, M. 2004. Avances en el estudio de la Codorniz Común (*Coturnix coturnix*). I Foro sobre caza sostenible de especies migradoras. Fundación Migres. [http://fundacionmigres.org/Informacion/ponencia\\_puigcerver\\_esp.pdf](http://fundacionmigres.org/Informacion/ponencia_puigcerver_esp.pdf).
- Pulido, F., Berthold, P., Van Noordwijk, A. J. 1996. Frequency of migrants and migratory activity are genetically correlated in a bird population: evolutionary implications. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 93: 14642-14647.
- Purroy, F. J. 1982. Simposio Internacional sobre conservación de avutardas en Europa Occidental. *Quercus* 7: 13-15.
- Rahmani, A. R. & Manakadan, R. 1986. Movement and flock composition of the Great Indian bustard *Ardeotis nigriceps* (Vigors) at Nanaj, Solapur District, Maharashtra, India. *Journal of Bombay Natural History Society* 83 (1): 17-31.
- Rahmani, A. R. 2002. The deteriorating status of the Indian bustard *Ardeotis nigriceps*. *Bulletin of the Oriental Bird Club* 35: 45-47.

- Rainer, R. 2004. Austrian National Report. Memorandum of Understanding on the Conservation and Management of the Middle-European Population of the Great Bustard. (*Otis tarda*). 17-18 September, Illmitz, Austria. Convention on Migratory Species: [http://www.cms.int/species/otis\\_tarda/meetings/GB\\_1/pdf/](http://www.cms.int/species/otis_tarda/meetings/GB_1/pdf/)
- Razdan, T. & Mansoori, J. 1989. A review of the bustard situation in the Islamic Republic of Iran. *Bustard Studies* 4: 135-145.
- Redondo, A. & Tortosa, F. S. 1994. Status and habitat use of a population of great bustard in southern Spain. *Avocetta* 18: 81-84.
- Regher, H. M., Smith, C. M., Arquilla, B. & Cooke, F. 2001. Post-fledging broods of migratory Harlequin Ducks accompany females to wintering areas. *Condor* 103: 408-412.
- Reynolds, J. D., & Székely, T. 1997. The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology, and sexual selection. *Behavioral Ecology* 8: 126-134.
- Richardson, W. J. 1990. Timing of bird migration in relation to weather: updated review. En: Gwinner, E. (ed.). *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology*: 78-101. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Roberts, T. J. 1991. *The birds of Pakistan*. Vol. 1 non-passeriformes. Oxford University Press. Oxford.
- Robertson, G. J. & Goudie, R. I. 1999. Harlequin Duck (*Histrionicus histrionicus*). En: A. Poole, A. & Gill, F. (eds.). *The Birds of North America* 466. The Birds of North America, Inc. Philadelphia.
- Robertson, G. J. & Cooke, F. 1999. Winter philopatry in migratory waterfowl. *Auk* 116: 20-34.
- Rodríguez-Teijeiro, J. D., Puigcerver, M., Gallego, S., Cordero, P. J. & Parkin, D. T. 2003. Pair bonding and multiple paternity in the Polygamous Common Quail (*Coturnix coturnix*). *Ethology* 109: 291-302.
- Román, J., Román, F., Ansola, L. M., Palma, C. & Ventosa, R. 1996. *Atlas de las aves nidificantes de la provincia de Burgos*. Ed. Caja de Ahorros de Burgos. Burgos.
- Rosselli, L. 1994. The annual cycle of the white-ruffed manakin *Corapipo leucorrhoa*, a tropical frugivorous altitudinal migrant, and its food plants. *Bird Conservation International* 4 (2-3): 143-160.
- Rubolini, D., Spina, F. & Saino, N. 2005. Correlates of timing of spring migration in birds: a comparative study of trans-Saharan migrants. *Biological Journal of the Linnean Society* 85 (2): 199-210.
- Ruiz, A. 1999. Una avutarda en la costa oriental de Cantabria. *Quercus* 162: 37.
- Ryabtseb, V. V. 2003. Some cases of bustard hibernation on Lake Baikal. En *The Bustards in Russia and adjacent countries* 2: 119-120. Saratov University Press. Saratov.
- Salathé, T. (ed.) 1991. *Conserving Migratory Birds*. ICBP Technical Publication 12, Cambridge.
- Salvadores, R. y Vidal, C. 1996. *III Anuario das aves de Galicia*. Ed. Grupo Erva.
- Sampietro, F. J. 1998. Avutarda euroasiática. En Diputación General de Aragón (ed.): *Aves de Aragón. Atlas de las especies nidificantes*. 155-156. Zaragoza.
- Sánchez, A., Del Arco, E., Barrutia, C., Martínez, L. C. & Bielsa, J. 1989. El censo de avutardas (*Otis tarda*) en Extremadura durante 1987-1988. *Ecología* 3: 299-304.

