



## **Simulación demográfica y espacial de una población de Aguilucho Cenizo (*Circus pygargus*)**

Lic. Gonzalo D. Cortés

# **Simulación demográfica y espacial de una población de Aguilucho Cenizo (*Circus pygargus*)**

Lic. Gonzalo D. Cortés

Área de Biodiversidad y Conservación, Museo Nacional de Historia Natural, Dirección de Ciencia y Tecnología, Ministerio de Educación y Cultura, Uruguay.

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Ministerio de Educación y Cultura, Uruguay.

Orientadores:

Dr. Vicente Urios

Grupo de Investigación Zoología de Vertebrados, Instituto Universitario de Investigación CIBIO, Universidad de Alicante, España.

Dr. Alvaro Soutullo

Área de Biodiversidad y Conservación, Museo Nacional de Historia Natural, Uruguay.

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Ministerio de Educación y Cultura, Uruguay.

Dr. Hugo Fort

Grupo de Sistemas Complejos, Instituto de Física, Facultad de Ciencias, UdelaR, Uruguay.

## Resumen

Comprender qué factores determinan la emergencia de la colonialidad continúa siendo un desafío central de la biología evolutiva y la ecología del comportamiento. En general, resulta clave comprender qué factores influyen las decisiones individuales responsables de la selección de un sitio para establecerse. En particular, es necesario determinar cómo la calidad de un sitio, tanto en función de sus características ambientales como de la presencia de coespecíficos, influye este proceso. En especies coloniales, se ha propuesto que las fuerzas relativas de la competencia intraespecífica (efecto buffer) y los efectos positivos de la presencia de coespecíficos (efecto Allee) generan una relación en forma de campana entre la productividad y el número de individuos presentes en una colonia, y que esa relación determina el patrón de ocupación de sitios de reproducción en poblaciones en crecimiento. Para evaluar esto, se desarrolló un modelo basado en individuos utilizando datos empíricos existentes para una población en crecimiento de una especie semi-colonial, el Aguilucho Cenizo (*Circus pygargus*), que habita en la Provincia de Castellón, España. Este abordaje permite determinar las consecuencias a nivel demográfico y espacial de las decisiones individuales durante el proceso de selección de sitio. En términos generales, a partir de las reglas de decisión individuales propuestas, el modelo generó patrones demográficos y espaciales congruentes con los observados en la naturaleza. Los dos parámetros poblacionales analizados para explicar el crecimiento poblacional observado en la población de estudio, la productividad *per cápita* de las parejas y la proporción de la población adulta que se reproduce, variaron a lo largo del tiempo de forma consistente con la existencia de un efecto Allee y un efecto buffer operando sobre la población. El modelo desarrollado en esta tesis evidenció la importancia de considerar las decisiones comportamentales individuales a la hora de analizar patrones ecológicos poblacionales.

## Abstract

Understanding what the main determinants of the emergence of coloniality are remains a central goal for evolutionary biology and behavioural ecology. In general, it is key to understand which are the factors influencing the individual decisions behind site selection processes. In particular, it is important to determine how the quality of a site influences this process, both in terms of its environmental attributes and the presence of conspecifics. In colonial species, it has been proposed that the relative strengths of intraspecific competition (buffer effect) and the positive effects of the presence of conspecifics (Allee effect) determine a hump-shaped relationship between productivity and the number of individuals settled in a colony, and that this relationship determines the reproductive site occupation pattern in growing populations. To evaluate this, an individual based model (IBM) was developed, based on empirical data from a growing population of a colonial raptor species, the Montagu's Harrier (*Circus pygargus*), breeding in Castellon Province (Spain). The IBM approach allows determining the consequences of individual decisions during the breeding site selection stage at the demographic and spatial levels. Overall, from the decisions proposed at the individual level, the model outputs showed emergent patterns at the spatial and demographic levels that were similar to those observed in the real population. In addition, both parameters considered to explain the population growth observed in the studied population, the *per capita* productivity and the proportion of paired adults in the population, varied throughout time according to the existence of both Allee and buffer effects operating in the population. The model developed in this thesis demonstrated the importance of considering individual behavioral decisions when analyzing population patterns in ecology.

## **Agradecimientos**

Quisiera agradecer a:

Mis orientadores, Alvaro, Vicente y Hugo por acompañarme a lo largo de todo el proceso de elaboración de esta tesis y por todos sus aportes.

Los miembros del tribunal, Bettina Tassino, Matías Arim y Fernando Costa por sus comentarios, aportes y preguntas que sin duda mejoraron la tesis y me permitieron ver el problema desde distintos ángulos, enriqueciendo mi entendimiento del sistema.

Rubén Limiñana, quien contribuyó permanentemente con el desarrollo de la tesis brindándome información, comentarios y apoyo desde el primer día en que comencé con la tesis.

Enrico Di Minin por sus aportes y su apoyo.

Mariana Nin, Ángel Segura, Fabrizio Scarabino y Sebastian Serra por su apoyo y sus comentarios sobre la presentación, los cuales ayudaron a mejorar la defensa.

Todos mis compañeros del Área de Biodiversidad y Conservación, del MNHN y del Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución.

Mi familia, a mi madre Alicia y a mi padre Miguel por siempre apoyarme y motivarme para ser mejor persona, a mis suegros: Iris y Chacho, a mis cuñados: Gabi y Jano, a mis tíos: Isabel, Ethel y Cholo y Cristina y a los tatas: Cucana y Juan, por su permanente apoyo.

Todos mis amigos por siempre apoyarme y hacerme olvidar de la tesis cuando era necesario.

Verónica Etchebarne, mi compañera de vida, por su permanente apoyo y entusiasmo, por sus comentarios y sugerencias, que tanto me ayudaron a lo largo de todo el proceso de elaboración de la tesis y sobre todo por siempre creer en mí.

Todos aquellos que de alguna manera contribuyeron con esta tesis.

Para elaborar esta tesis conté con el apoyo de una beca de Maestría del Sistema Nacional de Becas de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación de Uruguay (POSNAC 2011 POS-2011-1-3383).

# Índice

|  |    |
|--|----|
| Introducción y antecedentes .....  | 1  |
| Hipótesis y Objetivos .....  | 5  |
| Metodología .....  | 6  |
| Área y población de estudio .....  | 6  |
| El modelo .....  | 7  |
| Parametrización.....   | 9  |
| Calibración de parámetros.....   | 11 |
| Validación .....   | 13 |
| Análisis de sensibilidad.....  | 14 |
| Evaluación de la dinámica de los potenciales mecanismos responsables de generar los patrones demográficos y espaciales ..... | 14 |
| Resultados .....   | 15 |
| Parametrización.....   | 15 |
| Calibración de parámetros.....   | 18 |
| Validación .....   | 18 |
| Análisis de sensibilidad.....  | 20 |
| Evaluación de la dinámica de los potenciales mecanismos responsables de generar los patrones demográficos y espaciales ..... | 21 |
| Discusión.....   | 26 |
| Conclusiones .....   | 31 |
| Bibliografía .....   | 32 |

## **Introducción y antecedentes**

Comprender la evolución de la vida en colonias continúa siendo un desafío sumamente relevante para la biología evolutiva y la ecología comportamental (Danchin & Wagner 1997, Sachs *et al.* 2007, Brown *et al.* 2013, Mariette & Griffith 2013, Pyk *et al.* 2013). A pesar de que se han propuesto diversos mecanismos para explicar la emergencia de este fenómeno, aún no existe una teoría unificada que explique satisfactoriamente la emergencia de la colonialidad (e.g. Danchin & Wagner 1997, Rolland *et al.* 1998, Wagner *et al.* 2000, Sachs *et al.* 2007, Danchin *et al.* 2008).

La calidad de los sitios disponibles en términos de condiciones ambientales y de disponibilidad y acceso a recursos, incluyendo hábitats de forrajeo y reproducción, así como de presencia de depredadores y coespecíficos, representan factores determinantes de los patrones de agregación y ocupación del territorio por parte de las poblaciones (Newton 1998, Stephens & Sutherland 1999). A su vez, estos patrones son consecuencia de las estrategias de exploración del territorio por parte de los individuos, las cuales están determinadas por sus capacidades de movimiento, su percepción y sus preferencias (Vuilleumier & Perrin 2006). Las decisiones comportamentales que determinan estas preferencias están asociadas a la calidad de los parches de hábitat disponibles (Rosenzweig 1991, Sutherland 1996, Stephens & Sutherland 1999, Soutullo *et al.* 2006).

Tradicionalmente los estudios de los determinantes de la selección de hábitat (y sitios de establecimiento) se han basado en comprender las características estructurales de los parches que determinan su calidad (Clark & Shutler 1999, Jones 2001, Johnson 2007, Kasaara *et al.* 2013). Sin embargo, se ha demostrado que la presencia de coespecíficos también juega un rol importante en la dinámica de ocupación del territorio (Muller *et al.* 1997, Newton 1998, Stephens & Sutherland 1999, Schuck-Paim & Alonso 2001, Danchin *et al.* 2001, Sergio & Penteriani 2005, Soutullo *et al.* 2006, Scott & Lee 2013). Los efectos de la presencia de coespecíficos en las decisiones individuales resultan esencialmente de la interacción de dos grandes fuerzas contrapuestas: la competencia intraespecífica en ambientes heterogéneos, que da origen a una disminución en la adecuación biológica de los individuos a medida que la densidad aumenta (Brown 1969, Ferrer & Donazar 1996, Gill *et al.* 2001, Ferrer *et al.* 2006, Ferrer *et al.* 2008, Krüger *et al.* 2012) y los efectos positivos de la presencia de coespecíficos incrementando la

adecuación biológica individual (Allee *et al.* 1949, Stephens & Sutherland 1999, Courchamp *et al.* 1999, 2008). Uno de los mecanismos más analizados para dar cuenta del efecto negativo de la presencia de coespecíficos en la adecuación biológica de los individuos es el llamado “efecto buffer” (Brown 1969, Gill *et al.* 2001). Este ocurre como consecuencia de una ocupación secuencial de sitios según su calidad. De esta forma, los primeros sitios en ser ocupados son los de mejor calidad, y a medida que aumenta el número de coespecíficos el resto de los individuos de la población se establecen secuencialmente en áreas más pobres (Gill *et al.* 2001, Gunnarsson *et al.* 2005a, b, Newton 2008). Sin embargo, un aumento en el tamaño de la colonia también puede determinar ventajas para los individuos que la conforman (Stephens & Sutherland 1999). Este tipo de relaciones positivas entre la densidad de individuos coespecíficos y la adecuación biológica individual se conocen como “efecto Allee” (Allee *et al.* 1949, Courchamp *et al.* 1999, 2008). El aumento en la adecuación biológica en el marco del efecto Allee pueden darse, por ejemplo, a través de la detección temprana de depredadores o al favorecer la transmisión de información sobre áreas de forrajeo (Côté & Gross 1993, Stephens & Sutherland 1999, Arroyo *et al.* 2001, Serrano *et al.* 2005, Soutullo *et al.* 2006, Courchamp *et al.* 2008). El balance de esas dos fuerzas representa uno de los principales determinantes de las dinámicas espaciotemporales de especies coloniales y semicolonias.

Soutullo *et al.* (2006) han propuesto que en especies coloniales o semi-coloniales la interacción entre los procesos que determinan la existencia del efecto buffer y el efecto Allee genera una relación en forma de campana entre la productividad y el número de individuos presentes en una colonia, y que esa relación determina el patrón de ocupación de sitios de reproducción. En particular, han propuesto que en el contexto de una población en crecimiento, el grado en el que un sitio reproductivo será seleccionado para el establecimiento de una pareja varía tanto en función del número de coespecíficos establecidos, como de la calidad relativa del parche. En dicho escenario, para cada tipo de parche, existiría un rango de densidades óptimas de individuos, lo que determina que los individuos que se encuentran buscando un sitio para reproducirse preferirán asentarse en aquellos parches en los que la densidad sea más cercana a ese rango óptimo (Soutullo *et al.* 2006). De esta forma, los individuos elegirán asentarse en parches con una densidad intermedia de parejas (densidad óptima), dado que la presencia de coespecíficos implica una mejora en la productividad en relación con la que

experimentan las parejas que se reproducen en solitario. Luego de superado este rango, a medida que la densidad de un parche continúa aumentando, la productividad comienza a disminuir debido a los efectos crecientes de la competencia (densodependencia clásica). Sin embargo, debido a que el efecto Allee aún permanece operando en este escenario subóptimo, se espera que la productividad de las parejas continúe siendo mayor a la que exhibirían nidificando en solitario. Finalmente, a medida que el parche se satura por la densidad de coespecíficos, la productividad disminuye al punto de que las parejas experimentan una mayor productividad si se establecen solas que si se establecen en un parche saturado (Soutullo *et al.* 2006). En esta tesis, a partir de los enunciados de esta hipótesis, se desarrolló un modelo basado en individuos (IBM por sus siglas en inglés, Individual Based Model), utilizando como modelo biológico a la misma especie utilizada por Soutullo *et al.* (2006).

El estudio del comportamiento de los organismos y en particular, de las consecuencias de las decisiones individuales en la adecuación biológica, se ha convertido en un área central para el desarrollo de la ecología (Grimm & Railsback 2005, Hawkes 2009, Dall *et al.* 2012). En este sentido, los abordajes centrados en el desarrollo de IBM permiten evaluar los efectos que tienen las diferencias en el comportamiento individual sobre la dinámica de niveles de organización superior, incluyendo poblaciones y ecosistemas (Grimm 1999, De Angelis & Mooij 2005, Grimm & Railsback 2005, Latombe *et al.* 2011, Railsback & Grimm 2012). Los IBM constituyen entonces una aproximación a la simulación de poblaciones y ecosistemas que permite considerar explícitamente las características y el comportamiento de los individuos, de forma que los atributos de los niveles de organización superior resultan ser propiedades emergentes de la interacción entre organismos, y entre éstos y su ambiente (Grimm & Railsback 2005). Una ventaja de esta aproximación es que permite explorar potenciales mecanismos responsables de generar los patrones que se observan en la naturaleza (Railsback & Grimm 2012). A su vez permite analizar las consecuencias de la modificación de factores potencialmente influyentes a partir de experimentos virtuales (Peck 2004, Grimm & Railsback 2005). En estos modelos, el ambiente puede ser heterogéneo, dinámico y espacialmente explícito (Berec 2002, McLane *et al.* 2011). Para modelar la forma en la que los individuos toman decisiones, los IBM utilizan herramientas de análisis de toma de decisiones, incluyendo teoría de juegos, optimización y análisis de riesgo (Grimm & Railsback 2005). A su vez, estos modelos se desarrollan y validan mediante la estrategia

de modelación orientada por patrones, que implica la utilización de patrones empíricos para comparar los resultados de los modelos con observaciones provenientes de campo (Grimm *et al.* 1996, Grimm & Railsback 2005, Grimm *et al.* 2005, Grimm & Railsback 2012, Railsback & Grimm 2012). De esta forma, los IBM constituyen un nexo muy valioso que permite vincular los abordajes teóricos con los empíricos al estudio de la ecología y el comportamiento animal, resultando una herramienta central para el desarrollo de la ecología del comportamiento (Dugatkin 2001).

Para desarrollar y validar el IBM que incorpore los elementos centrales de la hipótesis de Soutullo *et al.* (2006) se utilizó al Aguilucho Cenizo (*Circus pygargus*) como modelo biológico. Esta es un ave rapaz de tamaño medio, migratoria, que habita en la región Paleártica (Del Hoyo *et al.* 1994, Simmons 2000, Arroyo *et al.* 2004, Limiñana 2008, Limiñana *et al.* 2012b). Su área de distribución abarca desde la Península Ibérica hasta las estepas asiáticas rusas (Clarke 1996, Arroyo *et al.* 2004). Las poblaciones que nidifican en Europa arriban del África sub-Sahariana a comienzos de abril (Limiñana *et al.* 2007, Limiñana *et al.* 2012a). La nidificación se realiza en el suelo y el tamaño de puesta varía típicamente entre 1 y 6 huevos, siendo la media 3 huevos por pareja (Arroyo *et al.* 2004). Si bien el Aguilucho Cenizo es una especie semi-colonial (Clarke 1996, Simmons 2000, Arroyo *et al.* 2004), se han observado agresiones coespecíficas que aumentan su frecuencia a medida que aumenta el tamaño de la colonia (Arroyo 1995, Arroyo *et al.* 2001). También se han observado parejas nidificando en solitario, lo que implica la existencia de parejas nidificando en diversas condiciones dentro de una misma población. Por lo tanto, esta especie resulta un modelo biológico adecuado tanto para evaluar el rol de la presencia de coespecíficos en las decisiones individuales involucradas en la selección de sitio, como las consecuencias demográficas de estas decisiones.

El propósito de esta tesis es evaluar la capacidad de mecanismos comportamentales a nivel individual de generar patrones emergentes a nivel demográfico y espacial. Para esto se desarrolló un IBM a partir de datos empíricos de una población de Aguilucho Cenizo. La tesis se organiza en dos partes: 1- validación del modelo contrastando los resultados obtenidos a partir de las simulaciones del modelo, con patrones observados entre el año 1992 y 2011 para una población de la especie que habita en la Provincia de Castellón (España); 2- evaluación de la dinámica de los mecanismos que determinan la emergencia de los patrones demográficos y espaciales. Adicionalmente, se explora

utilizando el IBM, el efecto del área que un individuo es capaz de percibir en el momento de la selección de un sitio reproductivo sobre el tamaño poblacional.

