

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Dinámica poblacional del Gavilán de Galápagos (*Buteo galapagoensis*) en la isla Santa Fe:  
efectos del clima, estructura del hábitat y presencia-ausencia de cabras sobre la reproducción y  
sobrevivencia

Disertación previa a la obtención del título de Magister en Biología de la Conservación

Gabriela Toscano Montero

Quito, 2014

Certifico que la disertación de Maestría en Biología de la Conservación de la candidata Gabriela Toscano Montero ha sido concluida con las normas establecidas; por lo tanto puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Quito, 14 de octubre de 2014

Dr. Tjitte de Vries

Director de la disertación

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por los fondos para este proyecto.

A mi director de tesis Tjitte de Vries quien ha sido un gran mentor y amigo, gracias por su guía, apoyo y por permitirme continuar con el estudio de su amado Gavilán.

A las personas que trabajaron en el campo: Paolo Piedrahita, Pablo Sánchez, Diego Alarcón, Andrés Morabowen, Josué Arteaga.

Al Parque Nacional Galápagos por facilitarnos los permisos de investigación. A la Estación Científica Charles Darwin por la colaboración logística.

A la Dra. Patricia Parker por su ayuda en los primeros años de este estudio y por proporcionarnos los anillos de marcaje.

Al Dr. Pierre-Ives Henry por su ayuda en el manejo del programa Mark.

A mi familia por su apoyo incondicional durante toda mi carrera.

A Pablo Sánchez.

## Tabla de contenido

LISTA DE FIGURAS .....	vii
LISTA DE TABLAS .....	viii
LISTA DE ANEXOS .....	ix
1. Resumen .....	1
2. Abstract .....	2
3. Introducción .....	3
3.1 El gavián en la isla Santa Fe .....	4
3.2 Influencia del clima en las dinámicas poblacionales. ....	5
3.3 Hábitat.....	6
3.4 Implicaciones para la conservación .....	7
3.5 Hipótesis .....	8
4. Objetivos. ....	9
4.1 Objetivo general.....	9
4.2 Objetivos específicos .....	9
5. Metodología .....	10
5.1 Área de estudio .....	10
5.2 Métodos .....	10
5.3 Análisis: .....	11
5.3.1 Territorios .....	11
5.3.2 Sobrevivencia .....	11
5.3.3 Reproducción.....	13
5.3.4 Comparación con y sin cabras .....	13
6. Resultados .....	14

6.1	Tamaño de territorios.....	14
6.3	Sobrevivencia: Modelos de CMR.....	15
6.4	Efectos del clima en la sobrevivencia.....	15
6.5	Sobrevivencia de adultos .....	15
6.6	Reproducción.....	16
6.7	Sobrevivencia en juveniles .....	16
6.8	Comparaciones de las poblaciones de gavilanes antes y después de la erradicación de cabras 16	
7.	Discusión.....	18
7.1	Tamaño de territorios y estructura del hábitat .....	18
7.2	Sobrevivencia.....	18
7.3	Reproducción .....	20
7.4	Gavilanes y cabras .....	21
8.	Conclusiones .....	23
9.	Recomendaciones.....	24
10.	Referencias bibliograficas .....	25
11.	Figuras .....	33
12.	Tablas .....	45
13.	Anexos.....	48

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la isla Santa Fe.....	33
Figura 2. Territorios de gaviñanes y cambios en los tamaños y composición a lo largo de los seis años de estudio.. .....	34
Figura 3. Diferenciación en cuatro clases de edades en el gaviñán de Galápagos .....	35
Figura 4. Método de captura del gaviñán de Galápagos utilizando una vara con lazo. ....	36
Figura 5. Gaviñán posado sobre carne de chivo.....	36
Figura 6. Tipos de hábitat clasificados según la cobertura vegetal .....	37
Figura 7. Precipitación anual desde 1990 hasta 2013.....	38
Figura 8. Territorios del gaviñán clasificados según la vegetación dominante.....	38
Figura 9 Territorios de gaviñanes con actividad reproductiva .....	39
Figura 10. Función de correlaciones cruzadas (CCF) entre el tamaño poblacional y el índice de ENSO.....	40
Figura 11. Supervivencia de gaviñanes adultos con barras de error. ....	41
Figura 12. Supervivencia de adultos con respecto al índice de ENSO.....	41
Figura 13. Número de territorios en reproducción en función de a) temperatura y b) precipitación en los primeros meses del año. ....	42
Figura 14. Supervivencia de gaviñanes juveniles con barras de error. ....	43
Figura 15. Número de gaviñanes registrados en los censos cada año. ....	43
Figura 16. Reproducción (nidadas) de los gaviñanes en los años a) 1969 y b) 2011, con los patrones de lluvia mensuales. ....	44

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Modelos estimando la probabilidad de sobrevivencia ( $\Phi$ ) y recaptura ( $p$ ) de adultos en función de edad, poliandría hábitat y factores climáticos.....	45
Tabla 2. Resultados de las regresiones de reproducción en función de a) precipitación y de b) temperatura .....	46
Tabla 3. Modelos estimando la probabilidad de sobrevivencia ( $\Phi$ ) y recaptura ( $p$ ) de juveniles en función de sexo y clima.....	47

## LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Resultados de la prueba de bondad de ajuste para: a) adultos y b) juveniles . . . . .	48
Anexo 2. Resultados de la prueba de correlaciones cruzadas entre el tamaño poblacional de gaviñanes en Santa Fe y el índice de ENSO, con retraso de tiempo. . . . .	49
Anexo 3. Estimados del promedio de los modelos de sobrevivencia evaluados para adultos ..	50
Anexo 4. Estimados del promedio de modelos de sobrevivencia evaluados para juveniles. ....	51
Anexo 5. Prueba de Kruskal-Wallis para evaluar la relación entre el tipo de hábitat y el área de los territorios. . . . .	52

## 1. Resumen

El gavián de Galápagos es el único rapaz diurno que habita en ocho islas del archipiélago. Está catalogado como vulnerable por la UICN debido a que sus poblaciones son pequeñas, aisladas genéticamente y con poca migración entre islas. Las variaciones climáticas en Galápagos, especialmente relacionadas con el fenómeno de El Niño, han afectado varias poblaciones animales y vegetales. Utilizando información de ocho años de censos en la isla Santa Fe, comparé los cambios en el área y utilización de los territorios por parte de gavilanes adultos. Analicé los patrones de sobrevivencia usando modelos de captura-marca-recaptura en el programa Mark y evalué la contribución de variables ambientales con retraso de tiempo y el tipo de hábitat en la dinámica poblacional del gavián. Los resultados muestran que para los 19 territorios encontrados, el área se ha mantenido constante para la mayoría, excepto dos territorios poliándricos que ampliaron su área en 2007, ocupando áreas que permanecieron vacíos. Este resultado podría estar relacionado con un bajo número poblacional. La sobrevivencia de juveniles fue entre el 43 % y 87 %, menor que la sobrevivencia de adultos que fue entre 61 % y 92 %. La sobrevivencia de adultos en los años 2001, 2007 y 2009 fue alrededor del 90 %, mientras que en los años 2010, 2011 y 2012 se registraron sobrevivencias más bajas, entre 60 % y 80 %. Los resultados sugieren que el índice de ENSO podría ser un buen predictor de la sobrevivencia de gavilanes adultos en Santa Fe, así como también la edad a la que fueron marcados y el tipo de hábitat donde se ubican los territorios. La precipitación en los primeros meses del año mostró estar relacionada positivamente con la reproducción, posiblemente como consecuencia del aumento en la cantidad de alimento disponible. No encontré relación entre el tamaño poblacional y la presencia o ausencia de cabras en Santa Fe, pero no podemos hacer ninguna conclusión dada la escasez de datos disponibles para los años con cabras. Los resultados apoyan la predicción que la sobrevivencia de los gavilanes en Santa Fe podría estar afectada positivamente por eventos climáticos cálidos y negativamente con eventos fríos. Disminuciones en los valores de sobrevivencia podrían llevar a un decrecimiento poblacional, por lo que las estrategias de conservación deben enfocarse en mantener valores altos de sobrevivencia en adultos.

## **2. Abstract**

The Galapagos hawk is the only diurnal raptor that inhabits eight islands of the archipelago. It is placed under the vulnerable category by the IUCN due to its small, genetically isolated populations and with low migration between islands. Climatic variations in Galapagos, specially related with El Niño events, have affected several animal and plant populations. Using information from eight year censuses in Santa Fe Island, I compared changes in territory area and use of adult hawks. I analyzed survival patterns using capture-mark-recapture models in the program Mark and evaluated the contribution of climatic variables with time lag and habitat type on hawk population dynamics. The results show that of the 19 territories found, their area remained constant in most territories, with the exception of two polyandric territories which increased their area in 2007, occupying areas that remained empty. These results might be related to a low population size. Juvenile survival was between 43 % and 87 %, lower than adult survival which was between 61 % and 92 %. Adult survival in 2001, 2007 and 2009 was about 90% whereas in 2010, 2011 and 2012 I registered lower survival, between 60 % and 80 %. The results suggest that the ENSO index might be a good predictor of adult survival in Santa Fe, as well as age of marking and territory habitat. Precipitation on the first months of the year showed a positive relationship with reproduction, possibly as consequence of increased food supply. I did not find any relationship between population size and presence or absence of goats in Santa Fe, but we cannot make any conclusions since the data for the years with goats was scarce. The results support the prediction that survival of the hawks in Santa Fe might be affected positively with warm climatic events and negatively with cold climatic events. Decreases in values of adult survival could lead to a population decrease. Conservation strategies should focus on the maintenance high values of adult survival.

### 3. Introducción

El gavilán de Galápagos (*Buteo galapagoensis*) es el único rapaz diurno del archipiélago. Llegó a las islas hace 300.000 años a partir del migrante boreal *Buteo swainsoni*, siendo uno de los vertebrados más recientes en aparecer en el archipiélago (Bollmer *et al.*, 2006). Actualmente habita ocho islas: Pinta, Marchena, Santiago, Pinzón, Isabela, Fernandina, Santa Fe y Española, con registros esporádicos en Santa Cruz. Fue extirpado de San Cristóbal, Floreana y Baltra. La migración entre islas es baja ya que la mayoría de especies del género *Buteo* no cruza grandes cuerpos de agua (Kerlinger, 1985). Las poblaciones en las islas son pequeñas y aisladas genéticamente con esporádicos contactos de individuos entre islas (Bollmer *et al.*, 2003). Con hábitos generalistas, el gavilán de Galápagos ocupa cualquier tipo de hábitat y se alimenta de una gran variedad de presas (de Vries, 1973, 1975, 1976; Faaborg y Bednarz, 1990).