- Sanz-Zuasti, J., Arranz, J. A. & Molina, I. 2004. *La Red de Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA) en Castilla y León*. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente.
- Saparmuradov, J. 2003. Number and modern status of bustards in Turkmenistan. *The Bustards in Russia and adjacent countries 2*: 83-90. Saratov University Press. Saratov.
- Sardá, F., Rodríguez-Teijeiro, J. D., Puigcerver, M., Pérez, E. & Gallego, S. 2005. Common Quail (*Coturnix coturnix*) male behaviour with regard male mating group. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds. Lérida.
- Sastre, P., Ponce, C., Palacín, C., Martín, C. A. & Alonso J. C. En revisión. Disturbance to Great Bustards (*Otis tarda*) in central Spain: human activities and bird responses. *Biological Conservation*.
- Sauey, R. T. 1976. The behavior of Siberian cranes wintering in India. *Proc. Int. Crane Workshop*: 326-342.
- Saunders, H. 1871. A list of the birds of Southern Spain. *Ibis* 1871: 54-68, 205-225, 384-402.
- Savard, J. P. L. 1988. Winter, spring and summer territoriality in Barrow's Goldeneye: Characteristics and benefits. *Ornis Scandinavica* 19:119-128.
- Sazenbacher, P. M. & Haig, S. M. 2002. Residency and movement patterns of wintering dunlin in the Willamette Valley of Oregon. *Condor* 104: 271-280.
- Schaub, M., Liechti, F. & Jenni, L. 2004. Departure of migrating European robins, *Erithacus rubecula*, from a stopover site in relation to wind and rain. *Animal Behaviour*, 67: 229-237.
- Schroeder, M. A. & C. E. Braun. 1993. Partial migration in a population of greater prairie-chickens in northeastern Colorado. *Auk* 110: 21-28.
- Schroeder, M. A. & D. A. Boag. 1988. Dispersal in Spruce Grouse: is inheritance involved? *Animal Behaviour* 36: 305-307.
- Schroeder, M. A. 1985. Behavioral differences of female Spruce Grouse undertaking short and long migrations. *Condor* 87: 281-286.
- Schwarz, C. & Bairlein, F. 2004. Dispersal and migration. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 297-298.
- Scott, D.K. 1980. Functional aspects of prolonged parental care in Bewick's Swans. *Animal Behaviour* 28: 938-952.
- Senar, J. C. & Borrás, A. 2004. Sobrevivir al invierno: estrategias de las aves invernantes en la Península Ibérica. *Ardeola* 51 (1): 133-168.
- SEO/BirdLife 2001. *Programa Migres. Seguimiento de la Migración en el Estrecho. Informe 2000*. Ed. SEO/BirdLife y Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.
- Shlyakhtin, G. V., Tabachishin, V. G., Khrustov, A. V. & Zavyzlov, E. V. 2004. Ecological segregation of Bustards (Otididae) in the North of the Lower Volga Region: Evolutionary and Adaptive Aspects. *Russian Journal of Ecology* 35: 247-253.
- Silva, 2000. Por onde andam os sisoes. Instituto da Conservação da natureza. Portugal. En <http://www.naturlink.pt/canais/Artigo.asp?iArtigo=6739&iLingua=1>

- Sinclair, A. R. E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. En Swingland, I. R. & Greenwood, P. J. (eds.). *The ecology of animal movements*: 240-258. Clarendon Press. Oxford.
- Skilsky, I. V. 2000. Geat bustard in the Ukrainian Carpathians. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 1: 63-34. Saratov University Press. Saratov.
- Smith, G. T. & Moore, L. A. 1992. Patterns of movement in the western long-billed corella *Cacatua pastinator* in the south-west of Western Australia. *Emu* 92 (1):19-27.
- Soutullo, A., Urios, V., Ferrer, M., Peñarrubia, S. G. 2006. Post-fledging behaviour in Golden Eagles *Aquila chrysaetos*: onset of juvenile dispersal and progressive distancing from the nest. *Ibis* 148: 307-312.
- SPSS 1999. SPSS for Windows. SPSS Inc., Chicago.
- Streich, W. J., Litzbarski, H., Ludwig, B. & Ludwig, S. 2006. What triggers facultative winter migration of Great Bustard (*Otis tarda*) in Central Europe? *European Journal of Wildlife Research* 52: 48-53.
- Suárez, F. 2004. Aves y Agricultura en España Peninsular: Una revisión sobre el estado actual de conocimiento y una previsión sobre su futuro. En: Tellería, J. L. (ed.). *La ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. 223-265. Editorial Complutense. Univ. Complutense, Madrid.