## **Hipótesis y Objetivos**

En poblaciones de especies coloniales o semicolonias las fuerzas relativas del efecto buffer y el efecto Allee determinan la existencia de un rango intermedio de valores de densidad de parejas en sitios de nidificación que maximiza la fecundidad de los individuos. Como consecuencia, a medida que el tamaño de una población aumenta, en cada sitio de nidificación la fecundidad aumenta inicialmente con el número de coespecíficos establecidos y luego disminuye a partir de un valor umbral. Este proceso explica la expansión demográfica y espacial de la población de Aguiluchos Cenizos de la Provincia de Castellón, que resulta de procesos de selección de sitios de nidificación mediados por preferencias individuales en términos de tipos de hábitat y densidad de coespecíficos.

### Predicciones

Se propone que a partir de un modelo de simulación en el que los individuos seleccionen los sitios de reproducción en función del tipo de hábitat y de la presencia de coespecíficos, es posible generar patrones emergentes de crecimiento demográfico y expansión espacial similares a los observados en la población de estudio.

Específicamente, se espera observar:

- Un número de parejas establecidas similar al observado en la naturaleza en el período 1992 - 2011.
- Un patrón espacial de distribución de sitios de nidificación ocupados por parejas reproductoras similar al observado en la naturaleza.
- Un aumento en 1) la fecundidad media de la población y 2) la proporción de individuos adultos emparejados durante los primeros años de crecimiento poblacional, seguido luego por una declinación en estos parámetros a medida que los sitios de nidificación ocupados empiezan a saturarse.

- Una secuencia en la dominancia en la proporción de parejas nidificando en las distintas categorías de calidad de parche, de manera que: primero está dominada por parejas nidificando en condiciones óptimas y solas, y a medida que aumenta el tamaño poblacional pasa a estar dominada por parejas nidificado en condiciones saturadas y subóptimas. Esto determina una disminución en la productividad media de la población.

### Objetivo general

- Poner a prueba la hipótesis de que en poblaciones de especies coloniales o semicoloniales las fuerzas relativas del efecto buffer y el efecto Allee determinan la dinámica espaciotemporal de las poblaciones, utilizando como caso de estudio la población de Aguilucho Cenizo de la Provincia de Castellón, España.

### Objetivos particulares

- Desarrollar y parametrizar un modelo de simulación que reproduzca los principales aspectos del proceso de selección de sitios de reproducción.
- Validar el modelo a partir de patrones demográficos y espaciales observados en la naturaleza.
- Evaluar la dinámica de los potenciales mecanismos responsables de generar los patrones demográficos y espaciales (productividad, proporción de individuos adultos emparejados y proporción de parejas nidificando en las diferentes categorías de calidad de parche).
- Explorar el efecto del área de percepción los individuos en el número de parejas que puede sostener el territorio.

## **Metodología**

### Área y población de estudio

Los datos de Aguilucho Cenizo utilizados para elaborar, parametrizar y validar el modelo provienen mayoritariamente de una población que habita en la Provincia de

Castellón, Comunidad Valenciana, España. Esta provincia presenta un área aproximada de 6943 km<sup>2</sup> caracterizada por vegetación esclerófila principalmente compuesta por una especie de roble, la Coscoja (*Quercus coccifera*), Aliaga (*Ulex parviflorus*) y Romero (*Rosmarinus officinalis*), alternando con mosaicos de cultivos de secano tales como viñas, olivos y cereales (Limiñana *et al.* 2006b, Soutullo *et al.* 2006). Esta población de Aguilucho Cenizo es monitoreada desde el año 1981 y se han tomado datos de su biología reproductiva desde el año 1992 principalmente por parte de la Consellería de Territorio y Vivienda de la Generalitat Valenciana y por el Grupo de Investigación Zoología de Vertebrados de la Universidad de Alicante. Desde el punto de vista demográfico se ha observado que el tamaño poblacional ha aumentado exponencialmente a partir de tres parejas inicialmente registradas hasta aproximadamente 174 parejas en el año 2011 (Limiñana *et al.* 2006a, Soutullo *et al.* 2006, Limiñana *et al.* 2011). En cuanto a los patrones de ocupación del territorio, se observó un aumento en el área ocupada por la población y una ocupación secuencial de diversas zonas por parte de las parejas que nidifican en Castellón (Bort-Cubero 2004, Soutullo *et al.* 2006).

### El modelo

Para la elaboración del modelo se siguió el protocolo estándar propuesto para el diseño y descripción de IBM: Perspectiva General, Diseño y Detalles, "ODD" (por sus siglas en inglés, Overview, Design and Details) (Grimm *et al.* 2006, 2010). Este protocolo promueve una formulación rigurosa de los modelos, cubriendo virtualmente todos los elementos clave necesarios para elaborar y describir adecuadamente un IBM. El modelo fue programado utilizando el software NetLogo 5.0.2 (Wilenski 1999).

El modelo simula aspectos del ciclo de vida del Aguilucho Cenizo a escala anual durante un periodo de tiempo establecido. Los procesos biológicos considerados son: la selección de sitio para nidificar y la selección de pareja, la reproducción, las fechas de migración y las mortalidades. Las entidades que caracterizan el modelo son los aguiluchos y las celdas que representan el ambiente espacialmente explícito (de aquí en adelante se utilizarán indistintamente tanto parche como su sinónimo, celda). Tanto los aguiluchos como las celdas de ambiente están caracterizados por *variables de estado* que, en función de sus valores, distinguen a una entidad dada de otras de su misma categoría. Estas variables son fundamentales para desarrollar los procesos que

caracterizan el modelo (ver protocolo ODD en Apéndice I). A continuación se resumen los principales hitos del modelo.

El modelo comienza cuando los aguiluchos se encuentran aún en sus áreas de invernada. Cuando la fecha del modelo coincide con la fecha de llegada sorteada por cada individuo adulto para ese año, este individuo llega a una celda del área de estudio, la cual está definida por la fidelidad al área de nidificación de la especie. Al llegar comienza el proceso de selección de sitio y de pareja en el cual los individuos buscan satisfacer sus preferencias en términos de la cobertura de arbustos y la densidad de coespecíficos de un parche (Apéndice I). Básicamente tanto los machos como las hembras presentan reglas de decisión para establecerse y/o formar pareja según una jerarquía de preferencias de calidad de parches percibidos dentro de sus áreas de búsqueda. Mientras los machos buscan un parche para establecerse, las hembras buscan machos ya establecidos para formar pareja. De esta manera, en términos generales, los individuos van a preferir asentarse en un parche en condiciones óptimas, luego subóptimas, luego en un parche vacío y por último en un parche saturado. Los individuos que no satisfacen sus requerimientos (e.g. que no encuentran un parche dentro del área que los aguiluchos pueden censar al cabo de un día que cumpla con alguna de las preferencias indicadas) al día siguiente se mueven a un parche al azar dentro a una distancia igual al radio del área que pueden censar en un día y vuelven a buscar. Esta búsqueda ocurre hasta que el macho se establece en un parche y la hembra forma pareja (deja de buscar cuando encuentra un macho establecido), o hasta que llega la fecha límite de búsqueda, a partir de la cual todos los individuos que no hayan formado pareja pasan a premigrar (prepararse para la migración) y no se reproducen ese año. Los parches registran cuántos individuos y parejas están establecidos en ellos y en función de esto y su porcentaje de arbustos, se determina la calidad como sitio de reproducción en ese momento dado (óptimo, subóptimo, solo o saturado). Las hembras que formaron pareja sortean su productividad de una distribución observada en función de la categoría del parche en que se establecieron. Los juveniles abandonan el nido tras haber transcurrido un tiempo fijo después de la formación de pareja y no ingresan a la población hasta no haber cumplido 2 años de vida. Al llegar la fecha de comienzo de la migración hacia las áreas de invernada todos los individuos abandonan el área de cría. Finalmente, una vez al año se ejecuta la mortalidad correspondiente a adultos y juveniles de forma sincrónica. Luego el ciclo comienza nuevamente hasta llegar al

límite temporal (en años) establecido para la simulación (20 años para la validación del modelo, 50 para la evaluación de las demás predicciones).

### Parametrización

Para parametrizar el modelo se utilizaron preferentemente datos existentes para el área y la población de estudio (e.g. cobertura de arbustos de las celdas, localización de nidos y productividad de los aguiluchos) tomados en el período comprendido entre 1992 y 2011. Esta información se complementó con datos provenientes de otras poblaciones de la especie a partir de una revisión bibliográfica y consultas a expertos en la especie y el sistema. Por último, se seleccionaron aquellos parámetros que presentaron mayor incertidumbre en su estimación empírica y que se evaluó podrían ser más influyentes en el comportamiento del modelo (e.g. mortalidad de adultos, área de búsqueda) y se procedió a realizar una calibración de los mismos. Para esto se realizaron simulaciones en las que estos parámetros tomaron distintos valores dentro de un rango de valores plausibles (de acuerdo a la biología de la especie y algunas estimas proporcionadas en estudios previos). Luego, se determinó el conjunto de valores de estos parámetros que mejor reprodujeron algunos patrones reales de interés observados (tamaño poblacional final, área ocupada por la población) (Railsback & Grimm 2012).

### *Categorización de parches*

El porcentaje de arbustos para cada celda fue estimado mediante el uso de Sistemas de Información Geográfica a partir del mapa de vegetación Corine Land Cover para España (CLC 2000). Se definieron tres grandes categorías de cobertura de arbustos para determinar las preferencias de los aguiluchos por los parches en la Provincia de Castellón (Limiñana *et al.* 2011). Estas categorías son: (1) entre 1 y 39 %, (2) entre 40 y 70 %, y (3) entre 71 y 100 % de cobertura de arbustos (modificadas de Limiñana *et al.* 2011). Las preferencias individuales de los aguiluchos machos por diferentes categorías de cobertura de arbustos fueron parametrizadas en base a datos de proporción de parches en cada categoría de cobertura ocupado por aguiluchos en la población de Castellón en el periodo 2005 al 2007 (Limiñana *et al.* 2011).

Para cada categoría de cobertura de arbustos se estimaron, a partir de datos de la población de estudio en el período 2005-2007, rangos de densidad de coespecíficos establecidos donde la productividad fue mayor (óptimos) y rangos donde ésta fue menor

(subóptimos). Para esto, a partir de datos no publicados de productividad y localización de nidos, se tabuló el número de parejas observadas en parches de 1 km<sup>2</sup> correspondientes a cada categoría de cobertura de arbustos y la productividad media asociada a cada combinación de vecinos-arbustos. Cada parche ocupado por más de una pareja se consideró una colonia reproductiva. Se asignó la categoría de parejas solas a los parches en los que se registró una única pareja en un parche. El rango de densidad de parejas óptimo para cada categoría de arbusto se definió en función del valor máximo de productividad observado, de manera que el rango de densidad estuviera acotado entre densidades mayores a una pareja nidificando en solitario (categoría de parejas solas) y el número de parejas en que la productividad media fue máxima. A partir del valor máximo de productividad, ésta comenzó a disminuir conforme aumentó la densidad por lo cual, el rango de densidades subóptimas incluyó aquellas densidades acotadas entre la densidad en que se observó la máxima productividad media (óptimo, no incluido) y el máximo número de parejas establecidas observadas. Por último, se consideraron saturados los parches que tuvieran una densidad mayor a las densidades observadas en la población de estudio, ya que siguiendo a Soutullo *et al.* (2006) se asumió que dada la amplia disponibilidad de hábitat apropiado para la reproducción en el área de estudio actualmente, no es esperable que ninguno de los parches relevados haya alcanzado un nivel de saturación.

### *Productividad*

La productividad de las parejas se estimó como el número de juveniles producidos por una pareja a partir de datos obtenidos en el período 2005-2007 para la población de estudio (datos no publicados). Las probabilidades de que cada pareja tenga entre 0 y 5 juveniles (rango observado) que abandonen el nido se estimó a partir de la distribución de frecuencia observada de los distintos números de juveniles para cada combinación de porcentaje de arbustos y densidad de coespecíficos en el parche. Para parches en condiciones saturadas, se consideró el peor escenario de productividad observada para cada categoría.

### *Número máximo de machos que pueden establecerse en un área determinada*

Para dar cuenta de limitantes al crecimiento poblacional por factores no considerados en este modelo (e.g. disponibilidad de alimento) se definió un número máximo de machos

que pueden establecerse en una misma área, considerando ésta como un sector de territorio más amplio que un parche o sitio reproductivo. La extensión de esta área se definió como un círculo de 6 km de radio ya que esta es el área utilizada regularmente por un individuo durante la época reproductiva (Guixé & Arroyo 2011, Limiñana *com. pers.*). Luego, se contabilizó el número máximo de nidos observados coexistiendo dentro de un área de ese tamaño en el período comprendido entre 1992 y 2011 (datos no publicados). Desde el punto de vista operativo, implica que un macho que se encuentre buscando sitio no podrá establecerse en un parche en el cual en un radio de 6 km exista número de machos igual o mayor al número máximo definido.

#### *Estacionalidad y tiempos de los eventos biológicos*

Se definió un rango de fechas de llegada a las áreas de cría en base al análisis de datos de telemetría satelital disponibles para la población de estudio (Limiñana *et al.* 2007, 2008 y datos no publicados). Cada aguilucho sortea todos los años su fecha de llegada a las áreas de cría de una distribución de probabilidad uniforme entre el día 100 y 150 del año (Limiñana *et al.* 2007, 2008 y datos no publicados). La fecha de migración hacia las áreas de invernada (migración de otoño) se definió para el día 250 de cada año, lo cual se estimó a partir de la media de las fechas de partida de los individuos marcados, considerando la existencia de una etapa de premigración tras la cual comienza la migración propiamente dicha (Limiñana *et al.* 2008). Los tiempos requeridos para la independencia de los pichones fueron los siguientes: tiempo hasta eclosión de 30 días (Arroyo *et al.* 2004) y tiempo hasta la independencia (abandono del nido) 30 días (Arroyo *et al.* 2002b). A partir de la consideración de estos datos se definió la fecha límite para buscar pareja como el día 190 de cada año, de forma que las crías que nacen ese día cuenten con el tiempo necesario para alcanzar la independencia antes de migrar (e.g. para que completen su desarrollo antes del inicio de la migración de otoño).

#### Calibración de parámetros

##### *Mortalidad de adultos*

La mortalidad anual de adultos se calibró asignando valores entre 0.20 y 0.26 considerando intervalos de 0.02. El valor de mortalidad adulta de 0.20 se consideró plausible ya que fue estimado y utilizado como valor medio por Arroyo *et al.* (2002a) en modelos demográficos desarrollados para otras poblaciones de esta especie. El valor

de mortalidad adulta de 0.26 fue considerado como el máximo posible a partir de datos sobre individuos de la población de Castellón marcados con transmisores satelitales (número de transmisores - de 19 colocados - que dejaron de emitir al año siguiente). Esta estimación no considera la posibilidad que los transmisores hayan dejado de emitir en dicho periodo sin que ello suponga que el ave haya muerto (e.g. descarga de la batería o pérdida del emisor).

#### *Mortalidad de juveniles*

La mortalidad de juveniles se calibró asignando valores entre 0.30 y 0.50 considerando intervalos de 0.05. Este rango de valores fue considerado plausible a partir de su utilización para el desarrollo de modelos demográficos para otras poblaciones de la especie (Arroyo *et al.* 2002a). Al igual que en el caso de la mortalidad adulta, el valor de mortalidad juvenil de 0.5 fue considerado como el máximo posible a partir de datos sobre individuos de la población de Castellón marcados con transmisores satelitales (número de transmisores - de 18 colocados - que dejaron de emitir al año siguiente).

#### *Área de búsqueda*

Para calibrar el área que los individuos pueden percibir diariamente (área de búsqueda) se evaluaron áreas de búsqueda de 6, 10 y 14 km de radio. Estos valores fueron considerados como plausibles a partir de estimaciones de áreas de forrajeo para individuos de la especie, que sugieren que éstas pueden superar los 100 km<sup>2</sup> (Guixé & Arroyo 2011).

#### *Fidelidad de sitio*

La fidelidad de sitio de los individuos reproductores se calibró asignando valores entre 0 y 20 km de radio en torno al sitio de la última reproducción, considerando intervalos de 2 km. Estos valores fueron considerados plausibles a partir de los radios de filopatría estimados para la especie en España (Limiñana *et al.* 2012c) y datos de fidelidad al área de cría de ejemplares adultos en otras poblaciones (Arroyo 1995).

Para calibrar estos cuatro parámetros (mortalidad de adultos, de juveniles, área de búsqueda y fidelidad al sitio) se realizaron 100 simulaciones de cada combinación de los posibles valores a tomar por cada parámetro. Finalmente se seleccionó la combinación de éstos que reprodujo con mayor exactitud los patrones observados

(reales) de número final de parejas, número final de parches ocupados y área total ocupada por la población (Railsback & Grimm 2012).