La organización social del gavilán de Galápagos es poco común en rapaces, conocida como poliandria cooperativa (Faaborg y Patterson, 1981), que consiste en grupos de una hembra con dos o tres machos comúnmente, con registros de hasta ocho (DeLay *et al.*, 1996). La poliandria cooperativa se caracteriza por el aporte igualitario de los machos en la protección del territorio, alimentación de las crías y cópula (Faaborg *et al.*, 1995). Los grupos poliándricos están formados por individuos no emparentados que permanecen constantes durante varias temporadas reproductivas (Faaborg, 1986). Producen de una a tres crías al año, las cuales se dispersan de su territorio a los tres o cuatro meses para formar grupos de juveniles no reproductores. A los cuatro años alcanzan la madurez y buscan formar su territorio de reproducción (Faaborg *et al.*, 1995).

Históricamente el gavilán ha sido considerado como amenaza por los habitantes de las islas, llegando a desaparecer las poblaciones de San Cristóbal, Floreana, Baltra y probablemente Santa Cruz (de Vries, 1973). También se considera como amenaza los bajos números poblacionales y la poca diversidad genética (Bollmer *et al.*, 2005), lo que pone al gavilán de Galápagos en la lista de especies vulnerables de la UICN (Birdlife International, 2013). Adicionalmente, la susceptibilidad a enfermedades (Whiteman *et al.*, 2006) y la sensibilidad a actividades humanas (de Vries, 1984; Faaborg, 1984) aumentan el riesgo para esta especie.

A partir de 1965 se iniciaron los estudios sobre la biología reproductiva y hábitos alimenticios del gavián de Galápagos (de Vries, 1973), y han sido abundantes los trabajos que, desde entonces, han contribuido a ampliar el conocimiento de la historia natural de este gavián (Faaborg *et al.*, 1980; deLay *et al.*, 1996; Whiteman y Parker, 2004; Bollmer *et al.*, 2003, 2005, 2006; Whiteman *et al.*, 2006; Hull *et al.*, 2008; Rivera *et al.*, 2011, 2012).

Se han registrado variaciones grandes en términos de densidad de individuos y parejas reproductivas (Faaborg *et al.*, 1980), así como también en el comportamiento y ecología de las poblaciones en las diferentes islas (Bollmer *et al.*, 2003), lo que ha dado lugar a una serie de interrogantes sobre los factores que restringen a las poblaciones del gavián.

En la isla Santiago, una isla de 585 km<sup>2</sup>, se ha estudiado la sobrevivencia de adultos y juveniles, evidenciando una declinación en la población de individuos no territoriales (flotantes) relacionada con la erradicación de cabras, mientras que no es clara la causa de la declinación en la sobrevivencia de adultos (Rivera *et al.*, 2012).

### **3.1 El gavián en la isla Santa Fe**

De Vries (1973), reporta 17 territorios poliándricos y monogámicos con una extensión casi uniforme, cuyos límites coinciden con accidentes geográficos. La proporción de grupos poliándricos y monogámicos ha sido de alrededor del 50 % (Faaborg *et al.*, 1980; Bollmer *et al.*, 2003), con variaciones anuales por causas todavía poco claras. Los individuos no territoriales están restringidos a las costas o entre los límites de territorios. La mortalidad de estos individuos ha variado de 0 a 33 % en diferentes años (Faaborg y Bednarz, 1990; de Vries, 1973).

La calidad del territorio está determinada principalmente por la lluvia (Faaborg y Bednarz, 1990), que afecta la cantidad de presas disponibles. El éxito reproductivo de los gaviñanes varía con las condiciones climáticas, con un pico de reproducción en años húmedos (de Vries, 1973; Faaborg y Bednarz, 1990).

Los nidos están ubicados sobre rocas, comúnmente en sitios estratégicos con visibilidad de todo el territorio. Ponen de uno a tres huevos los cuales son incubados durante 37-42 días. El gavián es un predador oportunista, alimentándose principalmente de ratones (*Aegialomys*

*galapagoensis bauri*), palomas (*Zenaida galapagoensis*), cucuves (*Nesomimus parvulus*), pinzones (*Geospiza fuliginosa*, *G. scandens*), ciempiés (*Scolopendra galapagoensis*) y ocasionalmente se alimenta de lagartijas (*Microlophus albemarlensis*), iguanas terrestres (*Conolophus pallidus*) y placentas de lobo marino (*Zalophus wollebaeki*) (de Vries, 1973).

### **3.2 Influencia del clima en las dinámicas poblacionales.**

Las variaciones climáticas en las islas Galápagos están influenciadas por varias corrientes oceánicas que causan diferencias en la precipitación, dando lugar a dos estaciones: húmeda y seca (Ader, 2000). El Fenómeno de El Niño (que ocurre irregularmente, ej: 1982-83, 1986, 1996-97), aumenta la precipitación en las islas, afectando dramáticamente a varias poblaciones de animales y plantas (Trillmich y Limberger, 1985; Boersma, 1998; Wikelski y Thom, 2000; Holmgren *et al.*, 2001).

Las variaciones climáticas pueden afectar las poblaciones de aves a través de sus ciclos biológicos (Boyce, 1984). Periodos prolongados de climas severos o eventos climáticos como tormentas pueden afectar directamente el éxito reproductivo y las tasas de mortalidad en las poblaciones (Newton, 1998; McFarlane *et al.*, 2010). Por ejemplo, cambios en la demografía del búho moteado (*Strix occidentalis*) se deben principalmente a variaciones ambientales, incluso sin cambio en el hábitat (Franklin *et al.*, 2000). El éxito de los nidos en el águila calva (*Haliaeetus leucocephala*) es mayor en épocas de primaveras moderadas (Mougeot *et al.*, 2013). En el águila dorada (*Aquila chrysaetos*) las fechas de eclosión y el número de parejas en reproducción se han visto afectadas por la severidad del invierno (Steenhof *et al.*, 1997). La lluvia resultó ser un buen predictor del éxito reproductivo en las poblaciones de *Falco naumanni* en España (Rodríguez y Bustamante, 2003).

Se ha evidenciado también que las lluvias afectan las presas principales de las rapaces, en especial en climas semiáridos, siendo las rapaces que se alimentan de presas grandes las más afectadas por las lluvias (Krüger *et al.*, 2002). En mamíferos pequeños, el exceso de lluvias induce a varias reproducciones en el mismo año (Sheppe, 1972) aumentando la densidad de presas para las rapaces. La variación anual en la intensidad de las lluvias es el factor que domina la demografía de ratas (Madsen y Shine, 1999). De esta manera, se puede usar al clima como un predictor de la densidad de presas para los rapaces (Krüger *et al.*, 2002).

Las lluvias pueden tener un efecto retrasado sobre la población de rapaces. En algunos casos la lluvia del año anterior es la que afecta la densidad de presas y de rapaces (Krüger *et al.*, 2002; Chase *et al.*, 2005). En otra especie (*Somateria mollissima*) se ha visto un retraso de efectos del clima de tres años, indicando una afectación en los primeros años de vida de algunas especies (Jónsson *et al.*, 2013).

A pesar que existe amplia evidencia que las condiciones climáticas en Galápagos afectan las poblaciones de varias especies endémicas (Gibbs *et al.*, 1987; Grant y Grant 1993; Vargas *et al.*, 2006), no se conoce con certeza cómo este fenómeno afecta al éxito reproductivo y sobrevivencia del gavián de Galápagos.

### **3.3 Hábitat**

En el gavián de Galápagos, el tipo de vegetación determina la disponibilidad de sitios de anidación. En las partes altas de las islas, la densa vegetación es una restricción para la construcción de nidos y obtención de presas (Faaborg y Bednarz, 1990).

Cambios en el tipo de hábitat (cantidad y distribución de la cubierta vegetal) también han mostrado tener gran influencia en la demografía de los rapaces, independientemente de la cantidad de presas (Baker y Brooks, 1981). Por ejemplo, declinaciones en el halcón de la pradera (*Falco mexicanus*) están relacionadas con cambios en el hábitat debido a la agricultura y quema de pastizales (Steenhof *et al.*, 1999). La mortalidad en el águila de Bonelli (*Aquila fasciata*) fue mayor en hábitats con agricultura extensiva y bosques y menor en hábitats arbustivos (Carrete *et al.*, 2002).

En las islas Galápagos, debido a la introducción de cabras a comienzos de 1800, la vegetación disminuyó en densidad, permitiendo que el gavián utilice espacios antes restringidos (especialmente observado en la isla Santiago) y facilitando la cacería en espacios abiertos (de Vries, 1975). En varias islas se han realizado programas de erradicación de cabras permitiendo la recuperación de la vegetación y de otras especies animales. Estudios en la isla Santiago sobre los efectos inmediatos de la erradicación de cabras iniciada en gran escala en 2002 muestran una declinación en la sobrevivencia de los gavilanes no reproductores (Rivera *et al.*, 2012). En Santa Fe la erradicación de cabras terminó en 1971 y los cambios en la vegetación todavía se siguen observando (Hamman, 2004; de Vries, 2013); de manera que los estudios en la población

del gavián de esta isla pueden ayudar a entender los efectos a largo plazo de la erradicación de cabras.

Por lo tanto, incluir las variables ambientales y de tipo de hábitat en los análisis de dinámica poblacional pueden ayudar a explicar las variaciones en densidad y mejorar las estimaciones del tamaño poblacional (Ripa y Ives, 2007).

### **3.4 Implicaciones para la conservación**

El entendimiento de las fluctuaciones poblacionales a lo largo del tiempo es un tema central en ecología y conservación. Los cambios poblacionales pueden ser causados por factores dependientes de la densidad, competencia o factores climáticos. Los datos demográficos pueden ayudar a evidenciar los puntos débiles en las historias de vida de las especies y a determinar en qué parámetros los impactos afectan con más fuerza (Hanski, 2001).

La identificación de los factores principales que regulan una población y su magnitud es crucial para evaluar correctamente las tendencias en las poblaciones y elaborar planes de conservación enfocados.

Por la poca movilidad del gavián entre islas, existe una alta endogamia, registrándose una diversidad genética en Santa Fe de  $H = 0.04$  (Whiteman *et al.*, 2006). Al tratarse de una isla pequeña con densidad baja, la población del gavián es altamente susceptible a enfermedades, fijación de alelos deletéreos y eventos climáticos extremos que podrían afectar la sobrevivencia.

La poca variabilidad genética y el tamaño reducido de sus poblaciones tiene un impacto directo en el potencial de las especies endémicas para adaptarse a ambientes cambiantes (Santiago-Alarcón *et al.*, 2006). Cambios en los patrones climáticos, ya sea como parte del ciclo normal o debido a gases de efecto invernadero, y variaciones en la intensidad y frecuencia de los eventos climáticos de El Niño y La Niña, podrían cambiar las tasas de reproducción y sobrevivencia de los gaviñes. Establecer y comprender la contribución de las variables climáticas en la dinámica poblacional permitirá conocer los factores limitantes para la estabilidad y resiliencia de las especies (Hobbs, 2009).

La correcta interpretación de estas contribuciones permitirá identificar puntos de riesgo claves para direccionar los esfuerzos de conservación hacia los aspectos más vulnerables en la dinámica de la especie.