- Suárez, F., Garza, V. & Morales, M. B. 2002. The role of extensive cereal crops, dry pasture and shrub-steppe in determining skylark *Alauda arvensis* densities in the Iberian Peninsula. *AGEE* 95: 551-557.
- Suárez, F., Herranz, J., García, E., Morales, M. B. & Malo, J. E. 2000. Estudio ornitológico de la ZEPA "Campo de Calatrava" y diagnóstico de la afección del aeropuerto de Ciudad Real sobre sus poblaciones de aves. Dpto. Interuniversitario de Ecología, UAM. Informe inédito para Aeropuerto de Ciudad Real S. A.
- Suárez F., Herranz, J. & Yanes, M. 1996. Conservación y gestión de las estepas en la España Peninsular. En: Fernández, J. & Sanz-Zuasti, J. (eds.). *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*: 27-41. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Suárez, F., Naveso, M. A. & De Juana, E. 1997. Farming in the drylands of Spain: birds of the pseudosteppes. En Pain, D. J. & Pienkowsky, M. W. (eds.): *Farming and birds in Europe*. 297-300. Academic Press. London.
- Suárez-Seoane, S., García De La Morena, E., Morales, M., Osborne, P. E. & De Juana, E. 2004. Breeding vs. wintering habitat by Little Bustard (*Tetrax tetrax*). A regional approach. Póster en International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds. Lérida.
- Suárez-Seoane, S., Osborne, P. E. & Alonso, J. C. 2002. Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: Identifying species-habitat responses using generalized additive models. *Journal of Applied Ecology* 39: 755-771.
- Sutherland, W. J. 1998. Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *Journal of Avian Biology* 29: 441-446.
- Tapia, L., Domínguez, J. & Rodríguez, L. 2004. Modelling habitat use and distribution of Hen Harriers (*Circus cyaneus*) and Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) in a mountainous area in Galicia, Northwestern Spain. *Journal of Raptor Research* 38 (2): 133-140.
- Tareh, H. A., 2000. The status of Great Bustard *Otis tarda* in Iran. *Sangrouse* 22: 55-60.

- Taurek, C., Combreau, O., Lawrence, M. & Launay, F. 2004. Migration patterns of four Asian Houbara *Chlamydotis macqueenii* wintering in the Cholistan Desert, Punjab, Pakistan *Bird Conservation International* 14: 1-10.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Hiraldo, F. & Donazar, J. A. 1998. Conflicts between Lesser Kestrel Conservation and European Agricultural Policies as Identified by Habitat Use Analyses. *Conservation Biology* 12 (3): 593 – 604.
- Tellería, J. L. 1981. *Aves migradoras ibéricas. La migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar (época posnupcial)*. Cátedra de Zoología de vertebrados. Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid.
- Tellería, J. L. 2002. Objetivos y métodos del seguimiento de poblaciones de aves. En: Sánchez, A. (ed.). *Actas de las XV Jornadas Ornitológicas Española*: 23-32. SEO/BirdLife, Madrid.
- Tellería, J. L. 2004. Migración de aves en el Paleártico Occidental: aspectos ecológicos y evolutivos. En: Tellería, J. L. (ed.). *La ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis*. 109-125. Editorial Complutense. Univ. Complutense, Madrid.
- Tellería, J. L., Pérez-Tris, J. & Carbonell, R. 2001. Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola* 48: 27-46.
- Terrill, S. B. 1990a. Evolutionary Aspects of Orientation and Migration in Birds. *Experientia*, 46: 395-404.
- Terrill, S. B. 1990b. Food availability, migratory behavior, and population dynamics of terrestrial birds during the nonreproductive season. *Studies in Avian Biology* 13: 438-443.
- Terrill, S. B. & Able, K. P. 1988. Bird Migration Terminology. *Auk* 105: 205-206.
- Thevenot, M., Vernon, R., Bergier, P. 2003. *The birds of Morocco*. BOU Checklist N° 20.
- Tieleman, B. I. 2005. Physiological, behavioral, and life history adaptations of larks along an aridity gradient: a review. En Bota, G., Morales, M. B., Mañosa, S. & Camprodon, J. (eds.). *Ecology and Conservation of steppe-land birds*: 49-67. Lynx Edicions. Barcelona.
- Tourenq, C., Combreau, O., Lawrence, M., Ageyev, V. S. & Launay, F. 2004. Migration patterns of Asian Houbara *Chlamydotis (undulata) macqueenii* wintering in the Cholistan Desert, Punjab Province of Pakistan. *Bird Conservation International* 14: 1-10.
- Tourenq, C., Combreau, O., Lawrence, M., Pole, S. B., Spalton, A., Xinji, G., Al Baidani, M. & Launay, F. 2005. Alarming houbara bustard population trends in Asia. *Biological Conservation* 121: 1-8.