### Validación

El modelo se validó mediante la estrategia de modelación orientada por patrones (POM; Pattern-Oriented Modeling). Esta estrategia propone la utilización de un conjunto de patrones empíricos emergentes de interés como indicadores de ajuste para las diferentes predicciones generadas a partir del modelo (Grimm *et al.* 1996, Grimm & Railsback 2005, Grimm *et al.* 2005, Railsback & Grimm 2012). Para validar el modelo se realizaron 1000 simulaciones de 20 años de duración cada una y se comparó cómo estos patrones emergentes del modelo se ajustaron a los datos reales observados entre 1992 y 2011. Para esto, se seleccionaron diferentes patrones emergentes demográficos y espaciales. Con respecto a los patrones demográficos se evaluó si el tamaño poblacional observado para el año 2011, medido como el número de parejas establecidas, estuvo comprendido dentro del intervalo definido por los percentiles 97.5 y 2.5 del tamaño poblacional estimado para el último año. También se cuantificó el porcentaje de puntos de la serie demográfica observada en 20 años (1992-2011) que fueron comprendidos dentro de esos mismos percentiles para cada uno de los puntos de la serie demográfica, y el grado de ajuste de la misma ( $R^2$ ).

Con respecto a la validación espacial se evaluó si la extensión del área total ocupada por la población (Gaston 1991, Gaston & Fuller 2009), considerada como el mínimo polígono convexo que abarca todas las localizaciones de nidos del último año (Mohr 1947), estuvo comprendida dentro de los percentiles 97.5 y 2.5 de los valores obtenidos a través de las simulaciones del modelo. Para estimar los polígonos mínimos convexos se utilizó el paquete “adehabitat” (Calenge 2006) del programa R (R Development Core Team 2012). Además, se utilizó el área de ocupación, considerada como aquellas celdas que efectivamente fueron ocupadas por al menos una pareja nidificando (Gaston 1991, Gaston & Fuller 2009), y se evaluó si el número de parches ocupados en la realidad para el año 2011 estuvo comprendido dentro de los percentiles 97.5 y 2.5 de los valores estimados a partir de las simulaciones. Por último, el porcentaje de puntos de la serie de parches ocupados observados en 20 años que fueron comprendidos dentro de esos mismos percentiles para cada uno de los puntos de la serie de parches ocupados, y el grado de ajuste de la misma ( $R^2$ ).

### Análisis de sensibilidad

Para evaluar la sensibilidad de los resultados del modelo final a variaciones en los valores de los parámetros considerados más influyentes e inciertos se realizaron análisis de sensibilidad local a la mortalidad de adultos, la mortalidad de juveniles, el área de búsqueda y la fidelidad de sitio (Burgman 2005, Railsback & Grimm 2012). Para ello se cambiaron los valores de cada uno de estos parámetros aumentándolos y disminuyéndolos un 10 %, mantenido constantes el resto de los parámetros (Rossmann *et al.* 2006, Di Minin 2011 & Griffiths 2011, Railsback & Grimm 2012). Para cuantificar la sensibilidad de cada parámetro evaluado se realizaron 100 simulaciones para cada escenario de variación y se seleccionaron como salidas del modelo a evaluar el número final de parejas, el número final de parches ocupados y la proporción de individuos adultos emparejados. La sensibilidad de cada parámetro ( $S$ ) fue estimada como una aproximación a la derivada parcial de cada salida a evaluar con respecto al parámetro (reducido:  $S^-$  ó aumentado:  $S^+$ ), escalado por su valor de referencia (Railsback & Grimm 2012). Específicamente se estimó como:  $S^+ = (C^+ - C)/(dP/P)$  y  $S^- = (C - C^-)/(dP/P)$ , siendo  $P$  el valor de referencia del parámetro a evaluar,  $dP$  la variación de este parámetro para estimar su sensibilidad (en este caso  $0.10 \cdot P$ ) y siendo  $C$ ,  $C^+$  y  $C^-$  los valores medio de las salidas a evaluar (e.g. número final de parejas) cuando los parámetros toman los valores  $P$ ,  $(P + dP)$  y  $(P - dP)$  respectivamente (Railsback & Grimm 2012).

### Evaluación de la dinámica de los potenciales mecanismos responsables de generar los patrones demográficos y espaciales

Si bien se pueden extraer una gran cantidad de datos de un IBM es importante centrarse en aquellos datos estrictamente relevantes para abordar las preguntas formuladas, considerando las limitantes que presentaría recoger todos los datos en un estudio de campo (e.g. Zurell *et al.* 2010). Con el fin de determinar las variaciones en el tiempo en la productividad media y la proporción de individuos emparejados, y explorar la dinámica de la proporción de parejas que se reproduce en las distintas categorías de sitios reproductivos, se realizaron simulaciones por una extensión de 50 años. Expandir la ventana temporal permite explorar el comportamiento de estas variables más allá de la fase inicial de crecimiento poblacional. Para explorar las relaciones entre la proporción de parejas nidificando en cada categoría de calidad de parches (óptimo,

subóptimo, solo y saturado) y la productividad media de la población se realizaron correlaciones de Pearson. Por último se evaluó el efecto de la percepción (área de búsqueda) de los individuos en el número de parejas que se establecen en el territorio para lo cual se realizó un experimento de simulación de 50 años en el que se fijaron valores del área de percepción de 0, 10, 20 y 40 km de radio, realizando 200 simulaciones para cada valor de percepción, y se evaluó el efecto de estos cambios en el número de parejas establecidas.

## Resultados

### Parametrización

#### *Categorización de parches*

Independientemente de la cobertura de arbustos en un parche, la densidad óptima se observó en valores relativamente bajos y acotados de parejas: entre 2 y 4 o entre 2 y 5 (Tabla 1). La principal diferencia observada en relación con la cobertura de arbustos residió en el número de parejas que un parche es capaz de sostener antes de saturarse (e.g., el número de parejas que provoca que los efectos negativos de la presencia de coespecíficos se vuelvan más significativos que los positivos).

**Tabla 1.** Número de parejas establecidas que definen cada categoría de calidad de parche. Las mismas se definen en base a los valores de productividad observados en un sitio, en relación de la densidad de parejas establecidas y el porcentaje de arbustos en ese parche.

| Categoría | Cobertura arbustos |             |              |
|-----------|--------------------|-------------|--------------|
|           | 1 – 39 (%)         | 40 – 70 (%) | 71 – 100 (%) |
| Óptimo    | 2 - 4              | 2 - 4       | 2 - 5        |
| Subóptimo | 5 - 6              | 5 - 8       | 6 - 12       |
| Solo      | 1                  | 1           | 1            |
| Saturado  | > 6                | > 8         | > 12         |

#### *Productividad*

La distribución de probabilidades de productividad observada varía para cada categoría de calidad de parche (Tabla 2). La productividad de la población durante los años 2005-2007, a partir de los cuales se estimaron las productividades del modelo, fueron

relativamente bajas (e.g. productividad media para el año 2000 fue de  $3.14 \pm 1.6$  mientras que la media del período 2005 - 2007 fue de  $2.05 \pm 1.6$ , datos no publicados) y presentaron poca variabilidad interanual.

*Número máximo de machos que pueden establecerse en un área determinada*

El número máximo de machos establecidos dentro de un área de 6 km de radio observado para la población de estudio fue de 40 machos el año 2011.

**Tabla 2.** Distribución de frecuencia de productividad para cada combinación de categoría de porcentaje de arbustos y calidad de parche. Los valores representan la probabilidad de que una pareja nidificando en cada categoría de calidad produzca entre 0 y 5 juveniles.

|                          | Cobertura arbustos |      |      |      |      |      |             |      |      |      |      |      |              |      |      |      |      |      |
|--------------------------|--------------------|------|------|------|------|------|-------------|------|------|------|------|------|--------------|------|------|------|------|------|
|                          | 1 – 39 (%)         |      |      |      |      |      | 40 – 70 (%) |      |      |      |      |      | 71 – 100 (%) |      |      |      |      |      |
|                          | 0                  | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 0           | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 0            | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    |
| Productividad            | 0                  | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 0           | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 0            | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    |
| <b>Categoría parches</b> |                    |      |      |      |      |      |             |      |      |      |      |      |              |      |      |      |      |      |
| Óptimo                   | 0.38               | -    | 0.08 | 0.25 | 0.25 | 0.04 | 0.24        | 0.05 | 0.14 | 0.37 | 0.19 | 0.02 | 0.31         | 0.04 | 0.16 | 0.2  | 0.25 | 0.04 |
| Subóptimo                | 0.33               | 0.08 | -    | 0.50 | -    | -    | 0.48        | 0.04 | 0.09 | 0.26 | 0.09 | 0.04 | 0.31         | 0.07 | 0.29 | 0.21 | 0.12 | -    |
| Solo                     | 0.26               | 0.07 | 0.11 | 0.26 | 0.15 | 0.14 | 0.5         | -    | 0.14 | -    | 0.14 | 0.21 | 0.17         | 0.08 | -    | 0.33 | 0.25 | 0.17 |
| Saturado                 | 0.54               | 0.04 | 0.08 | 0.22 | 0.10 | 0.02 | 0.54        | 0.04 | 0.08 | 0.22 | 0.10 | 0.02 | 0.54         | 0.04 | 0.08 | 0.22 | 0.10 | 0.02 |

La probabilidad de que un macho seleccione parches con diferentes categorías de arbustos es la siguiente: para cobertura arbustos 1-39 (%)  $p = 0.24$ , para cobertura de arbustos 40-70 (%)  $p = 0.45$  y para cobertura de arbustos 71-100 (%)  $p = 0.31$ .

### Calibración de parámetros

A partir de los análisis de calibración se determinó que la combinación de valores de mortalidad que proporciona un mejor ajuste a los parámetros poblacionales observados fue tomando como probabilidad de muerte adulta anual un valor de 0.22 y una tasa de muerte juvenil anual de 0.40. En cuanto al área de búsqueda el valor seleccionado fue de 6 km de radio de percepción diaria. Por último, la fidelidad de sitio seleccionada para que los aguiluchos retornen y comiencen a buscar pareja fue de 2 km de radio del sitio de nacimiento o de última reproducción en el caso de los adultos.

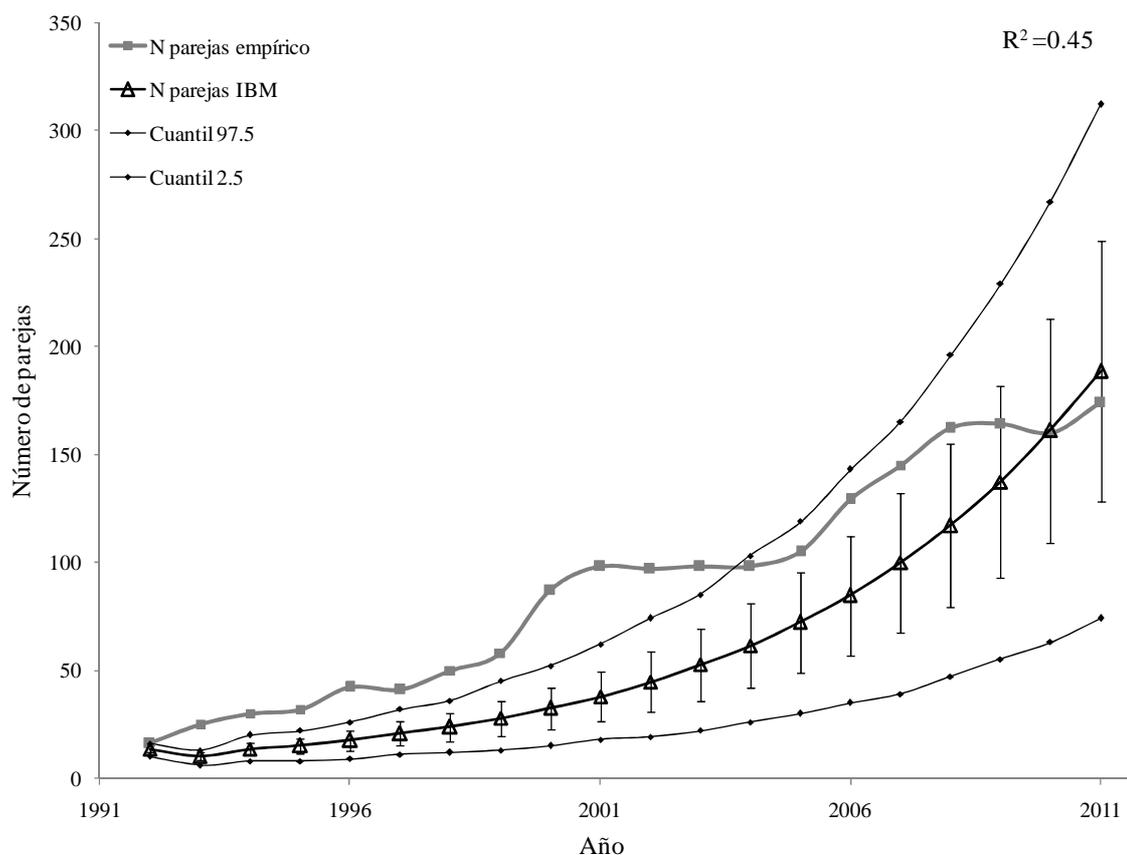
### Validación

En términos generales se observó que, a partir de las reglas de decisión propuestas a nivel individual, el modelo desarrollado genera patrones emergentes a nivel demográfico y espacial congruentes con aquellos observados empíricamente.

#### *Demográfica*

El tamaño poblacional observado para el año 2011 fue de 174 parejas establecidas y estuvo comprendido dentro del intervalo definido por los percentiles 97.5 y 2.5 del tamaño poblacional estimado para el último año a partir el modelo:  $\mu \pm D.S.$   $188.38 \pm 60.31$  parejas, Cuantil 97.5 = 312.03 parejas; Cuantil 2.5 = 73.98 parejas.

Por su parte, el ajuste de la serie demográfica producida por el modelo y la empírica fue modesto. El 45 % de los valores de la serie temporal de parejas por año observadas en la población de Castellón se encontraron dentro del intervalo definido por los percentiles 2.5 y 97.5 de los valores simulados. La serie temporal de número medio de parejas del modelo y el observado presentó un  $R^2 = 0.45$  (Fig. 1).



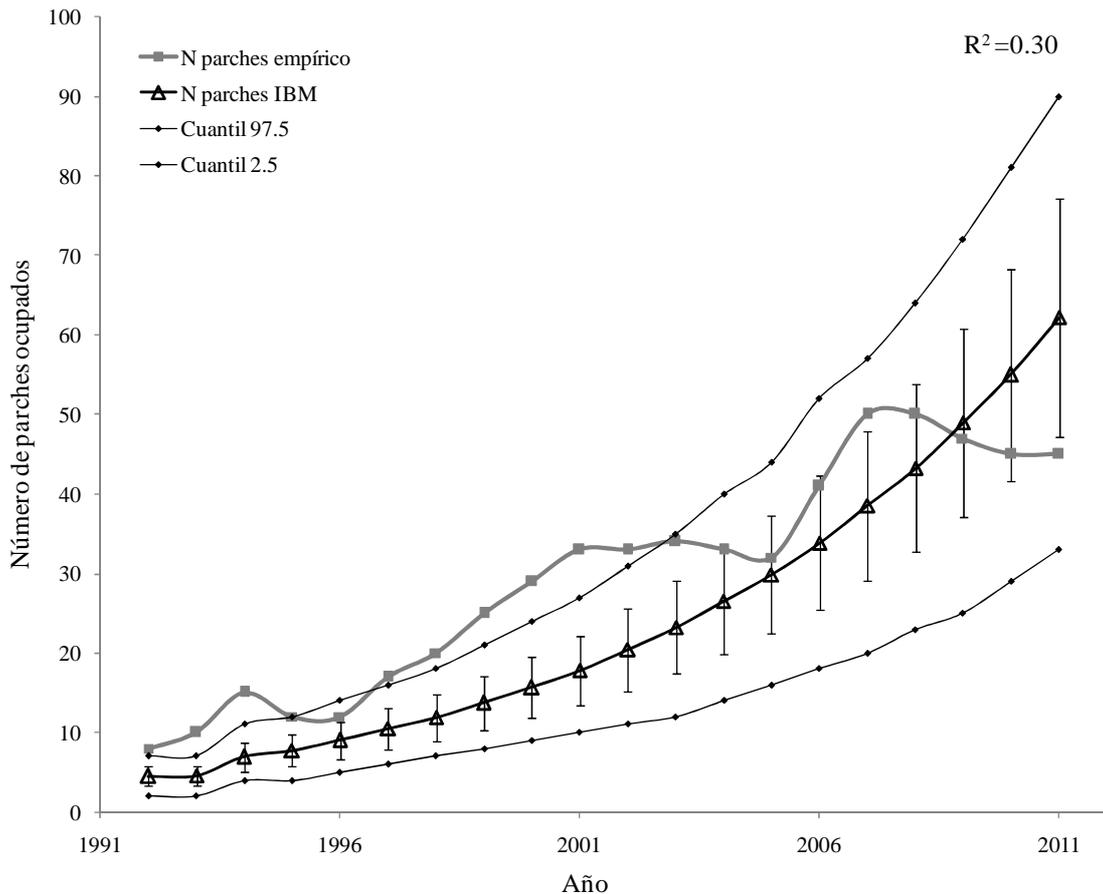
**Figura 1.** Número medio de parejas por año para el modelo ( $\mu \pm D.S.$ ) y número de parejas de Aguiluchos Cenizos observadas en la provincia de Castellón, España.