### **3.5 Hipótesis**

El clima (precipitación y temperatura) afecta la sobrevivencia y reproducción del gavilán de Galápagos; existe un rezago de tiempo en los efectos del clima sobre el gavilán.

La estructura del hábitat determina el tamaño de territorios, siendo éstos más grandes en hábitats cerrados, debido a la dificultad de cacería.

## **4. Objetivos.**

### **4.1 Objetivo general**

Determinar los efectos del clima, estructura del hábitat y presencia-ausencia de cabras sobre la sobrevivencia, reproducción y formación de grupos poliándricos en el gavián de Galápagos de la isla Santa Fe.

### **4.2 Objetivos específicos**

Comparar la estructura poblacional del gavián de Galápagos durante ocho años de estudio.

Estimar la influencia de la precipitación y la temperatura en la formación de territorios y reproducción del gavián.

Contrastar el tipo de hábitat dominante con la superficie de cada territorio.

Comparar la población del gavián en años con presencia y ausencia de cabras.

## **5. Metodología**

### **5.1 Área de estudio**

El área de estudio se ubica en la isla no habitada de Santa Fe, Galápagos. Es una isla pequeña con 24.13 km<sup>2</sup> de superficie y una elevación máxima de 259 m.s.n.m. Es una de las islas más antiguas del archipiélago con varios barrancos dividiendo la isla de este a oeste (Figura 1). El clima local es principalmente seco con dos estaciones: cálida y lluviosa de enero a mayo y fría y seca de junio a diciembre (Clark, 1980). La vegetación es típica de zonas áridas, dominada por *Bursera graveolens*, *Opuntia echios*, *Lantana peduncularis*, *Cordia lutea* y *Scalesia helleri* (Wiggins y Porter, 1971).

La presencia de cabras por varias décadas redujo severamente la vegetación, dejando áreas completamente abiertas (Clark, 1980). El Servicio del Parque Nacional Galápagos completó la erradicación de cabras en 1971, a partir de la cual se ha estudiado la recuperación de la vegetación, evidenciando un aumento en la densidad de plantas herbáceas y arbustos después de tres décadas (Hamann, 2004). Se ha registrado alta mortalidad de estas plantas durante largos periodos de sequía (de Vries, 2013). Los tipos de vegetación varían entre abierto, arbustivo y estepas densas (Hamann, 1981).

### **5.2 Métodos**

Realizamos censos anuales durante seis años (2007, 2009-2013), durante la estación reproductiva del gavián, en los meses de julio y agosto. Adicionalmente tomamos en cuenta para los análisis los datos obtenidos por el equipo liderado por la Dra. Patricia Parker y el Dr. Tjitte de Vries en los años 1998 y 2001 donde se marcaron varios individuos. Durante los censos recorrimos toda la isla identificando los territorios ocupados por gavilanes reproductores y zonas sin territorios activos, ocupados generalmente por gavilanes juveniles y flotantes. Visitamos los 17 territorios previamente identificados por de Vries (1973) e identificamos dos nuevos territorios (Figura 2). Durante los censos registramos el número de territorios activos, número de integrantes, edad, sexo y el estado de reproducción (construcción de nido, huevos, pichones, juveniles). Identificamos el sexo de los gavilanes adultos por diferencias en tamaño y peso, la edad fue clasificada en cuatro clases según el patrón de plumaje (de Vries, 1973, Figura 3).

Para capturar los individuos utilizamos carne de chivo como cebo y una vara con lazo. Los

individuos capturados fueron marcados con anillos con un código único colocados en el tarso (Figuras 4 y 5).

Para registrar la presencia de juveniles no territoriales y flotantes colocamos el cebo en lugares que no pertenecían a ningún territorio activo durante dos días, después de los cuales se cambió de lugar el cebo para cubrir toda la isla.

La estructura del hábitat se diferenció mediante el tipo de vegetación dominante en cada territorio (Figura 6 a-c): árboles y arbustos (cerrado), cactus, palosanto (semiabierto), área rocosa con poca vegetación (abierto).

Los datos de precipitación y temperatura se obtuvieron a partir de la estación climática de la Estación Científica Charles Darwin, ubicada en Puerto Ayora, Santa Cruz, a 28 km de Santa Fe (Charles Darwin Foundation, 2014) y los datos climáticos del índice multivariado de ENSO se obtuvieron de la NOAA (National Oceanographic Atmospheric Administration, 2013).

### **5.3 Análisis:**

#### 5.3.1 Territorios

Para definir los tamaños de territorios se utilizó el método de Mínimo Polígono Convexo (Mohr, 1947) y sistemas de información geográfica (Arc GIS) utilizando las coordenadas de avistamiento y captura de los gavilanes durante los censos. Usamos Modelos Lineales Generales y métodos no paramétricos para analizar la asociación entre el tamaño de los territorios con la estructura del hábitat y poliandría.

#### 5.3.2 Sobrevivencia

Mediante modelos de captura-marca-recaptura (McClintock, 2013), estimamos el porcentaje de sobrevivencia ( $\phi$ ) y recaptura ( $p$ ) en base al modelo de Cormack-Jolly-Server para poblaciones abiertas. La sobrevivencia y recaptura son modelados como la función logística:  $\text{logit}\Theta = \beta_0 + \beta_1(X_i)$ , donde  $\beta_0$  es el intercepto,  $\beta$  es el estimador y  $X$  es la covariable (edad, clima, etc.).

Los modelos de captura-marca-recaptura (CMR) permiten estimar los parámetros demográficos (sobrevivencia, reclutamiento y tasa de multiplicación) que actúan en una población natural. Mediante pruebas de bondad de ajuste se estiman los parámetros demográficos con máxima

verosimilitud (Lebreton *et al.*, 1992) y analizamos los datos siguiendo el modelo de Cormack-Jolly-Server. Este modelo se basa en que los animales son capturados en  $k$  ocasiones y marcados. Después de la primera sesión de trampeo, los animales marcados son reavistados y los no marcados son atrapados y marcados. (Cooch y White, 2007).

Los modelos Cormack-Jolly-Server tienen los siguientes supuestos: 1) todos los individuos marcados tienen la misma probabilidad de ser recapturados, 2) todos los individuos tienen la misma probabilidad de sobrevivencia, 3) las marcas no se pierden ni se confunden, 4) las sesiones de trampeo son cortas y los individuos marcados son liberados inmediatamente, 5) la emigración es permanente y, 6) el destino de cada individuo con respecto a la captura es independiente de otros individuos. Para probar estos supuestos y corregir la sobredispersión, calculamos el factor de varianza ( $\hat{c}$ ).

La calidad del ajuste de los datos al modelo general de Cormack-Jolly-Server (Pradel *et al.* 2003) fue comprobada con el programa UCARE versión 2.02 (Choquet *et al.*, 2003).

Los efectos de la estructura del hábitat en la sobrevivencia del gavilán fueron analizados mediante estos modelos utilizando como covariables la poliandría (si pertenece o no a un grupo poliándrico), tipo de hábitat y clima (precipitación, temperatura y el índice de ENSO). Evaluamos 29 modelos en función de las covariables ( $\beta_0 + \beta_1$  (covariable)) y los comparamos con el modelo nulo que implica sobrevivencia constante a lo largo del tiempo (Tabla 1). Los modelos fueron analizados con el programa MARK (Cooch y White, 2007) y evaluados bajo el criterio de información de Akaike (AIC). Se consideraron los modelos con  $\Delta AIC < 2$  como igualmente probables por lo que para eliminar la incertidumbre se realizó un promedio de los modelos en MARK para estimar las probabilidades de sobrevivencia en los gavilanes de Santa Fe.

Los efectos del clima sobre la población de gavilanes se analizaron mediante la función de correlaciones cruzadas (*sample cross correlation, CCF*) en el programa R. Nos basamos en los modelos desarrollados por Seamans y Gutierrez, (2007) para examinar las relaciones entre el clima con y sin retraso de tiempo. Los modelos están basados en los efectos potenciales del clima sobre los gavilanes y sus presas. Las variables climáticas que se identificaron como importantes para la sobrevivencia del gavilán fueron temperatura y precipitación (Franklin *et*

*al.*, 2000; Seamans y Gutierrez, 2007). Con los resultados de las correlaciones construimos los modelos de sobrevivencia en el programa MARK.

La construcción de modelos de sobrevivencia con respecto al clima se basaron en las siguientes hipótesis: 1) Efecto positivo de la lluvia en los primeros meses de año, 2) Efecto negativo de la baja precipitación acumulada (número máximo de años con precipitación menor a 200 mm), tomando en cuenta un promedio anual de precipitación de 357 mm (*climate-data.org*). Para el modelo basado en la hipótesis de efecto negativo de la baja precipitación acumulada, donde se tomó en cuenta el número máximo de años con precipitación menor a 200 mm. La figura 7 muestra los patrones de precipitación anual donde se observa cinco años seguidos (2003-2007) de lluvias menores a 200 mm.

### 5.3.3 Reproducción

Los efectos del clima sobre la reproducción fueron analizados por medio de correlaciones entre los territorios con evidencia de reproducción (huevos, pichones, volantones) en los años 2007-2013 y los datos de temperatura y precipitación. Se evaluaron los modelos basados en las siguientes hipótesis: 1) efecto positivo de alta precipitación de los primeros meses del año ( $\beta_0 + \beta_1 (P_i)$ ,  $\beta_1 > 0$ ) y 2) efecto negativo de temperatura la temporada cálida ( $\beta_0 + \beta_1 (T_s)$ ,  $\beta_1 < 0$ ). Comparamos la reproducción registrada en nuestros censos con los datos de de Vries (1973).

### 5.3.4 Comparación con y sin cabras

Mediante pruebas de  $\chi$  cuadrado comparamos el tamaño poblacional y el número de territorios activos entre los años 2007-2013 con los resultados registrados por de Vries en 1969, época donde estaban presentes las cabras en la isla y 1979, ocho años después de terminada la erradicación de cabras en la isla.

## **6. Resultados**

Durante los seis años de estudio se marcaron 26 individuos junto con 24 marcados con anterioridad por el grupo liderado por Parker y de Vries (1998 y 2001). Se estudiaron 60 gavilanes marcados: 30 juveniles (21 machos y 9 hembras) y 29 adultos (16 machos y 12 hembras, 1 no se logró determinar el sexo), teniendo una proporción de sexos de 2.3 (CI  $\pm$  3.08) para los juveniles y de 1.41 (CI  $\pm$  1.28) para los adultos sesgado hacia los machos. Adicionando los individuos sin marcar obtuvimos una proporción de sexos de 1.77 (CI  $\pm$  0.78) en juveniles y 1.34 (CI  $\pm$  0.41) en adultos, igualmente sesgado hacia los machos.

Los análisis de captura-marca-recaptura se basaron en ocho sesiones de trampeo a lo largo de ocho años (1998, 2001, 2007, 2009, 2010-2013). Cada sesión de trampeo tuvo lugar durante 10 días.