- Tourenq, C., Combreau, O., Pole, S. B., Lawrence, M., Ageyev, V. S., Karpov, A. A., & Launay, F. 2004b. Monitoring trends in houbara bustard population in five geomorphological regions of Kazakhstan reveals dramatic declines. *Oryx* 38: 62–67.
- Trigo de Yarto, E. 1971. La Avutarda en España. XVIII Triennial General Meeting of the International Council for Hunting. Informe Inédito. Federación Española de Caza, Madrid.
- Tseveenmyadag, N. 2002. Great Bustard (*Otis tarda dybowskii* L.) in Mongolia. Ornithological laboratory, Institute of Biology, MAS: <http://www.grosstrappe.de/>

- Turner, D. A. & Goriup, P. D. 1989. The status of Denham's Bustard in Kenya. *Bustard Studies* 4: 170-173.
- Túzokvédelmi Program 2006. Több mint 1300 tűzok van Magyarországon. <http://www.tuzok.hu/index.php?p=news&nyelv=hun&id=2>
- Urban, E.K., Fry, C. H. & Keith, S. 1986. *The birds of Africa* Vol. II. Academic Press London.
- Valverde, J. A. 1958. Aves estepáricas de la Península Ibérica. *Instituto de Biología Aplicada* 27: 41-48.
- Valverde, J. A. 1960. *Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir*. Archivos del Instituto de aclimatación, Vol. IX.
- Ventanas, A. 2000. *Anuario de Extremadura*, 1998. Ed. Adenex.
- Viada, C., 1998. *Áreas importantes para las aves en España*. Monografía 5. SEO-BirdLife. Madrid.
- Vieiro, A. 2005. Avutarda Común. *Noticario Ornitológico* 2005. Sociedade Galega de Historia Natural.
- Villarino, A., González, S. & Bárcena, F. 2002. *Vertebrados da Limia I - Aves: Gaviformes a Piciformes*. Ed. Limaia produccions. La Coruña.
- Vinuesa, J. (ed.) 1994. *Demografía. Análisis y proyecciones*. Editorial Síntesis. Madrid.
- Walsberg, G. E. 1983. Avian ecological energetics. En Farner, D. S. & King, J. R. (eds.). *Avian biology*: 161-220. Academic Press. New York.
- Walsberg, G. E. 1985. Physiological consequences of microhabitat selection. En Cody, M. L. (ed.). *Habitat selection in birds*: 389-413. Academic Press. New York.
- Warnock, S. E. & Takekawa, J. 1996. Wintering site fidelity and movement patterns of Western Sandpipers *Calidris mauri* in the San Francisco Bay estuary. *Ibis* 138: 160-167.
- Warren, S. M., Fox, A. D., Walsh, A. & O'Sullivan, P. 1993. Extended parent-offspring relationships in Greenland Whitefronted Geese (*Anser albifrons flavirostris*). *Auk* 110: 145-148.
- Waters, E. & Waters, D. 2005. The former status of Great Bustard in Britain. *British Birds* 98: 295-305.
- Watzke, H., Litzbarski, H., Oparina, O. S. & Oparin, M. L. 2001. The migration of Great Bustards *Otis tarda* from the Saratov region (Russia): First results of a satellite tracking study. *Vogelwelt* 122: 89-94.
- White, G. C. & Garrot, R. A. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press, Inc. San Diego.
- Wilson, H. J., Norriss, D. W., Walsh, A., Fox, A. D. & Stroud, D. A. 1991. Winter site fidelity in Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris*, implications for conservation and management. *Ardea* 79 (2): 287-294.
- Winkler, D. W. 2005. How do migration and dispersal interact? En R. Greenberg & P. Marra (eds.). *Birds of Two Worlds: The ecology and evolution of migratory birds*: 401-413. Johns Hopkins University Press.
- Wolf, B. O. & Walsberg, G. E. 1996. Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77: 2228-2236.

- Wolff, A., Paul, J. P., Martin, J. L. & Bretagnolle, V. 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *Journal of Applied Ecology* 38: 963-975.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey.
- Zavialov, E. V., Tabachishin, V. G., & Khrustov, A. V. 2003. Modern conception of the Great Bustard (*Otis tarda*) migrations from Saratov region territory. *The Bustards in Russia and adjacent countries* 2: 37-47. Saratov University Press. Saratov.
- Zúñiga, J. M., Zamora, R. & Hernández, M. L. 1987. Dinámica temporal de las comunidades de aves de dos medios semiáridos: la estepa cerealista y la sabana de *Quercus rotundifolia* de la depresión de Guadix (SE de España). En: Grupo Ibérico para el Estudio de la Avutarda (G.I.P.E.A.). *I Congreso internacional de aves esteparias*: 369-377. Dirección General de Montes, Caza, Pesca y Conservación de la Naturaleza. Consejería de Agricultura, Ganadería y Montes. León.