### *Espacial*

El patrón espacial de distribución de sitios de nidificación ocupados por parejas reproductoras generado por el modelo también fue congruente con aquel observado en el área de estudio. La extensión del área total ocupada por la población para el año 2011 fue de 1417.5 km<sup>2</sup> y estuvo comprendida dentro del intervalo definido por los percentiles 97.5 y 2.5 de la extensión total media estimada para el último año a partir del modelo:  $\mu \pm D.S.$  1662.95  $\pm$  406.06 km<sup>2</sup>, Cuantil 97.5 = 2496.6 km<sup>2</sup>; Cuantil 2.5 = 932.89 km<sup>2</sup>.

El área de ocupación observada (en términos de parches ocupados) para el año 2011 fue de 45 km<sup>2</sup> y estuvo comprendida dentro del intervalo definido por los percentiles 97.5 y 2.5 del área de ocupación estimada para el último año a partir del modelo:  $\mu \pm D.S.$  62.23  $\pm$  14.97 km<sup>2</sup>, Cuantil 97.5 = 90 km<sup>2</sup>; Cuantil 2.5 = 33 km<sup>2</sup>.

Al igual que en el caso de la serie demográfica, el ajuste de la serie de parches ocupados producida por el modelo y la empírica fue modesto. El 55% de los valores de la serie temporal de parches ocupados por las parejas nidificando en Castellón caen en el intervalo definido por los percentiles 2.5 y 97.5 de los valores simulados. La serie temporal de número medio de parches ocupados del modelo y el observado presentó un  $R^2 = 0.30$  (Fig. 2).



**Figura 2.** Número medio de parches ocupados por año para el modelo ( $\mu \pm D.S.$ ) y número de parches ocupados observados por Aguiluchos Cenizos en la provincia de Castellón, España.

### Análisis de sensibilidad

La mortalidad de adultos fue el parámetro que presentó mayor sensibilidad, tanto con respecto a su influencia en el número final de parejas como en el número de parches ocupados (Tabla 3). El siguiente parámetro en relevancia fue la mortalidad de juveniles, la cual también afectó el número final de parejas y el número final de parches ocupados. El área de búsqueda presentó una sensibilidad menor pero igualmente influyente tanto en el número de parejas como en el número de parches ocupados. En cambio, la

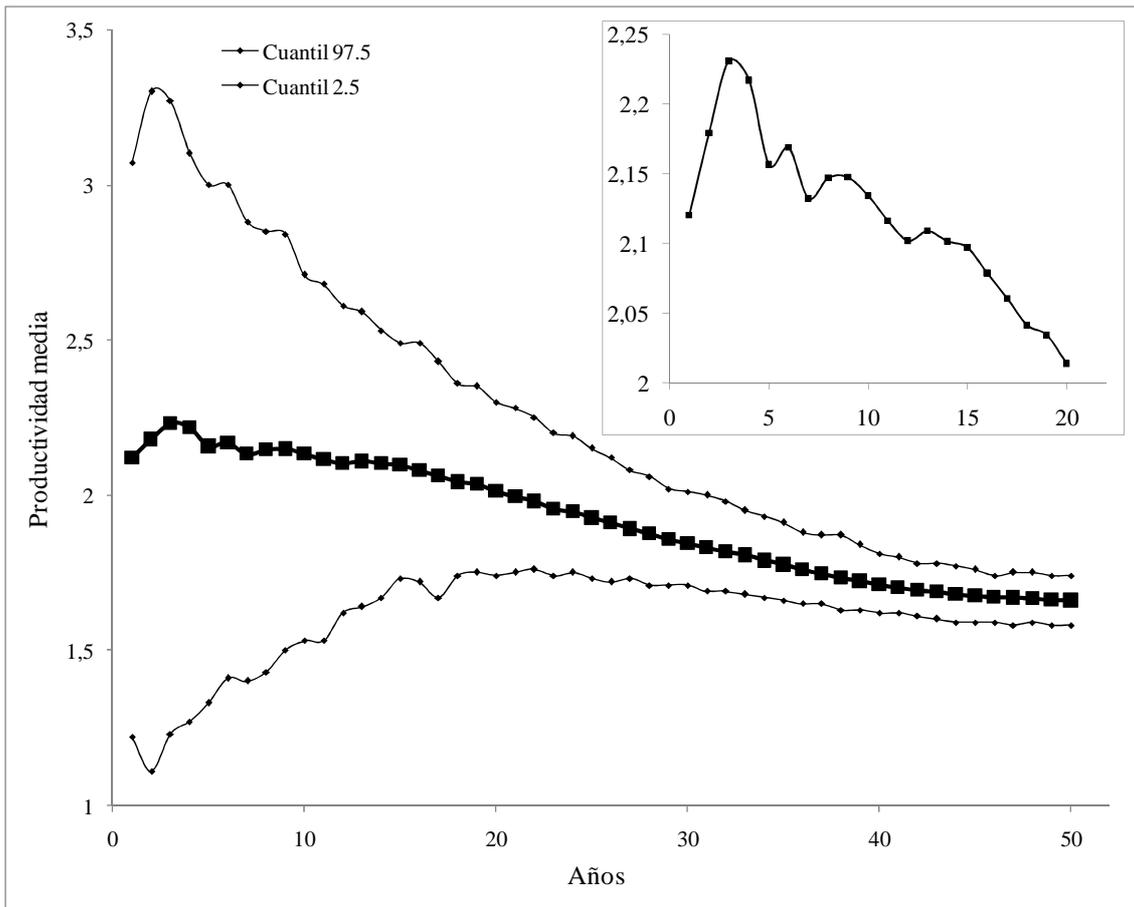
fideliad de sitio de los reproductores influenció el número de parejas pero no tanto el número de parches ocupados. La proporción de individuos emparejados resultó insensible a todos los parámetros.

**Tabla 3.** Análisis de sensibilidad para los parámetros evaluados respecto al número de parejas, el número de parches ocupados y la proporción de individuos adultos emparejados. S<sup>+</sup> es el valor del parámetro evaluado +10 % y S<sup>-</sup> el valor del parámetro evaluado - 10%.

| Parámetros              | Número parejas |                | Número parches ocupados |                | Proporción individuos emparejados |                |
|-------------------------|----------------|----------------|-------------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|
|                         | S <sup>+</sup> | S <sup>-</sup> | S <sup>+</sup>          | S <sup>-</sup> | S <sup>+</sup>                    | S <sup>-</sup> |
| Mortalidad adultos      | -717.35        | -782.00        | -161.9                  | -159.2         | -0.14                             | -0.03          |
| Mortalidad de juveniles | -139.31        | -158.76        | -37.69                  | -37.63         | -0.08                             | -0.08          |
| Área de búsqueda        | 21.75          | -81.35         | -41.20                  | -44.65         | 0.00                              | 0.02           |
| Fidelidad de sitio      | -35.25         | 50.17          | -5.50                   | 9.18           | -0.02                             | 0.02           |

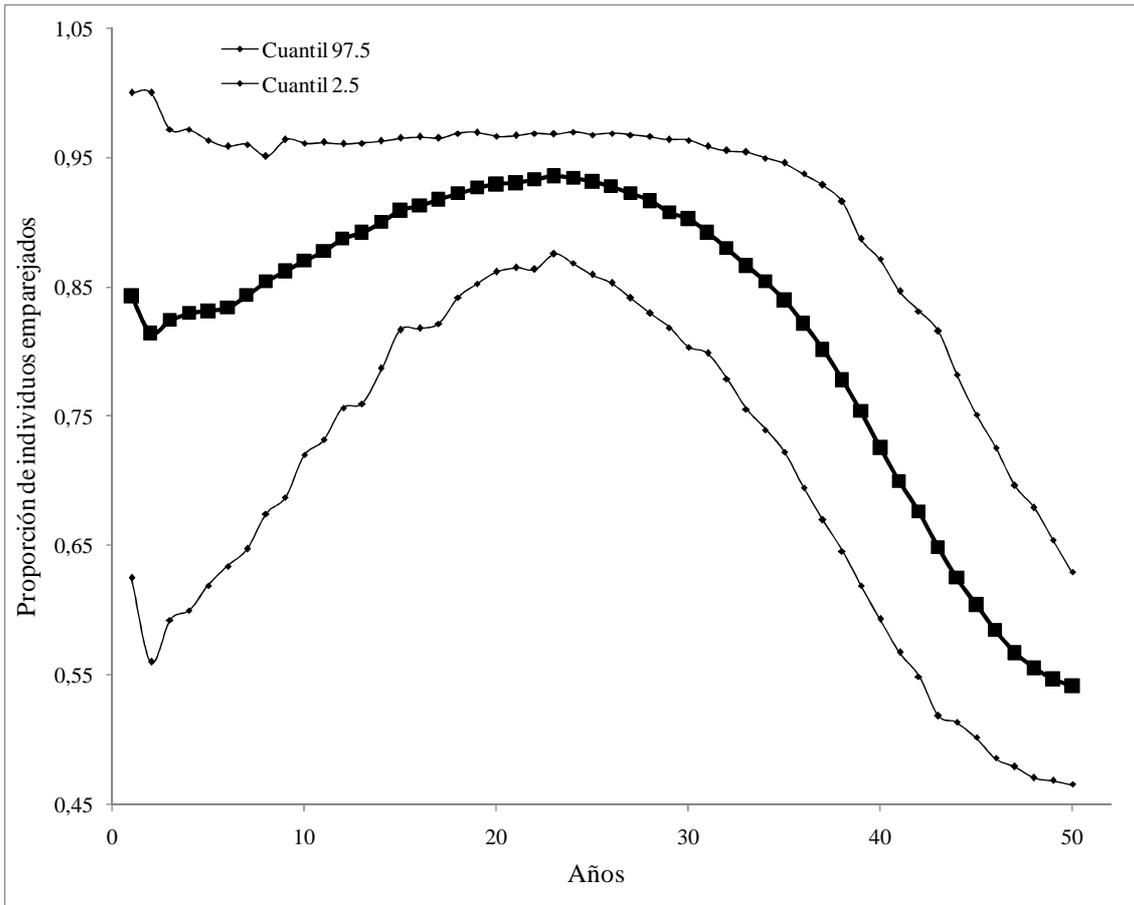
### Evaluación de la dinámica de los potenciales mecanismos responsables de generar los patrones demográficos y espaciales

En términos generales, en el correr de los 50 años de simulación se observó una disminución en la productividad media, exhibiendo ésta una diferencia de aproximadamente un 26 % entre el año con mayor (año 3, productividad = 2.23) y menor (año 50, productividad = 1.66) productividad (Fig. 3). Esto probablemente refleja el deterioro progresivo de las condiciones que experimentan las parejas en los sitios de reproducción como consecuencia del aumento poblacional. Sin embargo, en línea con las predicciones de la hipótesis, al explorar las tendencias de la productividad media en los primeros 20 años, se aprecia una relación general en forma de campana con una diferencia de aproximadamente un 10% entre los años con mayor y menor productividad de este período (Fig. 3). Durante los primeros tres años de simulación la productividad media experimentó un aumento de aproximadamente el 5% con respecto a la productividad inicial (año 1, productividad = 2.12). Esto representa un aumento del 20.11% dentro del rango de variabilidad generada por el modelo. Luego de este aumento, la población permaneció un periodo de 11 años con una productividad media mayor o igual a la observada en el comienzo de las simulaciones.



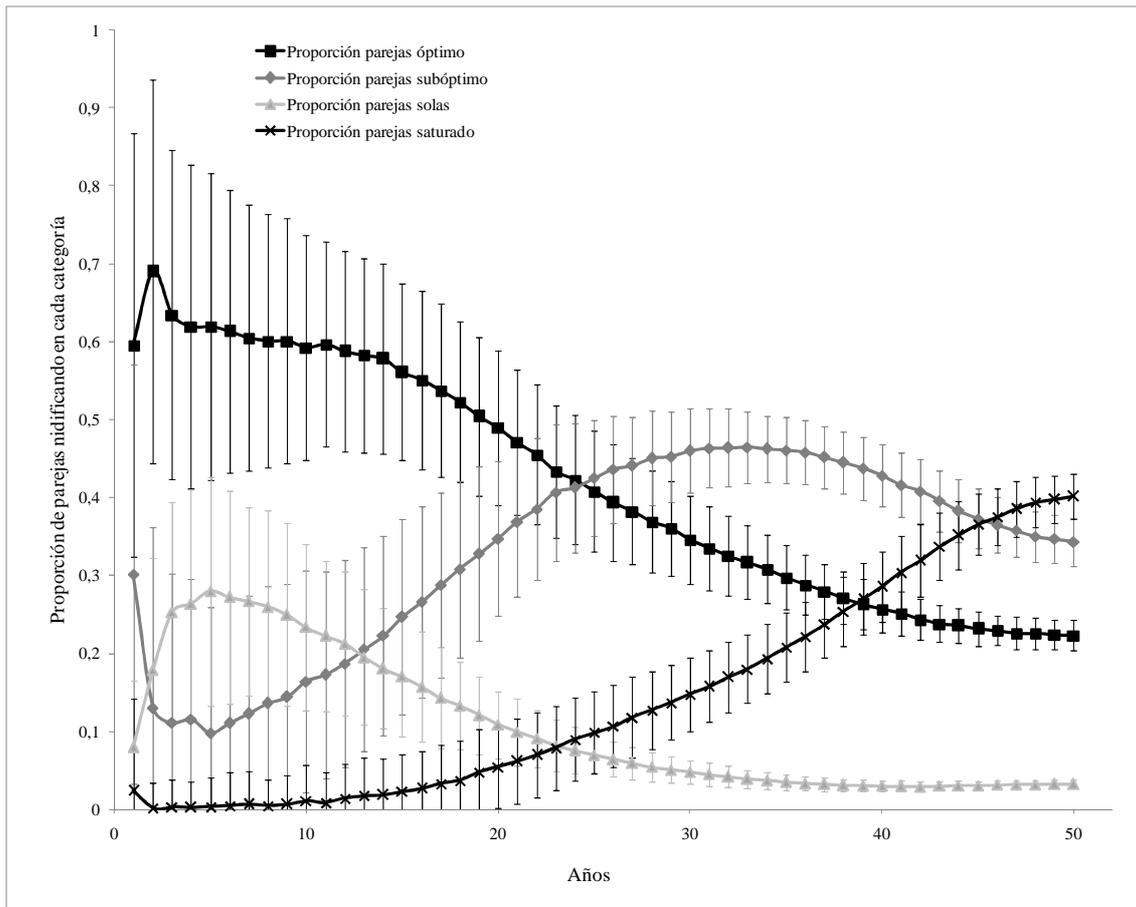
**Figura 3.** Productividad media de la población durante 50 años a partir de 1000 iteraciones del modelo. En la figura interior se observa la productividad media de la población durante los primeros 20 años. Notar las diferentes escalas en el eje de la productividad.

La proporción media de individuos adultos emparejados siguió una trayectoria en forma de campana a lo largo de los 50 años simulados (Fig. 4). Alcanzó su valor máximo, 94 %, el año 23 de las simulaciones, lo implica que en el período constituido por los primeros 20 años de simulación la proporción aumentó junto con el tamaño poblacional. A partir del año 23 comenzó a disminuir hasta alcanzar su valor mínimo, 54%, el último año de simulación. Esta disminución en la proporción de individuos adultos emparejados probablemente esté relacionada con un aumento en la cantidad de “floaters” (individuos que han alcanzado la madurez sexual pero que no logran establecer territorios) ya que la población estaría produciendo más individuos de los que pueden establecerse.