### **6.1 Tamaño de territorios**

El número de territorios aumentó de 17, identificados por de Vries (1973), a 19 en 2013. Además dos territorios poliándricos ampliaron su área ocupando lo que previamente fueron varios territorios individuales: en el año 2010, K, L y N se unieron formando un solo territorio grande y en 2011-2012 M, O y Q.

### **6.2 Tamaño de territorios y estructura del hábitat**

Los 19 territorios fueron clasificados de acuerdo a la vegetación dominante (Figura 8): definimos seis territorios rocosos con escasa vegetación (B, C, D, E, K, N), siete territorios con vegetación dispersa de árboles y arbustos (A, F, G, M, S, L, O) y seis territorios con dominancia de cactus y palosanto (H, I, J, P, R, Q). El promedio de territorios activos (presencia de parejas) cada año fue de 12, siendo el año 2009 el que tuvo el mayor número de territorios activos (14). La actividad reproductiva en cada territorio se observa en la figura 9: el territorio A tuvo más años de reproducción (5) seguido de los territorios E y F (4). El número de territorios poliándricos varió desde uno en 2007 hasta siete en el 2013. Los territorios poliándricos parecen no tener relación con el área que ocupan ( $p = 0.7861$ ).

La superficie de los territorios es más o menos uniforme ( $0.84 \text{ km}^2$ ,  $p = 0.72$ ), con excepción de dos territorios grandes (KLN=  $1.42$  y MOQ=  $2.12 \text{ km}^2$ ). El tamaño de los territorios parece no

depender del tipo de hábitat ( $\chi^2=5.18$ ,  $p=0.075$ , Anexo 5).

### **6.3 Supervivencia: Modelos de CMR**

Registramos 42 capturas únicas, 28 adultos y 14 juveniles. De las 18 recapturas ocho correspondieron a adultos y diez a juveniles. Para los análisis de supervivencia separamos los datos de adultos y juveniles debido a que asumimos que existen diferencias en la supervivencia entre estos dos grupos. Hicimos un análisis preliminar donde no se encontraron diferencias en supervivencia y recaptura entre machos y hembras ( $76.74 \pm 39.52\%$  vs  $76.59 \pm 39.64\%$ , respectivamente), por lo que los modelos de supervivencia se construyeron sin tomar en cuenta el sexo.

Las pruebas de bondad de ajuste resultaron no significativas para el modelo general para los adultos ( $p = 0.538$ ) y juveniles ( $p = 0.203$ ), lo que sugiere que los datos se ajustan al modelo general tanto para adultos y juveniles (Anexo 1). Debido a la estructura social de este gavián, los supuestos 1, 2 y 6 de los modelos CJS descritos en los análisis, podrían no cumplirse, de manera que realizamos una prueba de bondad de ajuste adicional en el programa MARK donde obtuvimos un factor de varianza de  $\hat{c} = 4.979$  que fue corregido para las historias de captura de los datos.

### **6.4 Efectos del clima en la supervivencia**

En el análisis de correlaciones cruzadas, las correlaciones más dominantes entre los datos climáticos del índice de ENSO y el número total de gavianes censados en Santa Fe ocurren entre los valores con retraso de 1, 3 y 4 años (Figura 10, Anexo 2). En estos dos puntos las correlaciones son negativas, indicando que un valor sobre el promedio del índice de ENSO es probable que lleve a un valor bajo el promedio del número de gavianes alrededor 1 y 4 años después.

### **6.5 Supervivencia de adultos**

Del total de 29 modelos puestos a prueba, 9 se ajustaron mejor a los datos (Tabla 1, modelos 1 - 9,  $AIC < 2$ ), estos incluyen la edad aparente de los gavianes (edad desde que fueron marcados), el clima (con retraso de tiempo de tres y cuatro años) y el tipo de hábitat. Entre los modelos que se ajustan mejor a los datos no está incluida la poliandria.

En la figura 11 se observa que las sobrevivencias más altas fueron en los años 2001-2007 ( $\phi=0.92$ ), 2007-2009 ( $\phi=0.90$ ) y 2009-2010 ( $\phi=0.89$ ). Los estimados del promedio de modelos muestran una sobrevivencia entre 61 % ( $\pm 39$  %) y 92 % ( $\pm 7$  %), con probabilidades de captura de 77 %  $\pm 16$  % y 79%  $\pm 16$  % (Anexo 3). En la figura 12 se observa que la sobrevivencia podría estar asociada positivamente con temporadas climáticas cálidas con un retraso de tiempo de tres años ( $R^2 = 0.75$ ).

## **6.6 Reproducción**

Para los análisis de reproducción se tomaron en cuenta los años 2007-2013. Los territorios con reproducción variaron en todos los años, teniendo el número más bajo en el año 2009, con dos vs siete territorios en reproducción en los años 2007 y 2012. Durante los seis años de censos registramos que la puesta de huevos ocurre entre los meses de junio y agosto. En la figura 13a y tabla 2a observamos que no existe evidencia que la alta temperatura durante la época seca afecte la reproducción de los gavilanes ( $p = 0.972$ ), pero sí existe una ligera evidencia que la precipitación de los primeros meses del año tiene un efecto positivo sobre la reproducción de los gavilanes (Figura 13b, tabla 2b,  $R^2 = 0.614$ ,  $p=0.065$ ).

## **6.7 Sobrevivencia en juveniles**

De los 24 modelos analizados, cuatro se ajustaron mejor a los datos, estos incluyen sobrevivencia constante y un efecto del índice de ENSO con 2 años de retraso (Tabla 3, modelos 1-4,  $AIC < 2$ ). En la figura 14 se observa que la sobrevivencia más baja ocurrió del año 2010-2011, donde el 56.8 % de los juveniles murieron o emigraron (Anexo 4). La probabilidad de captura de juveniles está entre 39 %  $\pm 10$  % y 52 %  $\pm 14$  %, sin diferencias entre machos y hembras. El promedio de los modelos en MARK muestra que la sobrevivencia de juveniles está entre 43 % ( $\pm 30$  %) y 86 % ( $\pm 4\%$ ), sin diferencias entre machos y hembras (Anexo 4).

## **6.8 Comparaciones de las poblaciones de gavilanes antes y después de la erradicación de cabras**

Usamos el número total de individuos adultos censados cada año para comparar los tamaños poblacionales entre los diferentes años (Figura 15). El tamaño poblacional más alto se observó en los años 1969, 1979 y 2013 ( $n= 38, 43$  y  $34$ , respectivamente), mientras que los años con registros más bajos fueron 1998 ( $n = 13$ ), 2001 ( $n = 14$ ) y 2007 ( $n = 19$ ). No se encontraron

diferencias significativas entre los tamaños poblacionales de los años 2009-2013 ( $\chi^2= 0.015$   $p> 0.05$ ). El tamaño poblacional registrado en 1969 (año con presencia de cabras en la isla) no mostró diferencias con el año 1979 (seis años después de la erradicación de cabras) ( $\chi^2=0.903$ ,  $p> 0.05$ ). Por el contrario, la población en los años 1998, 2001 y 2007 sí mostró diferencias significativas con respecto a los años posteriores ( $\chi^2=19.9, 14.51, 8.94$ ).

## **7. Discusión**

Los estudios demográficos son una herramienta útil para el entendimiento de los factores que intervienen en la sobrevivencia y reproducción de las especies y para elaborar planes de conservación efectivos (Mills *et al.*, 1999; Wisdom *et al.*, 2000). Es indispensable el correcto entendimiento de los procesos que llevan a cambios en la demografía del gavián de Galápagos y de los parámetros más afectados por estos procesos. Esta información es clave para identificar y anticipar posibles problemas, establecer metas, planes de acción y conservación.

### **7.1 Tamaño de territorios y estructura del hábitat**

El área de los territorios monitoreados se ha mantenido prácticamente uniforme desde que fueron inicialmente descritos en 1969 (de Vries, 1973), con un promedio de 0.84 km<sup>2</sup>. La variación en el área de los territorios grandes KLN y MOQ, con respecto al resto de territorios más pequeños, podría deberse a la disponibilidad de espacio (Faaborg *et al.*, 1980), en este caso probablemente a causa de la falta de hembras reproductivas, como consecuencia del bajo número poblacional en el año 2007. Todavía existe incertidumbre en cuanto a la calidad de hábitat que ocupan los diferentes territorios; la clasificación de tipo de hábitat que utilizamos podría no ser muy precisa para determinar la calidad, por lo que es necesario buscar otros métodos de clasificación y evaluar nuevamente con respecto al tamaño de los territorios.

El método utilizado para estimar el tamaño de los territorios, si bien es útil para determinar áreas en base a pocos puntos de observación, no proporciona información sobre las áreas dentro del territorio que son utilizadas con más frecuencia (Burgman y Fox, 2003), lo cual podría indicar los espacios dentro del territorio con mayor disponibilidad de alimento.

Durante los años de estudio registramos entre 11 y 14 territorios activos; en el estudio realizado por deLay *et al.*, (1996), se registraron 14-16 territorios en la isla y de Vries (1973) describe 16-17 territorios, lo que sugiere que durante los últimos años el número de parejas reproductivas ha disminuido, seguramente como consecuencia del bajo número poblacional registrado en 2007.

### **7.2 Sobrevivencia**

La sobrevivencia de los gaviñanes adultos y juveniles parece ser igual entre hembras y machos, a pesar de la diferencia en tamaño, lo que es consistente con el estudio realizado en la isla

Santiago (Rivera *et al.*, 2012). Sin embargo, la sobrevivencia de adultos es relativamente baja (60 % - 92 %) en comparación con otros estudios que reportan más del 90 % de sobrevivencia (Faaborg, 1986; Rivera *et al.*, 2012).

Los resultados sugieren que la sobrevivencia de los gavilanes en Santa Fe está afectada positivamente por eventos climáticos cálidos, como se observa en los años 2001, 2007 y 2009 ( $\phi \sim 90\%$ ) y negativamente con eventos fríos (2010, 2011 y 2012,  $\phi < 90\%$ ). Una posible explicación podría estar relacionada con la dinámica poblacional de las presas, por ejemplo del ratón endémico de Santa Fe, *Aegiolomys galapagoensis bauri* (Clark, 1980). Nuestros resultados contrastan con lo encontrado por Rivera *et al.* (2013) en la isla Santiago, donde las variables climáticas no tienen ninguna contribución en los estimados de sobrevivencia, sin embargo, los autores no consideran el retraso en el tiempo de los efectos del clima que son tomados en cuenta en nuestro estudio.

Los adultos de especies longevas y con baja tasa reproductiva han mostrado ser altamente sensibles a perturbaciones (Davis, 2008). La sobrevivencia de adultos es el factor que más influye en el crecimiento poblacional del búho moteado, *Strix occidentalis*, (Seamans y Gutierrez, 2007). Los adultos de la nutria (*Enhydra lutris nereis*) fueron más sensibles a fluctuaciones que subadultos y juveniles (Gerber *et al.*, 2004).