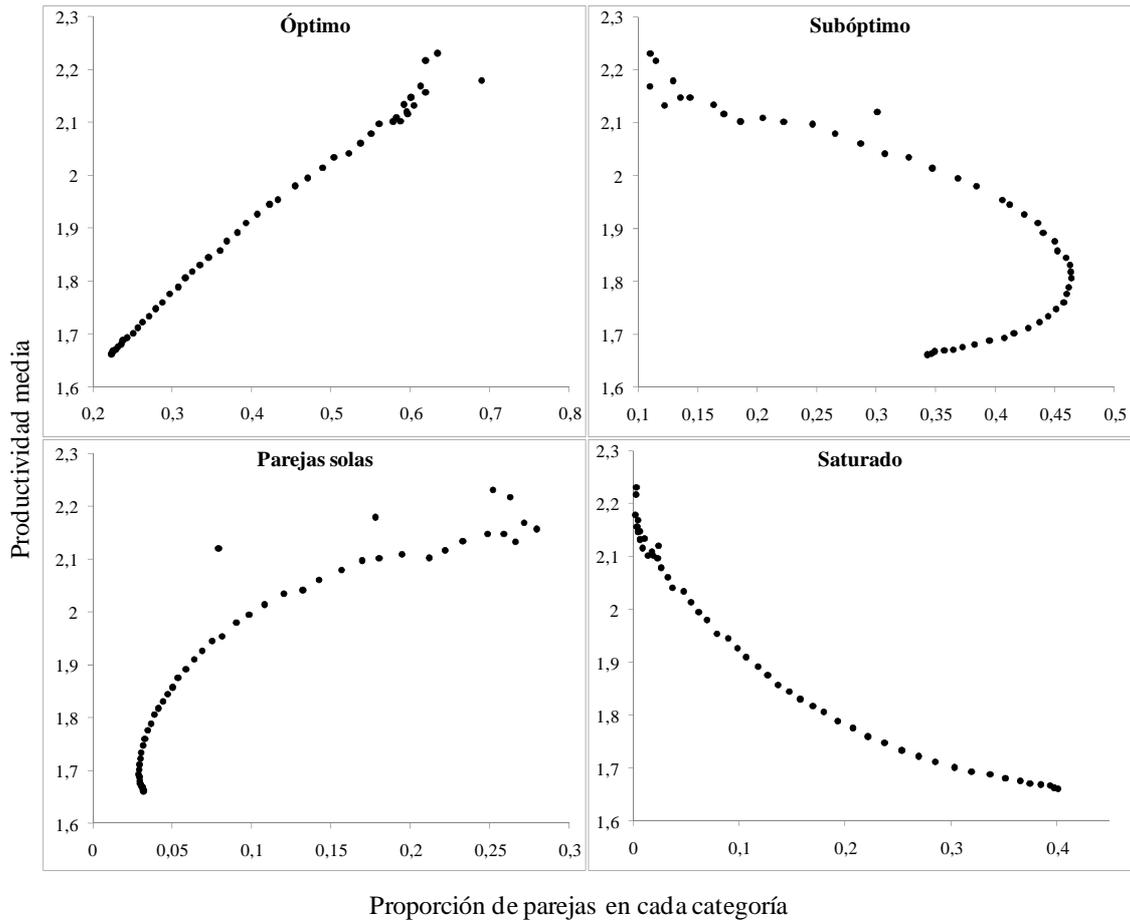
**Figura 4.** Proporción media de individuos emparejados en la población durante 50 años a partir de 1000 iteraciones del modelo.

En cuanto a la proporción de parejas nidificando en diferentes categorías de parches, se observaron cambios en la dominancia de cada categoría a lo largo del tiempo, coincidiendo con el aumento poblacional (Fig. 5). La dinámica inicial de la población estuvo determinada principalmente por la productividad de parejas nidificando en condiciones óptimas o solas. A partir del año 25 la proporción de parejas nidificando en subóptimo pasó a ser la categoría dominante, para finalmente, a partir de los 38 años de simulación, pasar a estar determinada principalmente por la productividad de parejas reproduciéndose en condiciones subóptimas y saturadas. Esta secuencia acompañó los cambios en la productividad media de la población y la proporción de individuos adultos que fueron capaces de formar una pareja que se muestran en las Figs. 3 y 4, en línea con las expectativas que se derivan de la hipótesis de Soutullo *et al.* (2006).



**Figura 5.** Proporción media de parejas nidificando en parches de distinta calidad ( $\mu \pm D.S.$ ), determinada por el porcentaje de arbustos y la densidad de coespecíficos, durante 50 años a partir de 1000 iteraciones del modelo.

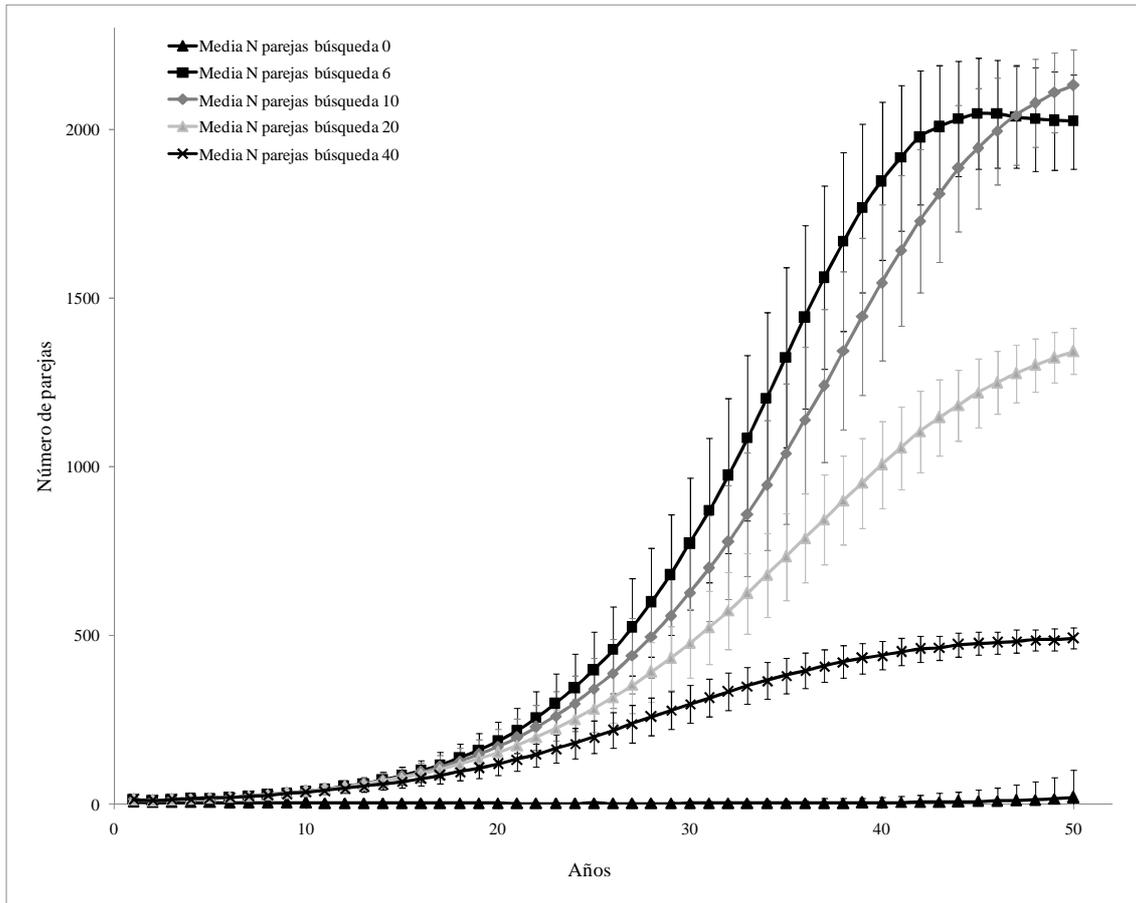
Las relaciones entre productividad y proporción de parejas nidificando en cada categoría de calidad de parche muestran que existe una fuerte correlación entre la productividad media de las parejas y la proporción de parejas nidificando en parches óptimos ( $N = 50$ ,  $r = 0.99$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 6). A su vez, también se observó una fuerte correlación, esta vez negativa, entre la productividad media y la proporción de parejas nidificando en parches saturados ( $N = 50$ ,  $r = -0.96$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 6). Esto sugiere que la productividad media de las parejas que conforman la población está principalmente determinada por la proporción de parejas nidificando en parches óptimos y saturados, las cuales varían de forma sistemática en el tiempo a medida que aumenta el tamaño poblacional (ver Fig. 5). La productividad media de las parejas estuvo positivamente correlacionada con la proporción de parejas nidificando solas ( $N = 50$ ,  $r = 0.91$ ,  $p < 0.001$ ) mientras que estuvo negativamente correlacionada con la proporción de parejas nidificando en condiciones subóptimas ( $N = 50$ ,  $r = -0.80$ ,  $p < 0.001$ ).



**Figura 6.** Relaciones entre la productividad media de la población y la proporción media de parejas nidificando en cada categoría de calidad de parche, durante 50 años a partir de 1000 iteraciones del modelo. Notar diferentes escalas en el eje x.

Por último, la percepción de los individuos, entendida como área de búsqueda que un individuo es capaz de evaluar a lo largo de un día, tuvo un importante efecto en el número de parejas de la población (Fig. 7). La población alcanzó las mayores abundancias de parejas establecidas cuando el área de búsqueda presentó valores de 10 y 6 km de radio. Se observó que, cuando los aguiluchos sólo fueron capaces de percibir la información disponible en la celda en la que se encontraban, la población no superó las 20 parejas establecidas en el transcurso de los 50 años de simulaciones. Cuando la percepción de los individuos aumentó a 10 km de radio, la población creció notoriamente, superando las 2100 parejas establecidas a los 50 años de simulación. Sin embargo, cuando la percepción de los aguiluchos aumentó a 20 y 40 km de radio, se observó que el número de parejas establecidas en las que se estabilizó la población fue

mucho menor, siendo este aproximadamente entre 1300 y 500 parejas respectivamente. En el contexto del modelo, un mayor acceso a la información podría llevar a que muchos individuos elijan un lugar adecuado al mismo tiempo determinando que este cambie su condición a “saturado” debido al aumento del número de coespecíficos establecidos.



**Figura 7.** Número de parejas establecidas en diferentes escenarios de percepción del entorno por parte de los individuos durante 50 años a partir de 1000 iteraciones del modelo. La percepción se consideró como el área sobre la que un individuo puede obtener información durante un día de búsqueda.

## Discusión

En esta tesis, a partir del desarrollo e implementación de un modelo basado en individuos, fue posible reproducir una serie de patrones demográficos y espaciales emergentes similares a los observados en la naturaleza. El modelo se basó en emular el proceso a través del cual los individuos toman decisiones en relación a donde establecerse, siguiendo una lógica de preferencias individuales determinadas por la

calidad de los sitios de reproducción, representada por el porcentaje de arbustos y la presencia de coespecíficos. En términos generales, se puede afirmar que se cumplen todas las predicciones formuladas para el sistema, lo cual sustenta la hipótesis de que la dinámica demográfica y espacial de poblaciones de especies coloniales y semicoloniales está fuertemente influida por la interacción de efectos densodependientes como el efecto buffer y el efecto Allee.

Una de las características destacadas de esta tesis fue la oportunidad de integrar conocimiento sobre la historia natural de una especie e información original de campo con el desarrollo de un modelo de simulación que permitiera reforzar una hipótesis teórica sobre la base de información empírica (Dugatkin 2001). El análisis de datos de campo no publicados permitió, por ejemplo, observar que en la población de estudio la densidad óptima (en términos de la productividad media de las parejas que se reproducen en esos parches) es similar en sitios con distintas cobertura de arbustos. A su vez, se observó que la principal diferencia entre parches con diferente cobertura de arbustos reside en el número de parejas que pueden albergar antes de que las condiciones de reproducción se deterioren (e.g. se saturen). Es interesante destacar que en la categoría de cobertura de arbustos seleccionada más frecuentemente por parte de los aguiluchos de la población de estudio (cobertura 40-70 %; Limiñana *et al.* 2011) fue donde se observó la mayor diferencia en la productividad entre parches con distintas densidades de coespecíficos.

A pesar de que la especie se reproduce preferentemente en colonias (Arroyo 1995, Clarke 1996, Simmons 2000, Arroyo *et al.* 2001, Arroyo *et al.* 2004), se observó una escasa diferencia entre la productividad media per cápita de individuos que se reproducen solos y aquellos que se reproducen en densidades óptimas. En cualquier caso, cabe destacar que dentro del rango de densidades óptimas, a pesar de albergar más de una pareja por sitio, no se observó una disminución en la productividad de los individuos conforme aumentó la densidad de parejas en los sitios reproductivos como predice la teoría clásica (Fretwell & Lucas 1970). Una posible explicación para esta observación es la utilización por parte de los individuos de la presencia y abundancia de coespecíficos como una herramienta para evaluar la calidad potencial de un sitio reproductivo o simplemente debido a que la presencia de éstos aumenta sus probabilidades de reproducción (e.g. uso de información pública, hipótesis de atracción hacia coespecíficos; Muller *et al.* 1997, Serrano & Tella 2003, Doligez *et al.* 2002,

2003, 2004, Sergio & Penteriani 2005, Mariette & Griffith 2012). Es interesante notar que, si bien el modelo se centró en analizar los efectos de los mecanismos de selección de los sitios de cría en la dinámica espaciotemporal de la población, indirectamente se consideraron otros factores relevantes en la dinámica de la población (e.g. competencia por alimento). Esto se logró a través de la inclusión en el modelo de una densidad máxima de machos que pueden establecerse en un área, la cual está determinada por las áreas de acción de los individuos durante el periodo reproductivo (también derivado de observaciones de campo y bibliografía; Guixé & Arroyo 2011, Limiñana *com. pers.*). Estas áreas de acción son más grandes que los sitios de reproducción e incluyen en la dinámica del modelo procesos relevantes que pueden operar a otras escalas espaciales.

Por otra parte, el desarrollo del modelo permitió estimar parámetros poblacionales poco conocidos para la población: mortalidad adulta y juvenil, fidelidad al área de nidificación y área de búsqueda (que puede percibir un individuo durante un día de búsqueda de sitio y/o pareja). En particular, la alta sensibilidad del modelo a los valores de mortalidad utilizados y la capacidad de reproducir patrones poblacionales similares a los observados en la naturaleza a partir de esos valores, sugiere que la estimación de los mismos es aceptable para la población de estudio. Esto constituye una aproximación alternativa a la estimación de parámetros que tienen un efecto central en la dinámica de las poblaciones, para los que a menudo es muy difícil obtener estimaciones a partir de estudio de campo (Rossmanith *et al.* 2006, 2007).

En cuanto a los resultados de las simulaciones, es de destacar que los dos parámetros poblacionales analizados para explicar el crecimiento poblacional observado en la población de estudio, la productividad per cápita de las parejas y la proporción de la población adulta que se reproduce, variaron a lo largo del tiempo de forma consistente con la existencia de un efecto Allee operando sobre la población. En este caso el efecto Allee estaría operando a dos escalas espaciales y en dos períodos distintos: durante los primeros años, mientras la población es pequeña, determina un aumento de la productividad per cápita de las parejas a escala de sitio reproductivo. Luego, a medida que la población continúa creciendo, opera a escala poblacional, compensando la disminución en la productividad per cápita con un aumento sistemático de la fracción reproductivamente activa de la población. Este último efecto positivo, asociado a la presencia de coespecíficos, emerge debido al aumento en la probabilidad de encontrar

pareja a medida que aumenta el tamaño poblacional (Allee *et al.* 1949, Courchamp *et al.* 2008).

A pesar de los efectos de la densodependencia clásica sobre la productividad per cápita una vez que los sitios se saturan, todos los valores de productividad que se registraron en el modelo para esta población son mayores que los observados en poblaciones de la especie que se reproducen en ambientes agrícolas (e.g. plantaciones de cereales; Arroyo *et al.* 2002a, 2004, Millon & Bretagnolle 2008). Por otro lado, una vez que la proporción de individuos emparejados alcanza su valor máximo (94%), disminuye rápidamente, lo que refleja probablemente un aumento en el número de “floaters”, que responde a la decisión de modelar la población como una población cerrada. Esto sugiere que, una vez que la población alcanza un tamaño tal que no permite el establecimiento de más reproductores, podría actuar como fuente para otras poblaciones de la región (Pulliam 1988, Dias 1996, Loreau *et al.* 2012). Estos resultados resaltan la importancia del estudio y conservación de las poblaciones de esta especie que nidifican en hábitats naturales; la protección de estas poblaciones a escala local redundaría en la conservación de la especie a escala regional (Arroyo *et al.* 2002a, Limiñana *et al.* 2006b).

A su vez, a medida que aumenta el tamaño poblacional las condiciones de reproducción que experimentan las parejas a escala de sitios reproductivos se deterioran como consecuencia de la alta densidad de reproductores. Esto se ve reflejado en que, a medida que la población crece, aumenta de forma sistemática la proporción de parejas que se reproduce en condiciones subóptimas o saturadas, lo cual conlleva a una disminución en la productividad media de las parejas que logran reproducirse. Esas tendencias sistemáticas en la proporción de parejas reproduciéndose en condiciones “no óptimas” es de hecho una propiedad emergente de la interacción de dos factores que operan a dos escalas: el tamaño poblacional a escala de paisaje y las decisiones individuales dependientes de las preferencias y opciones disponibles a escala de sitios reproductivos. Específicamente, el aumento del tamaño poblacional trae aparejada una degradación progresiva de las condiciones de los sitios de reproducción, lo que repercute en una “pérdida de opciones” para los individuos. Esto determina que, en general los individuos se vean obligados a reproducirse en condiciones no óptimas. De esta forma el efecto buffer emergería como consecuencia de una mayor proporción de la población

reproduciéndose en sitios que han sufrido un deterioro en su calidad a medida que la población crece (e.g. Gill *et al.* 2001).

La forma en que los individuos perciben este deterioro generalizado de los sitios de reproducción está relacionado con su capacidad de predecir adecuadamente las condiciones que podrían experimentar en el futuro cercano y qué consecuencias podrían traer aparejadas éstas en sus respectivas adecuaciones biológicas. En este modelo, se dispuso de un tiempo de 15 días entre la formación de las parejas (condiciones seleccionadas por los individuos) y el momento en el que éstas definen su productividad (condiciones experimentadas). De esta forma, a medida que aumenta el tamaño poblacional existiría un desfase entre las condiciones seleccionadas y las experimentadas, ya que las primeras parejas se establecerían en condiciones óptimas pero luego, estos parches serían ocupados por más parejas hasta saturarse (en esa misma estación reproductiva). Sería interesante, en futuros estudios, incorporar diferentes niveles de flexibilidad de los individuos a la hora de adecuar sus decisiones a las condiciones cambiantes de un ambiente social dinámico. Se espera que esta flexibilidad esté fuertemente acotada por la fenología determinada por la estacionalidad (e.g. fechas límite para formación de parejas para especies migratorias).

Por último, al explorar el efecto del área de búsqueda en el tamaño poblacional, se observó que el tamaño en el que la población se estabiliza es mayor cuando el área de percepción de los individuos tomó valores de 10 y 6 km de radio. Las estrategias de movimiento y la capacidad de los individuos de percibir las condiciones de su entorno, específicamente para seleccionar sitios de asentamiento, son fundamentales para determinar su adecuación biológica (Vuilleumier & Perrin 2006, Soutullo *et al.* 2008, Barton *et al.* 2009, Clobert *et al.* 2009, Delgado *et al.* 2011). En general, se ha propuesto que el acceso a una mayor cantidad de información puede ser beneficioso en ambientes predecibles temporalmente, en los cuales la información percibida se corresponde directamente con la calidad del sitio (Boulinier & Danchin 1997, Pe'er & Kramer-Schadt 2008). Sin embargo, también se han descrito escenarios en los que el acceso a menor información puede ser beneficioso para las poblaciones (Vuilleumier & Perrin 2006, Delgado *et al.* 2011). En el caso del modelo aquí desarrollado, si bien el paisaje es estable en términos físicos, el ambiente social determinado por la distribución de coespecíficos en el territorio es dinámico y varía en el tiempo intra e interanualmente. A su vez, las reglas de decisión establecidas para los individuos

determinan que una vez que éstos toman la decisión de establecerse no pueden volver su decisión atrás y en caso de que las condiciones del sitio empeoren (e.g. aumento en la densidad de coespecíficos), sufren las consecuencias de una decisión “apresurada”. Es así que un mayor acceso a la información podría llevar a que muchos individuos elijan simultáneamente un lugar adecuado y que esto cambie su condición a saturado debido al aumento del número de coespecíficos establecidos (Delgado *et al.* 2011). Esta observación enfatiza la importancia del desarrollo de modelos basados en individuos espacialmente explícitos para evaluar las consecuencias de las habilidades perceptuales de los individuos más allá de las incertidumbres inherentes a las reglas de movimiento de los animales (Pe`er & Kramer-Schadt 2008).

## **Conclusiones**

Cabe destacar que el desarrollo de este modelo basado en individuos permitió, a partir de la integración de datos empíricos y un marco teórico adecuado (ecología del comportamiento), generar patrones emergentes demográficos y espaciales similares a los observados en la naturaleza. De esta forma, el modelo permitió reforzar la hipótesis formulada por Soutullo *et al.* (2006) que establece que, en especies coloniales o semicolonias, las dinámicas demográficas y espaciales están fuertemente influenciadas por la interacción del efecto Allee y el efecto buffer. En este sentido, se observó que la influencia relativa de cada uno de estos efectos en una población en crecimiento varía en el tiempo de forma sistemática y predecible. Esta observación evidencia la necesidad de considerar la presencia y abundancia de coespecíficos a escala de paisaje y a escala de sitio reproductivo a la hora de medir y estimar la calidad de un sitio con el fin de comprender los patrones de ocupación del territorio por parte de las poblaciones. A modo de conclusión, el modelo desarrollado en esta tesis evidenció la importancia de considerar, tanto desde el punto de vista empírico como teórico, las decisiones comportamentales individuales a la hora de analizar patrones ecológicos poblacionales (Sutherland 1996, Sutherland & Norris 2002, Railsback & Grimm 2005).

## Bibliografía

- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T. & Schmidt K.P. 1949. Principles of animal ecology. Saunders, Philadelphia.
- Arroyo B.E. 1995 Breeding ecology and nest dispersion of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in Central Spain. PhD thesis, University of Oxford, Oxford
- Arroyo B.E., Mougeot F. & Bretagnolle V. 2001. Colonial breeding and nest defense in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 109–115.
- Arroyo B.E., García J.T. & Bretagnolle V. 2002a. Conservation of the Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation* 5: 283–290.
- Arroyo B.E., DeCornulier, T.H. & Bretagnolle, V. 2002b. Parental investment and parent–offspring conflicts during the post–fledging period in Montagu's Harriers. *Animal Behaviour* 63: 235–44.
- Arroyo B.E., García J.T. & Bretagnolle V. 2004. Montagu's Harrier. BWP Update 6: 41–55.
- Barton K.A., Phillips B.L., Morales J.M. & Travis J.M.J. 2009. The evolution of an 'intelligent' dispersal strategy: biased, correlated random walks in patchy landscapes. *Oikos* 118: 309–319.
- Berec L. 2002. Techniques of spatially explicit individual–based models: construction, simulation, and mean–field analysis. *Ecological Modelling* 150: 55–81.
- Bort–Cubero J.V. 2004. La colonización del aguilucho cenizo (*Circus pygargus*) en el interior de la provincia de Castellón (1980–2004). VIII Reunión del Grupo Ibérico de Aguiluchos, Madrid. Disponible en: <http://www.cocn.tarifainfo.com/ria04/ponencias/ppjbort/ponen.html>
- Boulinier T. & Danchin E. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology* 11: 505–517.
- Brown J.L. 1969. Buffer effect and productivity in Tit populations. *American Naturalist* 103: 347–354.
- Brown C.R., Bomberger Brown M. & Roche E.A. 2013. Spatial and temporal unpredictability of colony size in Cliff Swallows across 30 years. *Ecological Monographs* 83:511–530.
- Burgman M. 2005. Risks and Decisions for Conservation and Environmental Management. Cambridge University Press, Cambridge.
- Calenge C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197: 516–519
- Clark R.G. & Shutler D. 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest–site use by ducks? *Ecology* 80: 272–287
- Clarke R. 1996. Montagu's Harrier. Arlequin Press, Chelmsford.
- Clobert J., Le Galliard J.–F., Cote J., Meylan S. & Massot M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters* 12: 197–209.

- CLC. 2000. Corine Land Cover map for Spain. <http://dataservice.eea.europa.eu/dataservice/> (Acceso 16 Febrero del 2007).
- Côté, I.M. & Gross M.R. 1993. Reduced disease in offspring: a benefit of coloniality. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 269–274
- Courchamp F., Clutton–Brock T. & Bryan G. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 405–410.
- Courchamp F., Berec L. & Gascoigne J. 2008. Allee Effects in Ecology and Conservation. Oxford University Press. Oxford.
- Dall, S.R.X., Bell, A.M., Bolnick, D.I. & Ratnieks, F.L.W. 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters* 15: 1189–1198.
- Danchin E. & Wagner R.H. 1997. The evolution coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 342–347.
- Danchin E., Heg D. & Doligez B. 2001. Public information and breeding habitat selection. En: J Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., & Nichols J.D. (eds). Dispersal. Pp 243–258. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin E., Giraldeau L.A. & Cézilly. F. 2008. Behavioural Ecology. Oxford University Press., Oxford, UK.
- De Angelis D.L. & Mooij W.M. 2005. Individual–based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 147–168.
- Delgado M.M., Ratikainen I.I. & Kokko H. 2011. Inertia: the discrepancy between individual and population–level benefit in dispersal and prospecting behaviour. *Biological Reviews* 86: 717–732.
- Del Hoyo J., Elliot A. & Sargatal J. 1994. Handbook of the Birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona.
- Di Minin E. & Griffiths RA. 2011. Viability analysis of a threatened amphibian population: modelling the past, present and future. *Ecography* 34: 162–169.
- Dias P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 326–330.
- Doligez B., Danchin E. & Clobert J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297: 1168–1170.
- Doligez B., Cadet C., Danchin E. & Boulinier T. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* 66: 973–988
- Doligez B., Pärt T., Danchin E., Clobert J. & Gustafsson L. 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the Collared Flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 73: 75–87.
- Dugatkin L.A. 2001. Model Systems in Behavioral Ecology: Integrating Conceptual, Theoretical, and Empirical Approaches. Princeton University Press, Princeton.
- Ferrer M. & Donazar J.A. 1996. Density–dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish Imperial Eagles. *Ecology* 77: 69–74.

- Ferrer M., Newton I. & Casado E. 2006. How to test different density-dependent fecundity hypotheses in an increasing or stable population. *Journal of Animal Ecology* 75: 111–117
- Ferrer M., Newton I. & Casado E. 2008. Density dependence hypotheses and the distribution of fecundity. 77: 341–345.
- Fretwell S.D. & Lucas H.L. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I Theoretical developments. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Gaston K.J. 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos* 61: 434–438.
- Gaston K.J. & Fuller R.A. 2009. The sizes of species' geographic ranges. *Journal of Applied Ecology* 46: 1–9
- Gill J.A., Norris K., Potts P.M., Gunnarsson T.G., Atkinson P.W. & Sutherland W.J. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* 412: 436–438.
- Grimm V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129–148.
- Grimm V., Frank K., Jeltsch F., Brandl R., Uchmanski J. & Wissel C. 1996. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total Environment* 183: 151–166.
- Grimm V. & Railsback S.F. 2005. *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.H., Weiner, J., Wiegand, T. & De Angelis, D.L. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310: 987–991.
- Grimm V., Berger U., Bastiansen F., Eliassen S., Ginot V., Giske J., Goss-Custard J., Grand T., Heinz S.K., Huse G., Huth A., Jepsen J.U., Jørgensen C., Mooij W.M., Müller B., Pe'er G., Piou C., Railsback S.F., Robbins A.M., Robbinsk M.M., Rossmanith E., Rüger N., Strand E., Souissim S., Stillman R.A., Vabø R., Visser U. & DeAngelis D. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198: 115–126.
- Grimm V., Berger U., DeAngelis D.L., Polhill J.G., Giske J. & Railsback S.F. 2010. The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling* 221: 2760–2768.
- Grimm V. & Railsback S.F. 2012. Pattern-oriented modelling: a “multiscope” for predictive systems ecology. *Philosophical Transactions Royal Society London B* 367: 298–310.
- Guixé D. & Arroyo, B.E. 2011. Appropriateness of Special Protection areas for wide ranging species: the importance of scale and protecting foraging, not just nesting habitats. *Animal Conservation* 14: 391–399
- Gunnarsson T.G., Gill J.A., Petersen A., Appleton G.F. & Sutherland W.J. 2005a. A double buffer effect in a migratory shorebird population. *Journal of Animal Ecology* 74: 965–971.
- Gunnarsson T.G., Gill J.A., Newton J., Potts P.M. & Sutherland W.J. 2005b. Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2319–2323

- Hawkes C. 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *Journal of Animal Ecology* 78: 894–906.
- Johnson M.D. 2007. Measuring habitat quality: a review. *Condor* 109: 489–504.
- Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A Critical Review. *Auk* 118: 557–562.
- Kasaara C., Fric J & Sfenthourakis S. 2013. Factors influencing the occurrence of Eleonora's falcon *Falco eleonora* breeding colonies on Greek islands. *Wildlife Biology* 19: 202–209.
- Krüger O., Chakarov N., Nielsen J.T., Looft V., Grünkorn T., Struwe–Juhl B. & Møller A.P. 2012. Population regulation by habitat heterogeneity or individual adjustment? *Journal of Animal Ecology* 81: 330–340.
- Latombe G., Parrott L. & Fortin D. 2011. Levels of emergence in individual based models: coping with scarcity of data and pattern redundancy. *Ecological Modelling* 222: 1557–1568.
- Limiñana R., Surroca M., Miralles S., Urios V. & Jiménez J. 2006a. Population trend and breeding biology of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in a natural vegetation site in Northeast Spain. *Bird Study* 53: 126–131.
- Limiñana R., Soutullo A., Urios V. & Surroca M. 2006b. Vegetation height selection in Montagu's Harriers (*Circus pygargus*) breeding in a natural habitat. *Ardea* 94: 280–284.
- Limiñana R., Soutullo A. & Urios V. 2007. Autumn migration of Montagu's harriers (*Circus pygargus*) tracked by satellite telemetry. *Journal of Ornithology* 148: 517–523.
- Limiñana R. 2008. Biología del Aguilucho Cenizo (*Circus pygargus*) en la Comunidad Valenciana. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante, España.
- Limiñana R., Arroyo B.E., Surroca M., Urios V. & Reig–Ferrer A. 2011. Influence of habitat on nest location and reproductive output of Montagu's Harriers breeding in natural vegetation. *Journal of Ornithology* 152: 557–565
- Limiñana R., Soutullo A., Urios V. & Reig–Ferrer A. 2012a. Migration and wintering areas of adult Montagu's Harriers (*Circus pygargus*) breeding in Spain. *Journal of Ornithology* 153: 85–93.
- Limiñana R., Soutullo A., Arroyo B.E. & Urios, V. 2012b. Protected areas do not fulfil the wintering habitat needs of the trans-Saharan migratory Montagu's harrier. *Biological Conservation* 145: 62–69.
- Limiñana R., García J.T., González J.M., Guerrero A., Lavedán J., Moreno J.D., Muñoz A.R., Palomares L.E., Pinilla A., Ros G., Serrano C., Surroca M., Tena J. & Arroyo B.E. 2012c. Philopatry and natal dispersal of Montagu's harriers (*Circus pygargus*) breeding in Spain: a review of existing data. *European Journal of Wildlife Research* 58: 549–555.
- Loreau M., Daufresne T., Gonzalez A., Gravel D., Guichard F., Leroux S.J., Loeuille N., Massol F. & Mouquet N. 2013. Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. *Biological Reviews* 88: 365–379.
- Mariette M.M & Griffith S.C. 2012. Conspecific attraction and nest site selection in a nomadic species, the zebra finch. *Oikos* 121: 823–834

- Mariette MM & Griffith S.C. 2013. Does coloniality improve foraging efficiency and nestling provisioning? A field experiment in the wild Zebra Finch. *Ecology* 94:325–335
- McLane A.J., Semeniuk C., McDermid G.J. & Marceau D.J. 2011. The role of agent-based models in wildlife ecology and management. *Ecological Modelling* 222: 1544–1556.
- Millon A. & Bretagnolle V. 2008. Predator population dynamics under a cyclic prey regime: numerical responses, demographic parameters and growth rates. *Oikos* 117: 1500–1510
- Mohr C. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223–249.
- Muller K.L., Stamps J.A., Krjshnan V.V. & Willits N.H. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *American Naturalist* 150: 650–661.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego.
- Newton I. 2008. The migration ecology of birds. Academic Press, London.
- Peck S.L. 2004. Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 530–534.
- Pe`er G. & Kramer–Schadt S. 2008. Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecological Modelling* 213: 73–85.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652–661.
- Pyk T.M., Weston M.A., Bunce A. & Norman F.I. 2013. Establishment and development of a seabird colony: long-term trends in phenology, breeding success, recruitment, breeding density and demography. *Journal of Ornithology* 154: 299–310.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Railsback S.F. & Grimm V. 2012 Agent-based and individual-based modeling: a practical introduction. Princeton University Press, Princeton.
- Roland C., Danchin E. & de Fraipont M. 1998. The Evolution of coloniality in Birds in relation to food, habitat, predation, and life–history traits: a comparative analysis. *American Naturalist* 151: 514–529.
- Rosenzweig, M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist* 137: S5–S28.
- Rossmannith E., Grimm V., Blaum N. & Jeltsch F. 2006. Behavioural flexibility in the mating system buffers population extinction: lessons from the Lesser Spotted Woodpecker (*Picoides minor*). *Journal of Animal Ecology* 75: 540–548.
- Rossmannith E., Blaum N., Grimm V. & Jeltsch F. 2007. Pattern-oriented modelling for estimating unknown pre-breeding survival rates: The case of the Lesser Spotted Woodpecker (*Picoides minor*). *Biological Conservation* 135: 571–580.
- Sachs J.L., Hughes C.R., Nuechterlein G.L., Buitron D., Lank D.B. 2007. Evolution of coloniality in birds: a test of hypotheses with the red-necked grebe (*podiceps grisegena*). *Auk* 124: 6328–642.

- Schuck–Paim C. & Alonso W.J. 2001. Deciding where to settle: conspecific attraction and web site selection in the orb weaving spider *Nephilengys cruentata*. *Animal Behaviour* 62: 1007–1012.
- Scott T.A. & Lee P.Y. 2013. Reconciling social interaction with habitat selection in territorial species. *Theory in Bioscience* 132: 41–46.
- Sergio F. & Penteriani V. 2005. Public information and territory establishment in a loosely colonial raptor. *Ecology* 86: 340–346.
- Serrano D. & Tella J.L. 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* 72: 400–410.
- Serrano D., Oro D., Ursúa E. & Tella J.L. 2005. Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *American Naturalist* 166: E22–E31.
- Simmons R.E. 2000. Harriers of the world. Oxford University Press. Oxford.
- Soutullo A., Limiñana R., Urios V., Surroca M. & Gill J.A. 2006. Density–dependent regulation of population size in colonial breeders: Allee and buffer effects in the migratory Montagu’s Harrier. *Oecologia* 149: 543–552.
- Soutullo A., López–López P. & Urios V. 2008. Incorporating spatial structure and stochasticity in endangered Bonelli’s eagle’s population models: implications for conservation and management. *Biological Conservation* 141: 1013–1020.
- Stephens P.A. & Sutherland W.J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 401–405.
- Sutherland W.J. 1996. From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Sutherland W.J., Norris K. 2002. Behavioural models of population growth rates: implications for conservation and prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357:1273–1284.
- Vuilleumier S. & Perrin N. 2006. Effects of cognitive abilities on metapopulation connectivity. *Oikos* 113: 139–147.
- Wagner R.H., Danchin E., Boulinier T. & Helfenstein F. 2000. Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioral Ecology* 11: 572–573.
- Wilensky U. 1999. NetLogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>. Center for Connected Learning and Computer–Based Modeling, Northwestern University. Evanston, IL.
- Zurell D., Berger U., Cabral J.S., Jeltsch F., Meynard C.N., Münkemüller T., Nehrbaß N., Pagel J., Reineking B., Schröder B. & Grimm V. 2010. The virtual ecologist approach: simulating data and observers. *Oikos*, 119, 622–635.