Dado que el gavilán de Galápagos es una especie longeva y con reproducción baja, podríamos decir que la sobrevivencia de adultos a perturbaciones ambientales es un parámetro crítico en la dinámica poblacional de esta especie. Disminuciones en los valores de este parámetro podrían llevar a un decrecimiento poblacional por lo que las estrategias de conservación deben enfocarse en mantener en valores altos la sobrevivencia de adultos.

Los resultados sugieren que el índice del ENSO es un buen predictor de la sobrevivencia del gavilán, en contraste a los datos de la estación climática de la Fundación Charles Darwin en Puerto Ayora. El índice de ENSO está basado en seis variables: presión, viento, temperatura (superficie marítima y aire) y nubosidad, mientras que de los datos de la estación climática de la Estación Charles Darwin en Puerto Ayora tomamos en cuenta únicamente la precipitación y temperatura. De manera que la sobrevivencia de los gavilanes en Santa Fe probablemente está relacionada con la interacción de variables ambientales y no solamente los patrones de

precipitación y temperatura.

La edad a la que fueron marcados los gavilanes también parece influir en la sobrevivencia. Varios estudios en rapaces encuentran efectos opuestos de la edad sobre la sobrevivencia: Newton y Rothery (1997), reportan una reducción en la sobrevivencia a mayor edad, otros trabajos encuentran mayor sobrevivencia en mayor edad (Kenward *et al.*, 2002), mientras que Briggs, (2007) no encuentra relación entre estas dos variables. Estudios enfocados a determinar sobrevivencia en varias clases de edades ayudarán a aclarar este aspecto.

El tipo de hábitat también parece tener un efecto en la sobrevivencia de adultos, probablemente relacionado con la calidad del terreno. Una posible explicación es que en altas densidades poblacionales se ocupan rápidamente los mejores hábitats y los individuos más jóvenes o menos aptos ocupan hábitats de baja calidad (Ferrer y Donazar, 2006).

Los estimados de sobrevivencia de los juveniles muestran valores más bajos (43.1-87.2 %) que en adultos, en concordancia con Faaborg (1986), quien reporta el 50-58 % de sobrevivencia en juveniles no territoriales. Los juveniles no territoriales en Santa Fe habitan en áreas pequeñas y de poca calidad (Faaborg, 1986), de manera que podrían estar más vulnerables a cambios en la disponibilidad de presas y competencia. Los datos de juveniles utilizados en nuestros análisis están basados en un número bajo de individuos (14), por lo que al aumentar el tamaño de la muestra se podrían tener resultados diferentes.

### **7.3 Reproducción**

La precipitación en los primeros meses del año mostró estar relacionada positivamente con la reproducción (Figura 13b, Tabla 2b), posiblemente como consecuencia del aumento en la cantidad de alimento disponible. Las hembras de *Aegiolomys galapagoensis bauri* produjeron más descendencia después de alta precipitación anual (Clark, 1980). El pinzón terrestre (*Geospiza fuliginosa*) muestra una respuesta reproductiva temprana hacia temporadas húmedas comparada con épocas secas (Hau *et al.*, 2004).

El número de territorios en reproducción fue menor en los años con el tamaño poblacional más alto. La reproducción dependiente de la densidad ha sido documentada para varias aves rapaces (Mougeot *et al.*, 2013). Las posibles causas están relacionadas con la disponibilidad de presas

(Houston y Schmutz, 1995), el uso de territorios de baja calidad (Ferrer y Donazar, 1996) y la alta densidad de flotantes (Carrete *et al.*, 2006; Bretagnolle *et al.*, 2008). Sin embargo, de Vries (1973) registra densidades más altas de gavilanes y mayor reproducción, incluso dos reproducciones en el año, lo cual no apoya la dependencia de densidad.

Los datos de los censos muestran que la época de reproducción del gavilán en Santa Fe ocurre en los meses de julio a agosto, que corresponde a la temporada de garúa en el archipiélago. La época de garúa es la temporada seca donde la temperatura es templada, con poca precipitación y poca radiación solar (Ader, 2000). De Vries (1973) registra dos puestas en el año, una entre febrero y septiembre y la segunda puesta entre septiembre y noviembre. No son claras las razones por las que durante 2007 y 2013 no se ha registrado una segunda puesta, a pesar que los patrones de lluvia son similares, por ejemplo en 2011 (Figura 16). Estudios de dinámica predador-presa podrían ayudar a entender mejor los patrones de reproducción.

Durante el periodo de 2007-2013 no ocurrieron eventos climáticos fuertes por lo que no conocemos el efecto de éstos en la reproducción, sin embargo podríamos inferir, basándonos en nuestros resultados, que bajo eventos de La Niña la reproducción será baja. Un posible ejemplo es el bajo número poblacional registrado en el año 2007, que podría deberse a la ausencia de reproducción causada por cinco años de sequía anteriores, mientras que después de las lluvias en 2008 (800 mm), observamos un aumento en el número poblacional (Figura 15). El monitoreo continuo por varios años nos permitirá tener datos en épocas climáticas extremas donde se podrán evaluar las predicciones.

#### **7.4 Gavilanes y cabras**

Los resultados no muestran relación entre el tamaño poblacional y la presencia o ausencia de cabras en Santa Fe. En la isla Santiago, Rivera *et al.*, (2013) sugieren que la erradicación de cabras afectó negativamente la sobrevivencia de juveniles y relacionan sus resultados a los cambios en la vegetación como consecuencia de la erradicación de cabras. En Santa Fe no pudimos comparar la sobrevivencia ya que no se tienen datos de captura-marca-recaptura para los años con presencia de cabras, sin embargo el tamaño poblacional parece no estar relacionado con la erradicación y los cambios en la vegetación no han sido tan evidentes. Por el tipo y tamaño de isla, la vegetación de Santiago probablemente ha tenido una recuperación más rápida, sobre

todo en la parte baja desde 2005 ya que las cabras sobrevivieron solamente en la parte alta de la isla hasta ser eliminadas por completo en 2006 (*com. pers.* de Vries). En comparación con Santa Fe, una isla baja y pequeña, donde después de 30 años de erradicación recién se empiezan a ver cambios en la densidad de vegetación (Hamman, 2004). Adicionalmente, la ausencia de juveniles que Rivera *et al.*, (2013) registran en los años 2007 y 2008 podría también estar relacionada con falta de reproducción como consecuencia de la baja precipitación en el periodo 2003-2007, un periodo de sequía inusual, que no ha sido registrado antes (Figura 7). De ser así, los resultados serían similares a los registrados en 2007 en Santa Fe, año con el número poblacional más bajo. El bajo tamaño poblacional registrado en los años 1998 y 2001 puede no ser real debido a que el esfuerzo de muestreo no fue igual que en los años siguientes, por el contrario, en 2007 sí se censó la isla completa, de modo que este año presentó el menor número de gavianes registrados. Una posible causa puede ser la sequía durante cinco años seguidos (Figura 10) que diezmo la población.

## **8. Conclusiones**

- El tamaño de los territorios del gavián en Santa Fe es más o menos uniforme a lo largo de los seis años de estudio: la estructura del hábitat no contribuye a la determinación del tamaño de los territorios.
- Dada la disponibilidad de espacio, los gavilanes ocupan áreas más extensas.
- La sobrevivencia de adultos varió entre 61 y 92 %.
- La sobrevivencia de juveniles varió entre 43 y 87 %.
- El índice de ENSO parece ser buen predictor de la sobrevivencia de gavilanes adultos.
- La sobrevivencia de gavilanes adultos es más alta con valores positivos del índice de ENSO y más baja con valores negativos de ENSO.
- Existe un rezago de tiempo de 1-4 años en los efectos del clima en la sobrevivencia de gavilanes adultos, de acuerdo a los modelos evaluados.
- Los patrones de variación en la sobrevivencia muestran que los adultos son vulnerables a eventos climáticos fuertes, lo que sugiere que la población del gavián de Galápagos en Santa Fe podría pasar por periodos de declinación causados por la variación climática.
- La alta precipitación en los primeros meses del año favorece el inicio de la reproducción del gavián.
- El tamaño poblacional en el año 2007 es el más bajo, posiblemente a causa de la gran sequía en 2003-2007.
- Los estudios de poblaciones a largo plazo son indispensables para el correcto entendimiento de los factores que afectan la reproducción y sobrevivencia.

## 9. Recomendaciones

- Un mayor número de puntos de observación permitirán utilizar métodos más precisos de estimación de tamaños de territorios con lo cual se podrán evaluar los efectos de la calidad de hábitat, entender mejor los factores que afectan a la sobrevivencia de juveniles.
- Es necesario obtener más información relacionada con la sobrevivencia de juveniles para esclarecer la dinámica de este grupo y las relaciones con el tamaño poblacional. Jornadas intensivas de marcaje de individuos permitirán estimar mejor los parámetros demográficos.
- Los seis años de este estudio no han sido suficientes para seguir la historia de vida completa de este grupo de gavilanes. La mayoría de gavilanes y parejas se han mantenido en los mismos territorios durante todo el estudio. Son necesarias más de dos décadas para entender los factores que afectan los parámetros demográficos.
- Comparaciones con otras islas podrían contribuir al mejor entendimiento de la dinámica poblacional del gavilán.
- El análisis de sobrevivencia en temporadas con eventos climáticos extremos permitirá evaluar los modelos realizados en este estudio y evidenciar los efectos de estos eventos en la reproducción de los gavilanes.
- Cambios en los parámetros de sobrevivencia y el éxito reproductivo pueden tener un efecto grave, sobretodo en poblaciones pequeñas. Entender los factores que afectan estos dos parámetros permitirán actuar con anticipación y especificidad para evitar declinaciones graves en el número poblacional.

## 10. Referencias bibliográficas

- Ader, Chris (2000) Climate and meteorology of the Galápagos Islands. [en línea]. Disponible en: <http://www.geol.umd.edu/~jmerck/galsite/research/projects/ader/> (Accedido el: 17-mayo-2013).
- Baker, James y Brooks, Ronald (1981) Distribution patterns of raptors in relation to density of meadow voles. *The Condor*, 83 (1), 42-47.
- BirdLife International (2012) *Buteo galapagoensis*. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2012.2. [en línea]. Disponible en: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). (Accedido el: 17 Mayo 2013).
- Boersma, P. Dee (1998) Population trends of the Galapagos penguin: impacts of El Niño and La Niña. *The Condor*, 100(2), 245-253.
- Bollmer, J.L., Sánchez, T., Donaghy Cannon, M. Sánchez, D., Cannon, B., Bednarz, J.C., de Vries, Tj., Struve, S., y Parker, P.G. (2003) Variation in morphology and mating system among island populations of Galápagos hawks. *The Condor*, 105(3), 428-438.
- Bollmer, J.L., Whiteman, N.K., Cannon, M.C., Bednarz, J.C., de Vries, Tj. y Parker, P.G. (2005) Population genetics of the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*): genetic monomorphism within isolated populations. *The Auk*, 122(4), 1210-1224.
- Bollmer, J.L., Kimball, R.T., Whiteman, N.K., Sarasola, J.H., y Parker, P.G. (2006) Phylogeography of the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*): A recent arrival to the Galápagos Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(1), 237-247.
- Boyce, Mark (1984) Restitution of r-and K-selection as a model of density-dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 427-447.
- Bretagnolle, V., Mougeot, F., y Thibault, J. C. (2008) Density dependence in a recovering osprey population: demographic and behavioural processes. *Journal of animal ecology*, 77(5), 998-1007.
- Briggs, C. W. (2007) *Survival and Nesting Ecology of the Swainson's Hawk in Butte Valley, California*. ProQuest.