## **Apéndice 1 Protocolo ODD (Overview Design concepts & Details) del modelo basado en individuos desarrollado para la población de Aguilucho Cenizo de Castellón, España.**

### Propósito

Evaluar el rol que juegan las decisiones individuales involucradas en la selección de sitios de reproducción, en términos de preferencias de cobertura de arbustos y presencia de coespecíficos, en la dinámica poblacional del Aguilucho Cenizo (*Circus pygargus*) de la Provincia de Castellón, Comunidad Valenciana, España. En particular, se pretende que el modelo de simulación reproduzca los principales aspectos del proceso de selección de sitios de reproducción, validar dicho modelo a partir de patrones demográficos y espaciales observados en la naturaleza y evaluar la sensibilidad del modelo a modificaciones en un conjunto de parámetros influyentes e inciertos. Por último, se pretende explorar el efecto del área de percepción de los individuos al buscar sitio y pareja para establecerse sobre el número de parejas que puede sostener el territorio.

### Entidades, variables de estado y escalas

Una entidad es un agente u objeto único, que se comporta como una unidad y puede interactuar con otras entidades (Grimm *et al.* 2006, 2010). Las entidades que van a caracterizar el modelo son: los Aguiluchos Cenizos y las unidades de hábitat que conforman la grilla espacial de la provincia de Castellón.

Las entidades son caracterizadas por *variables de estado*. Se definen como variables de estado aquellos parámetros que, en función de sus valores, distinguen a una entidad dada de otras de su misma categoría y que a su vez, en su conjunto contienen la información necesaria para conocer exactamente el estado del sistema en cualquier momento dado (Railsback & Grimm 2012). Algunas variables de estado pueden variar con el curso del tiempo (e.g. edad), mientras que otras pueden permanecer constantes (e.g. sexo). Las variables de estado se caracterizan por ser de nivel basal, lo que implica que su estado no puede ser calculado a partir de otras variables de estado (Grimm *et al.* 2006).

Tanto los individuos Aguiluchos Cenizos como las unidades de hábitat que conforman la grilla de la provincia de Castellón están caracterizados por un conjunto de variables de estado fundamentales para desarrollar los procesos que caracterizan el modelo (Tabla A1). A su vez, se definen un conjunto de parámetros globales que refieren a variables externas definidas a partir de datos empíricos o submodelos y que no son afectadas por las entidades del modelo (Railsback & Grimm 2012). Por último se definen aquellos parámetros que caracterizan el modelo (Tabla A2). En el contexto de los IBM los parámetros se definen como constantes o submodelos que cuantifican relaciones entre variables. Los parámetros determinan la resolución a la cual se describen los procesos (Grimm & Railsback 2005).

### Escalas

Un evento de simulación (iteración) representa un día en el modelo, mientras que 365 días representan 1 año. La extensión total del modelo es de 20 años para la validación y 50 años para la evaluación de predicciones asociadas a los mecanismos responsables de generar los patrones observados a nivel demográfico. En cuanto a la escala espacial, una celda de la grilla representa 1 km<sup>2</sup>. El paisaje en su conjunto (la grilla) consta de 6943 celdas, representando la totalidad de la provincia de Castellón (ver área de estudio, sección metodología).

**Tabla A1.** Variables de estado que caracterizan a las entidades que conforman el modelo y sus respectivas unidades. AD (unidad adimensional).

| <b>Entidad</b>               | <b>Variable de Estado</b> | <b>Unidades</b> | <b>Descripción y observaciones</b>  |
|------------------------------|---------------------------|-----------------|---|
| Aguiluchos                   | id                        | AD              | Número de identidad individual. No se actualiza.  |
|                              | localizacion              | AD              | Coordenadas donde se ubica el individuo en un tiempo dado. Se actualiza cada vez que el individuo cambia de posición.   |
|                              | sexo                      | AD              | Binario: Hembra o Macho. No se actualiza.   |
|                              | edad                      | años            | Se calcula a partir de la fecha del año y la fecha de nacimiento. Se actualiza cuando pasan 365 días del nacimiento de cada individuo.  |
|                              | adulto?                   | AD              | Booleano (verdadero o falso), indica si un individuo es adulto y puede reproducirse o es juvenil y espera a alcanzar la edad adulta para ingresar a la población reproductiva. Se actualiza cuando los juveniles alcanzan 2 años de edad.   |
|                              | fecha-llegada             | días            | Fecha en la que llega al área de cría cada individuo para un año dado. Distribución empírica. Se actualiza todos los años.  |
|                              | lugar-recordado           | XY              | Toma el valor de la celda donde los aguiluchos nacieron. Si el individuo se reprodujo el año anterior toma el valor de la celda en donde se estableció. Se actualiza todos los años en los adultos que formaron pareja.                     |
|                              | soltero?                  | AD              | Booleano, indica si un individuo adulto está disponible para formar pareja. Se actualiza cuando se forma pareja.  |
|                              | pareja-id                 | AD              | Identidad del individuo con el que un aguilucho forma pareja un año dado. Se actualiza cuando se forma la pareja.   |
|                              | arbusto-preferido         | AD              | Varía en cada instancia de búsqueda. Distribución empírica. Se actualiza cada año.  |
| Unidades de hábitat (celdas) | n-crias                   | N juveniles     | Número de juveniles que produce una pareja cada instancia reproductiva. Distribución empírica. Se actualiza cada año.   |
|                              | localizacion              | AD              | Coordenadas del centroide de la celda UTM (X, Y). No se actualiza.  |
|                              | cobertura-arbustos        | AD              | Empírico. No se Actualiza.  |
|                              | numero-individuos         | N ind.          | Cantidad de individuos que tienen su posición en una celda en un tiempo dado. Se actualiza todos los días.  |
|                              | numero-machos             | N machos        | Cantidad de machos solteros establecidos en una celda en un tiempo dado. Se actualiza todos los días.   |
|                              | numero-parejas            | N parejas       | Cantidad de parejas establecidas en una celda en un tiempo dado. Se actualiza todos los días.   |
| Parámetros Globales          | categoria                 | AD              | Categorización de parches en función de porcentaje de arbustos y número de parejas. Se actualiza todos los días.  |
|                              | fecha                     | Días            | Contador tiempo (días). Se actualiza todos los días.  |
|                              | p_muerte                  | AD              | Mortalidad adultos, constante. No se actualiza.   |
|                              | p_muerte_juv              | AD              | Mortalidad juveniles, constante. No se actualiza.   |
|                              | busqueda                  | km <sup>2</sup> | Radio que cada individuo adulto es capaz de percibir (conocer) durante un día de búsqueda de sitio y pareja. Radio en el que el individuo que no se estableció puede moverse para volver a buscar al día siguiente. No se actualiza.        |
|                              | fidelidad                 | km <sup>2</sup> | Un individuo adulto cuando retorna al área de cría vuelve a una celda al azar en un radio fidelidad alrededor de su sitio recordado (sitio de reproducción del año anterior). Allí comienza su búsqueda de sitio y pareja. No se actualiza. |
|                              | fecha-limite-pareja       | días            | Cuando la fecha alcanza ese día los individuos que no formaron pareja pasan a premigrar. No se actualiza.   |
|                              | migra-africa              | días            | Fecha en la que todos los individuos abandonan el área de cría (comienzan su migración a África). No se actualiza.  |

**Tabla A2.** Parámetros que caracterizan el modelo y fuente de información para su parametrización.

| <b>Parámetro</b>             | <b>Fuente de información</b>                      |
|------------------------------|---|
| Búsqueda de sitio (macho)    | Reglas de decisión - Hipótesis                    |
| Búsqueda de pareja (hembra)  | Reglas de decisión - Hipótesis                    |
| Fecha de llegada             | Empírica (telemetría)                             |
| Fecha migración África       | Empírica (telemetría)                             |
| Preferencia arbustos         | Empírica  |
| Categorización de parche     | Empírica  |
| Productividad                | Empírica  |
| Fecha límite búsqueda pareja | Bibliografía (fecha migración – t cría juveniles) |
| Madurez (edad adulto)        | Bibliografía - observaciones de campo             |
| Área de búsqueda             | Bibliografía-calibración                          |
| Fidelidad de sitio           | Bibliografía-calibración                          |
| Mortalidad adultos           | Bibliografía-calibración                          |
| Mortalidad juveniles         | Bibliografía-calibración                          |
| Movimiento                   | Recorrido aleatorio (limitado por percepción)     |

### Visión general del proceso y secuencia de ejecución

Los principales procesos biológicos representados en el modelo son la migración, la selección de sitio y pareja, la reproducción y la mortalidad. Los modelos que caracterizan los distintos procesos se describen detalladamente en la sección Submodelos.

La actualización de las variables de estado del modelo puede ser asincrónica si un nuevo valor calculado por un proceso es asignado inmediatamente a la variable de estado o sincrónica si los nuevos valores de una variable son guardados hasta que todos los agentes hayan ejecutado el proceso, y son actualizados a la vez (Grimm *et al.* 2006, 2010, Caron-Lormier *et al.* 2008).

El modelo comienza cuando los aguiluchos se encuentran en sus áreas de invernada. Cuando la fecha del modelo (*fecha*) coincide con la fecha de llegada para cada individuo adulto para ese año (*fecha-llegada*), este llega al área de cría, específicamente a un parche al azar en un radio de distancia de su celda de nacimiento (o donde formó pareja el año anterior), siendo este definido por la fidelidad al área de nidificación de la especie (*fidelidad*). El arribo de los individuos a las áreas de cría (España) es de tipo asincrónico ya que algunos individuos llegan antes que otros, lo cual les confiere la ventaja probabilística de tener mayor tiempo de búsqueda de sitio y pareja.

Al llegar a las áreas de cría comienza el proceso de selección de sitio y pareja en el cual los individuos buscan satisfacer sus preferencias en términos de la cobertura de arbustos y la densidad de coespecíficos de un parche (ver submodelo “selección de sitio y pareja”). Básicamente tanto los machos como las hembras presentan reglas de decisión para establecerse y/o formar pareja según una jerarquía de preferencias de calidad de parches percibidos dentro de sus áreas de búsqueda. Mientras los machos buscan un parche para establecerse, las hembras buscan machos ya establecidos para formar pareja. De esta manera los individuos van a preferir asentarse en un parche en condiciones óptimas, luego subóptimas, luego en un parche vacío y por último en un parche saturado.

Los individuos que no consiguen satisfacer sus requerimientos para establecer sitio o pareja durante un día de búsqueda, al día siguiente se mueven a un parche al azar en un radio igual a aquel que se asume los aguiluchos pueden conocer al cabo de un día (*busqueda*) y vuelven a buscar. Esta búsqueda ocurre hasta que el macho se establece en un parche y la hembra forma pareja (deja de buscar cuando encuentra un macho establecido), o hasta que llega la fecha límite de búsqueda, a partir de la cual todos los individuos que no hayan formado pareja pasan a premigrar y no se reproducen ese año.

En todo momento, los parches registran cuántos individuos y parejas están establecidos en ellos y en función de esto y su porcentaje de arbustos, se determina en qué categoría se encuentra en un tiempo dado, en términos de calidad como sitio de reproducción (óptimo, subóptimo, solo o saturado; ver submodelo categorización de parches). Esto le confiere una característica dinámica al ambiente social (número de coespecíficos establecidos) que caracteriza los sitios de reproducción. Los individuos que formaron pareja esperan 15 días desde que la pareja se formó para preguntar al parche donde

están establecidos en qué categoría se encuentra. En función de eso, sortean de una distribución observada su productividad en términos de juveniles que abandonan el nido para ese año (ver submodelo productividad).

Tanto los individuos que se reprodujeron como aquellos que no lo hicieron, al llegar la fecha de comienzo de la migración hacia las áreas de invernada (*migra-africa*) abandonan las áreas de cría. El comienzo de esta migración es de tipo sincrónico. Cuando los individuos comienzan la migración hacia África borran la información de las variables relacionadas con las actividades de búsqueda de pareja y sitio del año anterior y también aquellas relacionadas a la reproducción (e.g. identidad de pareja, arbusto preferido, etc.). En ese momento también sortean nuevamente la fecha en la que llegarán a las áreas de cría el año siguiente.

Cuando llega el último día de cada año, se ejecuta la mortalidad correspondiente a adultos y juveniles de forma sincrónica: la probabilidad de morir es constante en el tiempo y la mortalidad se ejecuta a la vez para todos los individuos.

En cuanto a la edad (años) de los individuos de la población, esta se actualiza de forma asincrónica (en caso de que el individuo esté vivo) cada vez que pasan 365 días de la fecha de nacimiento de cada individuo.

Los juveniles pasan a ser adultos el día que cumplen 2 años e inmediatamente vuelven a una celda al azar en un radio de 10 km de su sitio de nacimiento y comienzan a buscar sitio y/o pareja. Esto implica una penalización desde el punto de vista reproductivo para los juveniles que pasan a adultos ya que los juveniles nacen tardíamente en la temporada reproductiva deben esperar a ese momento para comenzar a buscar. A su vez, no implica que el primer año de reproducción deba ser el mismo para todos los individuos, sino que a partir de los 2 años pueden reproducirse.

### Conceptos de diseño

*Principios básicos.*- Los principios básicos que rigen el modelo están relacionados con el efecto de las decisiones comportamentales individuales en la determinación de patrones de ocupación del territorio. En particular, las decisiones individuales están principalmente asociadas a la disponibilidad y calidad de parches y a la forma en la que esta varía con la densidad de coespecíficos (Rosenzweig 1991, Stephens & Sutherland

1999, Soutullo *et al.* 2006). Se han descrito distintos mecanismos ecológicos que pueden dar cuenta de patrones de distribución de las poblaciones influenciados por la presencia de coespecíficos como el “efecto buffer” (Brown 1969, Gill *et al.* 2001) y el efecto "Allee" (Allee 1949, Courchamp *et al.* 2008). En el contexto de una población en crecimiento, si los individuos se benefician de la presencia de coespecíficos, el grado en el que un parche va a ser adecuado para el establecimiento va a variar de forma no lineal, en función tanto del número de coespecíficos, como de la calidad del parche. En dicho escenario existe una densidad óptima a tamaños poblacionales intermedios y por lo tanto los individuos van a preferir asentarse en parches donde con su presencia, la densidad este cercana al óptimo (Soutullo *et al.* 2006).

*Emergencia.-* Las dinámicas poblacionales emergen del comportamiento de los individuos y de la interacción de los estos con el ambiente. El ciclo de vida de la especie está mayormente descrito en base a reglas empíricas que derivan de funciones de distribución de frecuencias estimadas para la población de estudio (e.g. fechas de llegada, preferencias de arbustos, productividad). La probabilidad de muerte es constante e impuesta (no emergente) en base a estimaciones empíricas para esta población.

Se propone que a partir de un modelo de simulación en el que los individuos seleccionen los sitios de reproducción en función del tipo de hábitat y de la presencia de coespecíficos, es posible generar patrones emergentes de crecimiento demográfico y expansión espacial similares a los observados en la población de estudio.

Los patrones más importantes que se espera emerjan de las decisiones de los individuos son:

- Un número de parejas establecidas similar al observado en la naturaleza en el período 1992 - 2011. Este patrón se espera que emerja principalmente del tamaño poblacional y de la productividad diferencial asociada a las condiciones de los sitios de reproducción donde se establecen los individuos en términos de cobertura de arbustos y densidad de coespecíficos.
- Un patrón espacial de distribución de sitios de nidificación ocupados por parejas reproductoras similar al observado en la naturaleza. Este patrón se espera que emerja principalmente del tamaño poblacional, de las reglas de movimiento de

los individuos, de la distribución espacial de sus preferencias en el espacio un tiempo dado y del área que pueden percibir los individuos mientras buscan sitio para establecerse y pareja.

- Un aumento en 1) la fecundidad media de la población y 2) la proporción de individuos adultos emparejados durante los primeros años de crecimiento poblacional, seguido luego por una declinación en estos parámetros a medida que los sitios de nidificación ocupados comienzan a saturarse. Este patrón se espera que emerja de los efectos densodependientes (efecto buffer y efecto Allee) que operan a nivel de parche y su relación con el tamaño poblacional.
- Una secuencia en la dominancia en la proporción de parejas nidificando en las distintas categorías de calidad de parche, de manera que: primero está dominada por parejas nidificando en condiciones óptimas y solas, y a medida que aumenta el tamaño poblacional pasa a estar dominada por parejas nidificando en condiciones saturadas y subóptimas. Esto determina una disminución en la productividad media de la población.