- Burgman, M. A., y Fox, J. C. (2003) Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, 6(1), 19-28.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J. A., Martínez, J. E., Sánchez, M. Á., y Calvo, J. F. (2002) Factors influencing the decline of a Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* population in southeastern Spain: demography, habitat or competition? *Biodiversity & Conservation*, 11(6), 975-985.
- Carrete, M. Donazar, J.A., y Margalida, A. (2006) Density-dependent productivity depression in Pyrenean Bearded Vultures: implications for conservation. *Ecological Applications*, 16, 1674-1682.
- Chase, M.K. Nur, N., y Geupel, G.R. (2005) Effects of weather and population density on reproductive success and population dynamics in a song sparrow (*Melospiza melodia*) population: a long term study. *The Auk*, 122(2), 571-592.
- Charles Darwin Foundation (2013) Base de datos meteorológico de la FCD. [en línea]. Disponible en: <http://www.darwinfoundation.org/datazone/climate/> (Accedido el: diciembre 2013).
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O., y Lebreton, J.D. (2003) User's manual for U-Care. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, Francia (<ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/>).
- Clark, D.B. (1980) Population ecology of an endemic neotropical island rodent: *Oryzomys bauri* of Santa Fe Island, Galápagos, Ecuador. *Journal of Animal Ecology*, 49, 185-198.
- Cooch, E., y White, G. C. (2007). Program Mark: a gentle introduction. Seventh edition. [en línea]. Disponible en: [http://www.phidot.org/software/mark/docs/mark\\_book/](http://www.phidot.org/software/mark/docs/mark_book/). (Accedido el: 30 Agosto 2013).
- Cormack, R. M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429–438.
- Davis, M.A. (2008) Population dynamics of the New Mexico ridge-nosed rattlesnake (*Crotalus willardi obscurus*) in the Madrean archipelago: a threatened species in a changing ecosystem. (Tesis). Colorado: Colorado State University,.

- De Lay, L.S., Faaborg, J., Naranjo, J., Paz, S.M., de Vries, Tj., y Parker, P.G. (1996) Parental care in the cooperatively polyandrous Galápagos hawk. *The Condor*, 98(2), 300-311.
- de Vries, Tj. (1973) The Galápagos hawk, an eco-geographical study with special reference to its systematic position. (Disertación de doctorado). Amsterdam. Vrije Universiteit.
- (1975) The breeding biology of the Galápagos hawk, *Buteo galapagoensis*. *Le Gerfaut*, 65, 29-57.
- (1976) Prey selection and hunting methods of the Galápagos hawk, *Buteo galapagoensis*. *Le Gerfaut*, 66, 3-42.
- (1977a) Poliandria y dimorfismo sexual en el gavilán *Buteo galapagoensis*. Séptimo congreso América Latina de Zoología, Tucumán, Argentina, Resúmenes, pp: 100.
- (1977b) Cómo la caza de chivos afecta la vegetación en las islas Santa Fe y Pinta. *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito*, 5(16):171-181
- (1984) Problems of reintroducing native animals on islands where they have been exterminated. *Noticias de Galápagos* 40: 12.
- (2011) Sobre el origen de la poliandria del gavilán de Galápagos por medio de la selección natural. *Nuestra Ciencia*, 13: 13-17.
- (2013) Clima, cabras y cambios en la vegetación en la isla Santa Fe, Galápagos. *Nuestra Ciencia*, 15: 57-63.
- Faaborg, J. (1984) Potential for restocking Galápagos hawks on islands where they have been extirpated. *Noticias de Galápagos*, 39, 28-30.
- (1986) Reproductive success and survivorship of the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*): potential costs and benefits of cooperatively polyandry. *Ibis*, 128(3), 337-347.
- Faaborg J. y Patterson, D. B. (1981) The characteristics and occurrence of cooperative polyandry. *Ibis*, 123(4), 477-484.

- Faaborg J., y Bednarz, J. C. (1990) Galápagos and Harris' hawks: divergent causes of sociality in two raptors. En: Cooperative breeding in birds: Long term studies of ecology and behavior. (Stacey y Koeing Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Faaborg, J., de Vries, Tj., Patterson, C.B., y Griffin, C.R. (1980) Preliminary observations on the occurrence and evolution of polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*). *The Auk*, 97(3), 581-590.
- Faaborg, J., Parker, P.G., DeLay, L., de Vries, Tj., Bednarz, J.C., Maria Paz, S., Naranjo, J., y Waite, T.A. (1995) Confirmation of cooperative polyandry in the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(2), 83-90.
- Ferrer, M., y Donazar, J.A. (1996) Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. *Ecology*, 77(1), 69-74.
- Franklin AB, Anderson DR, Gutierrez RJ, y Burnham KP. (2000) Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, 70(4), 539-590.
- Gerber, L. R., Tinker, M. T., Doak, D. F., Estes, J. A., y Jessup, D. A. (2004) Mortality sensitivity in life-stage simulation analysis: a case study of southern sea otters. *Ecological Applications*, 14(5), 1554-1565.
- Gibbs, H.L., Latta, S. J., y Gibbs, J. (1987) Effects of the 1983-1983 El Niño event on blue footed and masked booby populations on isla Daphne Major, Galápagos. *The Condor*, 89(2):440-442.
- Grant, B.R. y Grant P.R. (1993) Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 251(1331), 111-117.
- Hamann, O. (1981) Plant communities of the Galapagos Islands. *Dansk Botanisk Arkiv*, 34(2): 1-163.
- (2004) Vegetation changes over three decades on Santa Fe Island, Galápagos, Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, 23(1), 143-152.

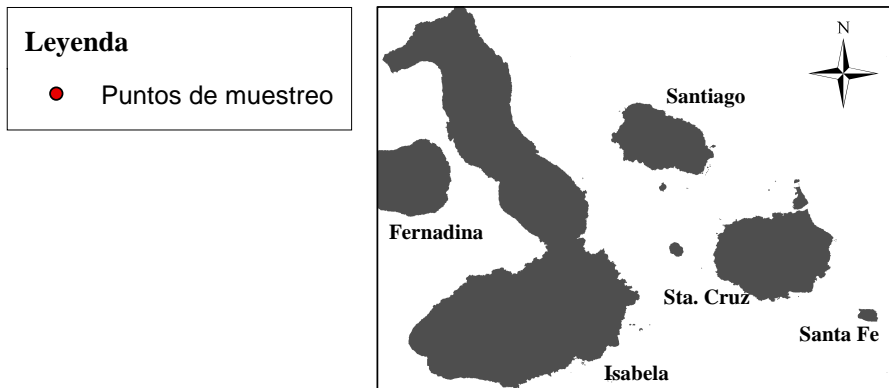
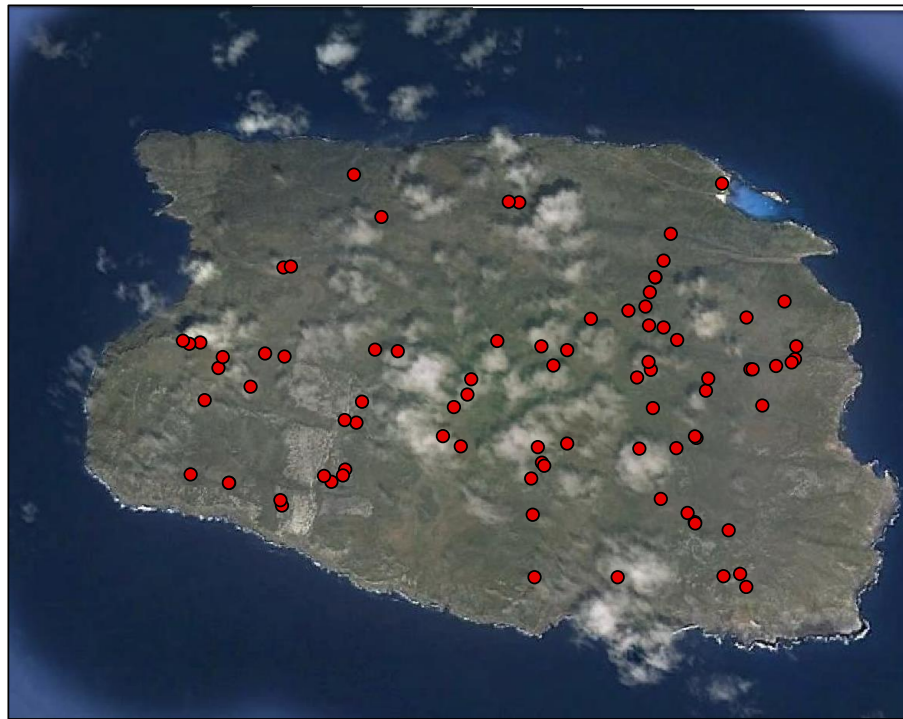
- Hau, M., Wikelski, M., Gwinner, H., y Gwinner, E. (2004). Timing of reproduction in a Darwin's finch: temporal opportunism under spatial constraints. *Oikos*, 106(3), 489-500.
- Hobbs, R. (2009) Restoration ecology. En: The Princeton guide to ecology. (Levin, S. ed.) Princeton University press, NJ, USA
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J., y Mohren G. (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(2), 89-94.
- Houston, C.S., y Schmutz, J.K. (1995) Declining reproduction among Swainson's Hawks in prairie Canada. *Journal of Raptor Research*, 29 (3), 198-201.
- Hull, J.H., Savage, W.K., Bollmer, J.L, Kimball, R.T., Parker, P.G., Whiteman, N.K., y Ernest, H.B. (2008) On the origin of the Galápagos hawk: an examination of phenotypic differentiation and mitochondrial paraphyly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4): 779-789.
- Iverson, J. B. (1991) Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). *Canadian Journal of Zoology*, 69(2), 385-391.
- Jolly, G. M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration—stochastic model. *Biometrika*, 52(1/2), 225–247.
- Jónsson, J. E., Gardarsson, A., Gill, J. A., Pétursdóttir, U. K., Petersen, A., y Gunnarsson, T. G. (2013) Relationships between Long-Term Demography and Weather in a Sub-Arctic Population of Common Eider. *PloS one*, 8(6), e67093.
- Kenward, R. E., Marcström, V., Karlbom, M. (1999). Demographic estimates from radio-tagging: models of age-specific survival and breeding in the goshawk. *Journal of Animal Ecology*, 68(5), 1020-1033.
- Kerlinger, P. (1985) Water-crossing behavior of raptors during migration. *Wilson Bulletin*, 97(1), 109-113.
- Kimball, RT., Parker, PG. y Bednarz, JC. (2003) Occurrence and evolution of cooperative breeding among the diurnal raptors (Accipitridae and Falconidae). *The Auk*, 120(3):717-729.