*Adaptación.* – Los individuos toman decisiones en relación a la selección de sitio y pareja buscando maximizar su adecuación biológica. Los resultados de estas decisiones determinan la productividad de los individuos de la población así como su distribución espacial cada año. Las reglas de decisión están relacionadas con el porcentaje de arbustos y con el número de individuos que ocupan cada celda. Si bien el porcentaje de arbustos es constante en el tiempo, el número de individuos establecidos en un parche varía en cada día ya que los individuos que están buscando sitio y pareja se mueven por el paisaje. Esta dinámica de movimiento, búsqueda y priorización en el marco de las condiciones disponibles cambiantes en función de un sistema de preferencias por parte de los individuos determinan un comportamiento adaptativo.

*Objetivos.* – El objetivo de los individuos y por lo tanto, de sus comportamientos, es aumentar su adecuación biológica, el cual en el modelo es representado por el número de juveniles que cada pareja produce cada año. Los criterios utilizados por los individuos para decidir entre diferentes alternativas están relacionados con la calidad de cada parche en términos de cobertura de arbustos y densidad de coespecíficos. Los individuos prefieren establecerse donde su adecuación biológica es óptima, si no existe

esa posibilidad en su área de búsqueda elige establecerse en un sitio subóptimo, un sitio vacío y por último un sitio saturado.

*Aprendizaje.* – No se incorpora ningún comportamiento de aprendizaje en el modelo.

*Percepción.* – Los individuos son capaces de percibir y considerar en sus decisiones el porcentaje de cobertura de arbustos y el número de individuos y parejas presentes en cada celda dentro de un radio de búsqueda (*busqueda*) cuyo centroide es la posición del aguilucho en un tiempo dado. Esto determina que los individuos puedan tomar decisiones subóptimas dada su limitada percepción del paisaje. Los machos además de percibir el porcentaje de arbustos de las celdas donde pretenden establecerse también pueden censar el número de machos que se encuentran en un radio equivalente a su territorio. Si el número de machos en dicho radio supera cierto número máximo que el territorio puede sostener (el máximo observado en la naturaleza) el macho que se encuentra buscando sitio no se establece ya que puede sufrir efectos negativos relacionados a la competencia por recursos (e.g. alimentos). Las hembras son capaces de percibir la calidad de los parches en función del porcentaje de arbustos y el número de parejas establecidas, si un macho está establecido en un territorio, y a su vez si está soltero o no. Es interesante notar que las parejas, una vez formadas, esperan 15 días para “sortear” su productividad en función de qué condiciones existen en ese momento en el parche en el que están establecidas. Sin embargo, las parejas, una vez que se establecen (seleccionan sitio) no pueden predecir con exactitud las condiciones que van a experimentar en el futuro (productividad). Por ejemplo, una pareja puede establecerse en un parche en condiciones óptimas y reproducirse en un parche saturado debido a que se establecen allí más parejas.

*Interacción.* – Formación de pareja. Se asume que las parejas se forman automáticamente cuando una hembra se establece en un parche en el que se encuentra un macho soltero. Esta interacción modifica y combina el estado de ambos individuos de solteros a emparejados. La formación de pareja representa una interacción directa entre los individuos, probabilísticamente relacionada con la productividad diferencial de los individuos de la población según las condiciones ambientales que caractericen la celda en la que se formó una pareja (porcentaje de arbustos y densidad). En este sentido, otros efectos de la interacción entre individuos son modelados indirectamente a través del efecto de la presencia de coespecíficos en los parches (efecto Allee y efecto Buffer).

Esta interacción ocurre entre vecinos de la misma celda y entre machos potenciales competidores en sus áreas de acción (6 km de radio). Debido a la relación en forma de campana entre la densidad y la productividad, la presencia de otras parejas en cada celda de la grilla puede ser favorable o desfavorable para el conjunto de individuos allí establecidos (Soutullo *et al.* 2006). A su vez, los aguiluchos interactúan con los parches ya que los parches varían su categoría de calidad en función del número de individuos que allí estén establecidos un año dado.

*Estocasticidad.* – Los parámetros demográficos y comportamentales están representados en forma de funciones de distribución de probabilidades empíricas. Los individuos sortean de distribuciones de probabilidad empírica procesos importantes para el modelo como ser las fechas de llegada a las áreas de cría, la productividad de cada pareja según las condiciones del parche donde se han establecido (óptimo, subóptimo, etc.). A su vez, el movimiento de los aguiluchos en el área de cría se da al azar (excepto cuando seleccionan un parche dentro de sus áreas de búsqueda), moviéndose por día a una celda dentro del rango de *búsqueda* que ellos pueden percibir. Esto es así para incorporar variabilidad individual y debido a que el foco del modelo en fenómenos emergentes a nivel poblacional, no individual.

*Colectivos.* – El modelo no considera colectivos.

*Observaciones.* - Cada año el programa guardará una tabla con información demográfica, espacial e individual. Durante las simulaciones se colectan los siguientes datos cada año con el fin de parametrizar y validar el modelo: la abundancia poblacional de aguiluchos, la proporción de sexos, la edad máxima de los individuos, el número de parejas, el número de parches ocupados, la proporción de individuos emparejados y el número de parejas que nidifican en cada categoría (óptimo, subóptimo, solo, saturado). A su vez, se registrará la productividad de todas las parejas por año, a fin de estimar la fecundidad media de la población a lo largo del tiempo y su relación con el tamaño poblacional. Por último, se colectarán los datos de ubicación en el espacio (coordenadas UTM) de todas las parejas que se encuentren nidificando cada año.

### Iniciación

El modelo va a ser iniciado con una población compuesta por 32 individuos Aguiluchos Cenizos adultos, 16 hembras y 16 machos (16 potenciales parejas). Estos valores

corresponden a aquellos registrados para la población original de la provincia de Castellón en el año 1992 (Limiñana *et al.* 2006). El modelo va a presentar una duración establecida (20 años para la validación y 50 años para la evaluación de predicciones generales). El porcentaje de cobertura de arbustos de cada celda de la grilla corresponde a la proporción del ambiente arbusto en relación a todos aquellos hábitats no arbustivos. Este porcentaje fue calculado a partir de la información existente en el mapa de ambientes Corine Land Cover para España (CLC 2000).

### Submodelos

#### *Búsqueda de sitio y pareja*

##### Macho (elige sitio)

Vuelve a una celda al azar en un radio de 10 km de su sitio de nacimiento o en un radio de *fidelidad* de su sitio de reproducción del año anterior.

##### Búsqueda:

- a. Muestra de distribución empírica de frecuencias de ocupación en función de densidad de arbustos y determina % preferido para esa instancia de búsqueda: rangos 1-39, 40-70 y 71-100 (Limiñana *et al.* 2011).
- b. Pregunta si hay más de 40 machos en un radio de 6 km (área ) de la celda donde se encuentra
  - a. Si hay, se mueve a una celda al azar en un radio de *busqueda* y vuelve a preguntar
  - b. Si no hay, comienza a buscar sitio para establecerse (c)
- c. Pregunta si hay celdas con su cobertura de arbustos preferida en el área de búsqueda
  - a. Si no hay, pasa un día, se mueve a una celda al azar en un radio de *busqueda* y vuelve a preguntar
  - b. Si hay, pregunta si hay una celda con número de machos óptima

- a. Si hay, se establece y espera ser elegido por una hembra
- b. Si no hay, pregunta si hay una celda con número de machos subóptimo
  - a. Si hay, se establece y espera ser elegido por una hembra
  - b. Si no hay, pregunta si hay una celda vacía
    - a. Si hay, se establece y espera ser elegido por una hembra
    - b. Si no hay, pregunta si hay una celda con número de machos saturado
      - a. Si hay, se establece y espera ser elegido por una hembra
      - b. Si no hay, pasa un día, se mueve una celda al azar en un radio de *busqueda* y vuelve a preguntar

Los machos que no se establecen o no son elegidos antes de *fecha-limite* comienzan la premigración y no se reproducen ese año.

Hembra (elige sitio y pareja)

Vuelve a una celda al azar en un radio de 10 km de su sitio de nacimiento o en un radio de *fidelidad* de su sitio de reproducción del año anterior.

Búsqueda:

- a. Pregunta si hay celdas con machos adultos solteros establecidos en su área de búsqueda
  - a. Si no hay, pasa un día, se mueve una celda al azar en un radio de *busqueda* y vuelve a preguntar

- b. Si hay, pregunta si hay una celda con condiciones óptimas que tenga macho soltero
  - a. Si hay, se establece y forma pareja con un macho soltero
  - b. Si no hay, pregunta si hay una celda con condiciones subóptimas que tenga macho soltero
    - a. Si hay, se establece y forma pareja con macho soltero
    - b. Si no hay, pregunta si hay una celda que tenga un solo macho soltero establecido
      - a. Si hay, se establece y forma pareja con ese macho soltero
      - b. Si no hay, pregunta si hay una celda condiciones saturadas que tenga macho soltero
        - a. Si hay, se establece y forma pareja con macho soltero
        - b. Si no hay, pasa un día, se mueve una celda al azar en un radio de *busqueda* y vuelve a preguntar

Las hembras que no forman pareja antes de *fecha-limite* comienzan la premigración y no se reproducen ese año.

#### *Llegada a áreas de cría*

Los individuos adultos llegan a las áreas de cría en fecha *fecha-llegada*. Esta variable se estimó considerando tanto la duración de la migración hacia a los sitios de invernada (África) como la duración de la invernada y la duración de la migración hacia las áreas de cría (Castellón). Este período dura entre 215 y 265 días. Los individuos sortean con probabilidad uniforme su fecha de llegada sumando un valor entre 215 y 265 días a la fecha de comienzo de la migración a África. Dado que la migración a África ocurre para

todos los individuos el día 250 de cada año, los aguiluchos llegarían a las áreas de cría entre los días 100 y 150.

#### *Fecha límite búsqueda de sitio y pareja*

La fecha límite para búsqueda de sitio y pareja toma el valor del día 190 todos los años ya que los individuos que formen pareja requieren de al menos 60 días para que las crías que nacen ese día cuenten con el tiempo necesario para alcanzar la independencia antes de migrar (tiempo eclosión 30 días, Arroyo et al 2004; tiempo independencia 30 días, Arroyo *et al.* 2002). Esto permite que todos los juveniles puedan comenzar la migración hacia África el día 250.

#### *Comienzo migración áfrica*

El comienzo de la migración hacia África se da el día 250 todos los años. Los individuos que no formaron pareja comienzan la etapa de premigración primero, luego comienzan la premigración los individuos que se reprodujeron primero y por último aquellos que se reprodujeron al final de la época reproductiva. Si bien la premigración en este modelo no implica ningún proceso particular para los individuos permite que todos los individuos comiencen la migración hacia África al mismo tiempo.

#### *Formación de pareja*

Si en alguna de las instancias de búsqueda descritas anteriormente se forma una pareja

Ambos individuos cambian el estado de la variable *soltero?* de Verdadero a Falso.

Se asigna automáticamente el valor de la variable *id* del individuo con el que forma pareja a la variable *id-pareja* de cada individuo de la pareja. A partir del momento que se forma la pareja comienza a contar los 15 días que espera la pareja antes de muestrear probabilidad.

#### *Categorización de parches*

Los parches se categorizan en cada día en función del porcentaje de arbustos *cobertura-arbustos* y del número de parejas establecidas *numero-parejas* en caso de las hembras y número de machos en caso de los machos. La categorización se rigió según las

combinaciones de escenarios que se observan en la tabla A3. Cuando termina la época reproductiva se reinician los valores asignados a aquellos parches ocupados.

**Tabla A3.** Categorías de calidad de parche definidas en base a cambios en la productividad observados en rangos de densidad de parejas establecidas en celdas con diferentes porcentajes de arbustos. Los rangos representan el número de parejas establecidas.

| Categoría | Cobertura arbustos |             |              |
|-----------|--------------------|-------------|--------------|
|           | 1 – 39 (%)         | 40 – 70 (%) | 71 – 100 (%) |
| Óptimo    | 2 - 4              | 2 - 4       | 2 - 5        |
| Subóptimo | 5 - 6              | 5 - 8       | 6 - 12       |
| Solo      | 1                  | 1           | 1            |
| Saturado  | > 6                | > 8         | > 12         |

### Productividad

Las hembras muestrean su *productividad* de tabla A4 en función la categoría del parche en la que se encuentra el día de su reproducción. A lo machos que se encuentren en pareja se les asigna la productividad de la hembras con las que forman pareja.

**Tabla A4.** Distribución de frecuencia de productividad para cada categoría de porcentaje de arbustos y categoría de calidad de parche. Los valores representan la probabilidad de que una pareja nidificando en cada categoría de calidad produzca entre 0 y 5 juveniles.

| Productividad            | Cobertura arbustos |      |      |      |      |      |             |      |      |      |      |      |              |      |      |      |      |      |
|--------------------------|--------------------|------|------|------|------|------|-------------|------|------|------|------|------|--------------|------|------|------|------|------|
|                          | 1 – 39 (%)         |      |      |      |      |      | 40 – 70 (%) |      |      |      |      |      | 71 – 100 (%) |      |      |      |      |      |
|                          | 0                  | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 0           | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 0            | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    |
| <b>Categoría parches</b> |                    |      |      |      |      |      |             |      |      |      |      |      |              |      |      |      |      |      |
| Óptimo                   | 0.38               | -    | 0.08 | 0.25 | 0.25 | 0.04 | 0.24        | 0.05 | 0.14 | 0.37 | 0.19 | 0.02 | 0.31         | 0.04 | 0.16 | 0.2  | 0.25 | 0.04 |
| Subóptimo                | 0.33               | 0.08 | -    | 0.50 | -    | -    | 0.48        | 0.04 | 0.09 | 0.26 | 0.09 | 0.04 | 0.31         | 0.07 | 0.29 | 0.21 | 0.12 | -    |
| Solo                     | 0.26               | 0.07 | 0.11 | 0.26 | 0.15 | 0.14 | 0.5         | -    | 0.14 | -    | 0.14 | 0.21 | 0.17         | 0.08 | -    | 0.33 | 0.25 | 0.17 |
| Saturado                 | 0.54               | 0.04 | 0.08 | 0.22 | 0.10 | 0.02 | 0.54        | 0.04 | 0.08 | 0.22 | 0.10 | 0.02 | 0.54         | 0.04 | 0.08 | 0.22 | 0.10 | 0.02 |

## Bibliografía apéndice 1

- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T. & Schmidt K.P. 1949. Principles of animal ecology. Saunders, Philadelphia.
- 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.
- Arroyo B.E., García J.T. & Bretagnolle V. 2004. Montagu's Harrier. BWP Update 6: 41–55.
- Brown J.L. 1969. Buffer effect and productivity in Tit populations. *American Naturalist* 103: 347–354.
- Caron-Lormier G., Humphry R.W., Bohan D.A., Hawes C. & Thorbek P. 2008. Asynchronous and synchronous updating in individual-based models. *Ecological Modelling* 212: 522–527.
- CLC. 2000. Corine Land Cover map for Spain. <http://dataservice.eea.europa.eu/dataservice/> (Acceso 16 Febrero del 2007).
- Courchamp F., Berec L. & Gascoigne J. 2008. Allee Effects in Ecology and Conservation. Oxford University Press. Oxford.
- Gill J.A., Norris K., Potts P.M., Gunnarsson T.G., Atkinson P.W. & Sutherland W.J. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* 412: 436–438.
- Grimm V. & Railsback S.F. 2005. Individual-based Modeling and Ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Grimm V., Berger U., Bastiansen F., Eliassen S., Ginot V., Giske J., Goss-Custard J., Grand T., Heinz S.K., Huse G., Huth A., Jepsen J.U., Jørgensen C., Mooij W.M., Müller B., Pe'er G., Piou C., Railsback S.F., Robbins A.M., Robbinsk M.M., Rossmannith E., Rüger N., Strand E., Souissim S., Stillman R.A., Vabø R., Visser U. & DeAngelis D. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198: 115–126.
- Grimm V., Berger U., DeAngelis D.L., Polhill J.G., Giske J. & Railsback S.F. 2010. The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling* 221: 2760–2768.
- Limiñana R., Surroca M., Miralles S., Urios V. & Jiménez J. 2006. Population trend and breeding biology of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in a natural vegetation site in Northeast Spain. *Bird Study* 53: 126–131.
- Limiñana R., Arroyo B.E., Surroca M., Urios V. & Reig-Ferrer A. 2011. Influence of habitat on nest location and reproductive output of Montagu's Harriers breeding in natural vegetation. *Journal of Ornithology* 152: 557–565
- Railsback S.F. & Grimm V. 2012 Agent-based and individual-based modeling: a practical introduction. Princeton University Press, Princeton.
- Rosenzweig, M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist* 137: S5–S28.
- Soutullo A., Limiñana R., Urios V., Surroca M. & Gill J.A. 2006. Density-dependent regulation of population size in colonial breeders: Allee and buffer effects in the migratory Montagu's Harrier. *Oecologia* 149: 543–552.

Stephens P.A. & Sutherland W.J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 401–405.