- Krüger, O., Liversidge, R. y Lindström, J. (2002) Statistical modelling of the population dynamics of a raptor community in a semi-desert environment. *Journal of Animal Ecology*, 71(4), 603–613.
- Madsen, T. y Shine, R. (1999) Rainfall and rats: climatically-driven dynamics of a tropical rodent population. *Australian Journal of Ecology*, 24(1), 80-89.
- McClintock, B. (2011). *Mark-resight models*. En: A gentle introduction to program MARK (pp. 18-1-18-36). Ithaca, New York, USA. [en línea]. Disponible en: [http://www.phidot.org/software/mark/docs/mark\\_book/](http://www.phidot.org/software/mark/docs/mark_book/). (Accedido el: 30 Agosto 2013).
- McFarlane T. L, Hedd A, Burke C, Montevecchi WA, Regular PM, Robertson, G. J., Stapleton, L. A., Wilhelm, S. I., Fifield, D. A., y Buren, A. D. (2010) High Arctic sea ice conditions influence marine birds wintering in Low Arctic regions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 89(1): 97–106.
- Mills L.S., Doak D.F., y Wisdom M.J. (1999) Reliability of conservation actions on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology*; 13(4), 815–829.
- Mohr, C. (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37, 223–249.
- Mougeot, F., Gerrard, J., Dzus, E., Arroyo, B., Gerrard, N. Dzus, C., y Bortoloti, G. (2013) Population trends and reproduction of bald Eagles at Besnard Lake, Saskatchewan, Canada, 1968-2012. *Journal of Raptor Research*, 47(2):96-107.
- National Oceanographic Atmospheric Administration (2013) Multivariate ENSO Index (MEI) Database. Recuperado de: <http://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/table.html>.
- Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*. San Diego: Academic Press. 597 p.
- Newton, I., y Rothery, P. (1997) Senescence and reproductive value in sparrowhawks. *Ecology*, 78(4), 1000-1008.
- Pradel, R., Wintrebert, C.M.A., y Gimenez, O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to

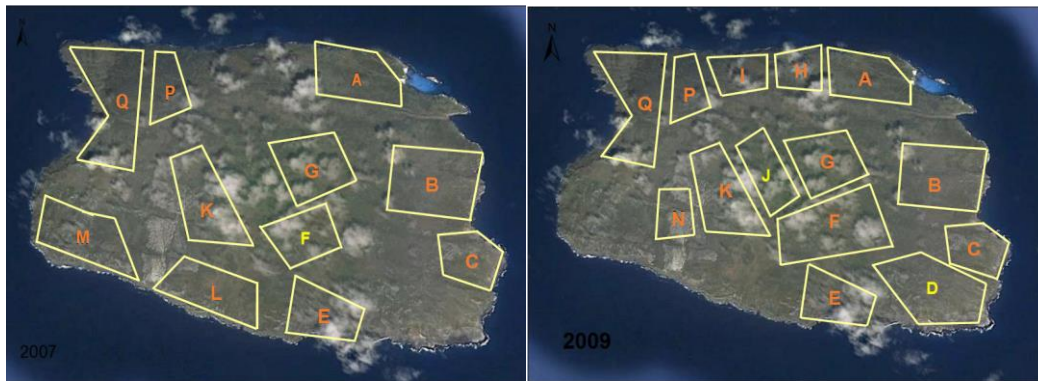
- the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, 59(1), 43-53.
- Ripa J., y Ives A. R. (2007) Interaction assessments in correlated and autocorrelated environments. In the impact of environmental variability on ecological systems (Vasseur D. A., McCann K. S. eds.). Dordrecht, the Netherlands: Springer. pp. 111–113.
- Rivera, J.L., Vargas, F.H., y Parker, P.G. (2011) Natal dispersal and sociality of young Galápagos hawks on Santiago Island. *Open Ornithology Journal*, 4, 12-16.
- Rivera-Parra, J.L., Levenstein, K.M., Bednarz, J.C., Carrion, V. y Parker, P.G. (2012) Implications of goat eradication on the survivorship of the Galápagos hawk. *Journal of Wildlife Management*, 76(6), 1197-1204.
- Rodríguez, C. y Bustamante, J. (2003) The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology*, 72(5): 793–810.
- Santiago-Alarcon, D., Tanksley, S. M., y Parker, P. G. (2006) Morphological variation and genetic structure of Galapagos Dove (*Zenaida galapagoensis*) populations: issues in conservation for the Galapagos bird fauna. *The Wilson Journal of Ornithology*, 118(2), 194-207.
- Seamans, M. y Gutierrez, R.J. (2007) Sources of variability in spotted owl population growth rate: testing predictions using long-term mark-recapture data. *Oecologia*, 152(1), 57-70.
- Seber, G. A. (1965) A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, 52(1/2), 249–259.
- Steenhof, K., Kochert, M.N., Carpenter, L.B., y Lehman, R.N. (1999) Long-term prairie falcon population changes in relation to prey abundance, weather, land uses, and habitat conditions. *The Condor*, 101(1), 28-41
- Sheppe, W. (1972) The annual cycle of small mammal populations on a Zambian floodplain. *Journal of Mammalogy*, 53(3), 445-460.
- Toscano, G., Sánchez, P., Alarcón, D., Morabowen, A., y de Vries, Tj. (2011) Poliandria y monogamia en *Buteo galapagoensis*, un análisis de seis años. En *Memorias Jornadas Nacionales de Biología*, Quito, Ecuador.

- Trillmich, F., y Limberger, D. (1985) Drastic effects of El Niño on Galápagos Pinnipeds. *Oecologia*, 67(1), 19-22.
- UICN (2013) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. Recuperado de: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Accedido el 27 de octubre de 2013.
- Vargas, H.F., Harrison, S., Rea, S., y Macdonald, D.W. (2006) Biological effects of El Niño on the Galapagos penguin. *Biological Conservation*, 127(1), 107-114.
- Wessa P. (2012) Cross Correlation Function (v1.0.8) in Free Statistics Software (v1.1.23-r7). Office for Research Development and Education. Recuperado de [http://www.wessa.net/rwasp\\_cross.wasp/](http://www.wessa.net/rwasp_cross.wasp/). Accedido el 27 de octubre de 2013.
- Whiteman, N.K., y Parker, P.G. (2004) Body condition and parasite load predict territory ownership in the Galapagos hawk. *The Condor*, 106(4), 915-921.
- Whiteman, N.K., Matson, K.D., y Bollmer, J.L. (2006) Disease ecology in the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*): host genetic diversity, parasite loads and natural antibodies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 273(1588), 779-804.
- Wiggins, I.L., y Porter, D.M. (1971) *Flora of the Galápagos Islands*. Stanford University Press, Stanford, USA.
- Wikelski, M., y Thom, C. (2000) Marine iguanas shrink to survive El Niño. *Nature, Short communications*, 403(6765), 37-38.
- Wisdom MJ, Mills LS, y Doak DF (2000) Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology*, 81(3), 628–641.

## 11. Figuras

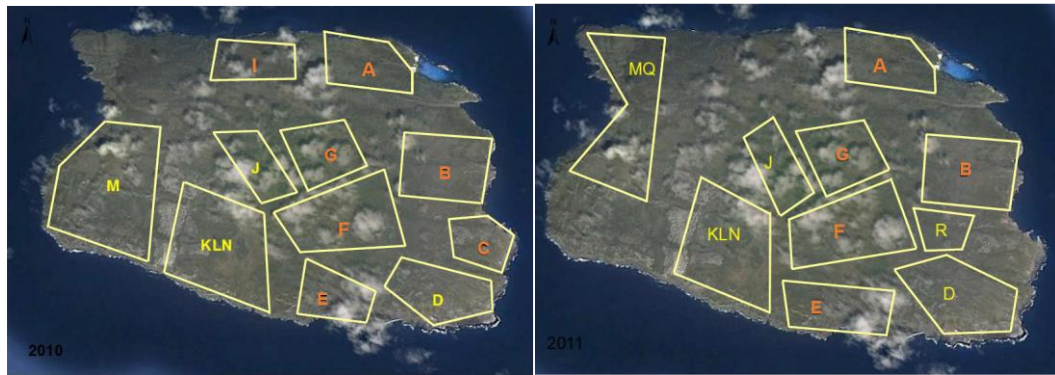


**Figura 1.** Mapa de la isla Santa Fe. Los puntos muestran los puntos de observación y muestreo.



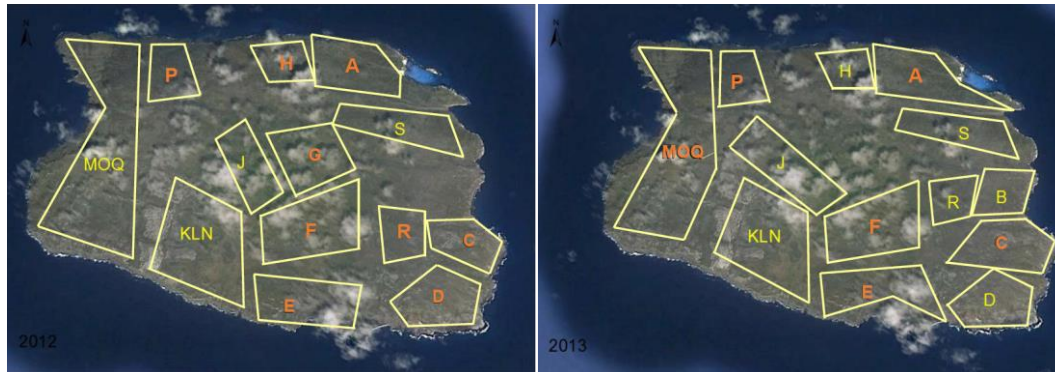
a)

b)



c)

d)



e)

f)

**Figura 2.** Territorios de gaviános y cambios en los tamaños y composición a lo largo de los seis años de estudio. En negro los límites de los territorios activos cada año de censo: a) 2007: 10 monogámicos, 1 poliándrico, b) 2009: 12 monogámicos, 2 poliándricos, c) 2010: 9 monogámicos, 4 poliándricos, d) 2011: 5 monogámicos, 5 poliándricos, e) 2012: 9 monogámicos, 4 poliándricos, f) 2013: 6 monogámicos, 7 poliándricos.

a)



b)



c)

d)

**Figura 3.** Diferenciación en cuatro clases de edades en el gavilán de Galápagos por medio del patrón de plumaje: a) primer año: cuerpo blanco, cere azul, b) segundo año: alas y cola cafés, cuerpo y cabeza blancos, c) tercer año: alas, cola y cabeza cafés, cuerpo moteado, d) adulto: café oscuro.



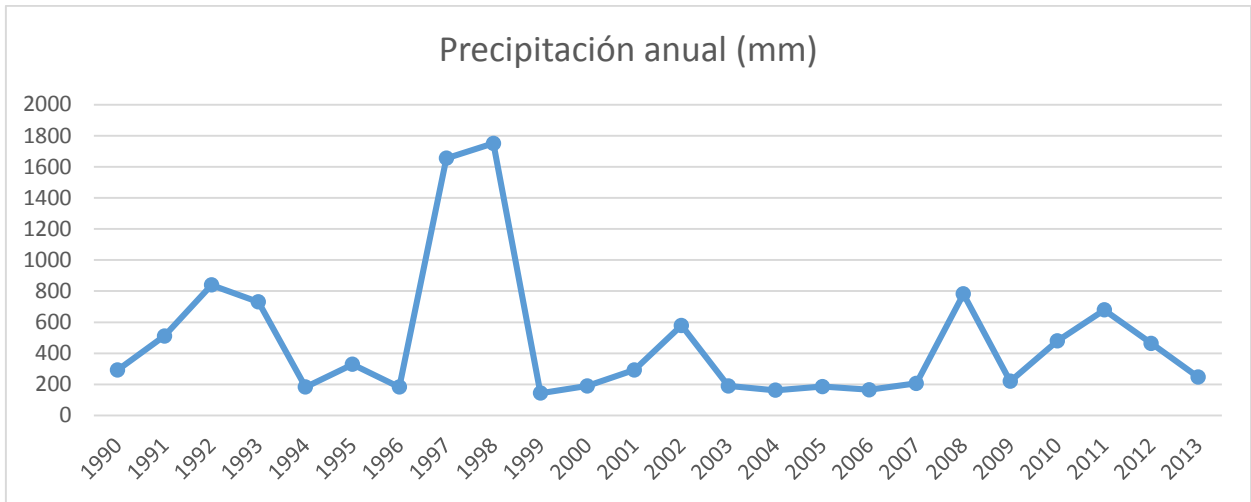
**Figura 4.** Método de captura del gavián de Galápagos utilizando una vara con lazo.



**Figura 5.** Gavián posado sobre carne de chivo que se puso como cebo y marcado con un anillo de color y un anillo metálico con código.



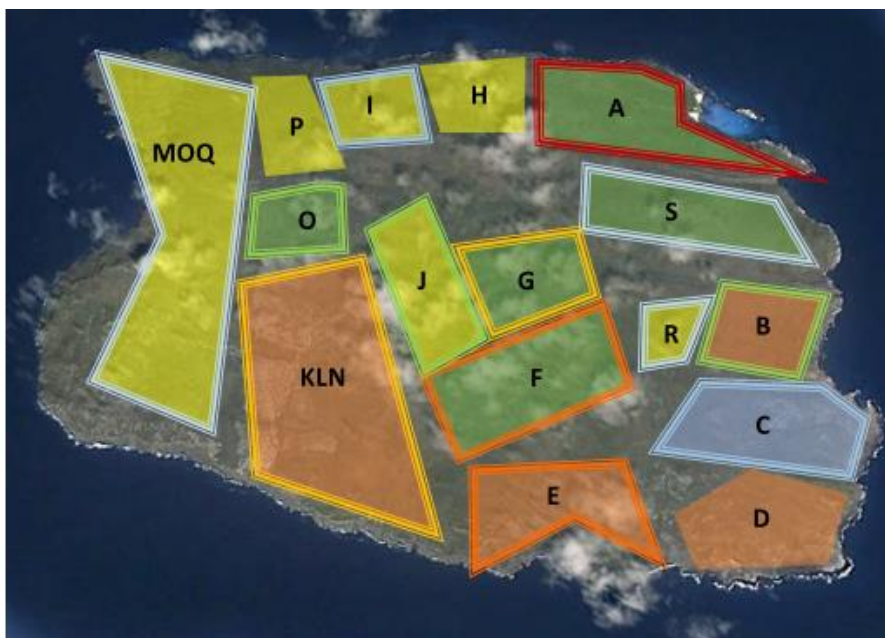
**Figura 6.** Tipos de hábitat clasificados según la cobertura vegetal: a) cerrado: árboles y arbustos (Territorio I), b) semiabierto: cactus y palosanto (Territorio G), c) abierto: rocas y vegetación dispersa (Territorio B).



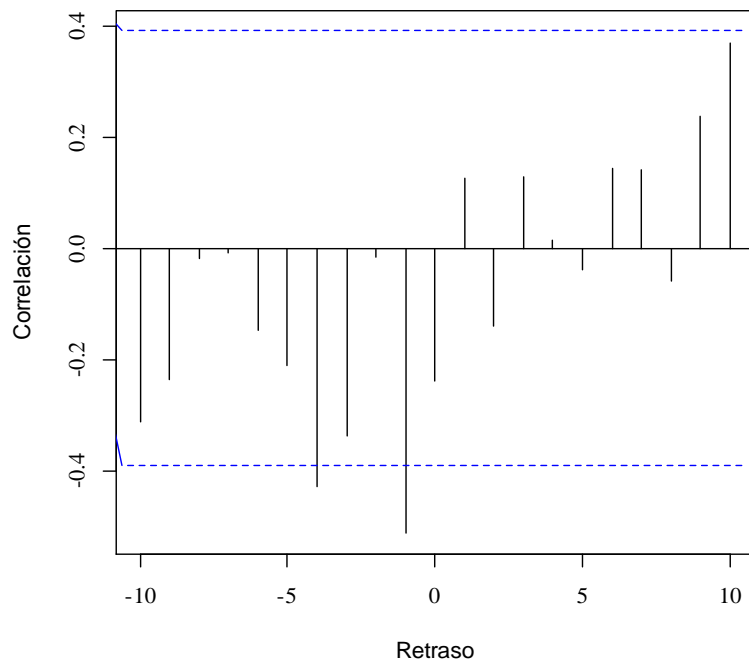
**Figura 7.** Precipitación anual desde 1990 hasta 2013. Los años con menos de 200 mm de precipitación son considerados años secos.



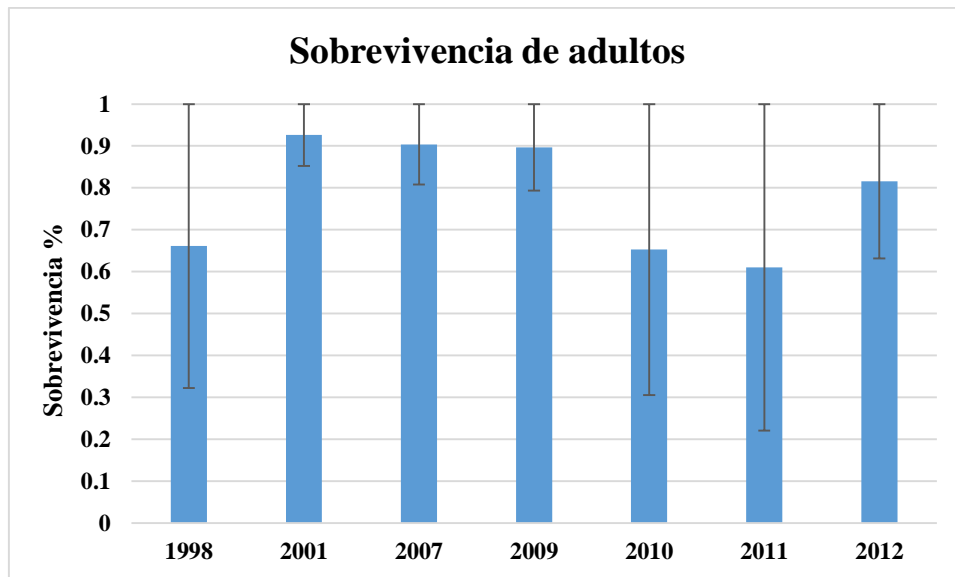
**Figura 8.** Territorios del gavilán clasificados según la vegetación dominante. naranja: rocosos con escasa vegetación, amarillo: vegetación densa de árboles, verde: semiabierto con dominancia de cactus y palosanto.



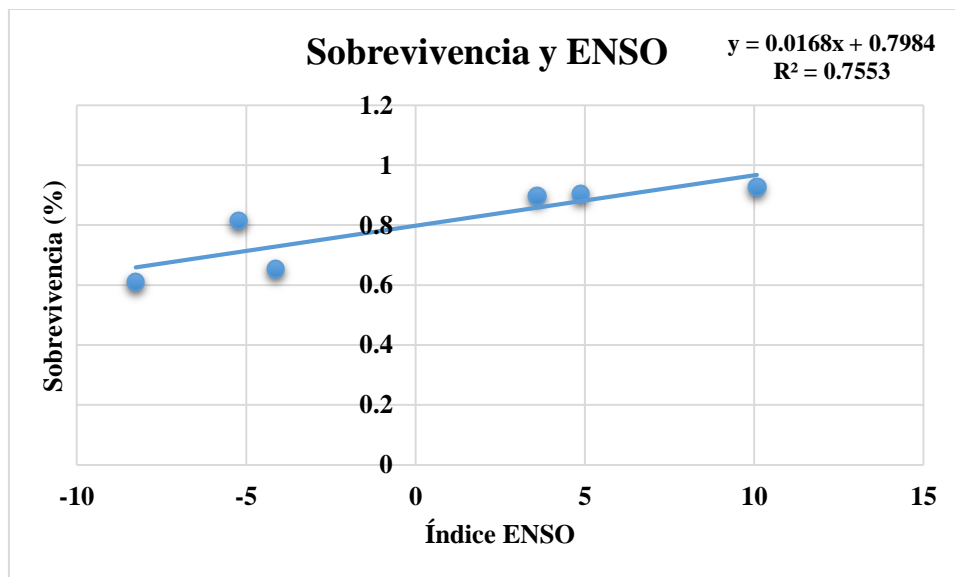
**Figura 9** Territorios de gabilanes con actividad reproductiva (bordes) registrada desde 2007 y la vegetación dominante (relleno). Rojo: 5 años (A), naranja: 4 años (B,E,F), amarillo: 3 años (G,KLN), verde: 2 años (B,J,O), azul: 1 año (C,I,MOQ,R,S), sin borde: sin actividad reproductiva (D,H,P).



**Figura 10.** Función de correlaciones cruzadas (CCF) entre el tamaño poblacional y el índice de ENSO. Las correlaciones más dominantes (eje y) ocurren entre los valores de retraso -2 y -4 años (eje x), indicando que un valor superior al promedio del ENSO da lugar a un valor bajo el promedio del tamaño poblacional del gavián.

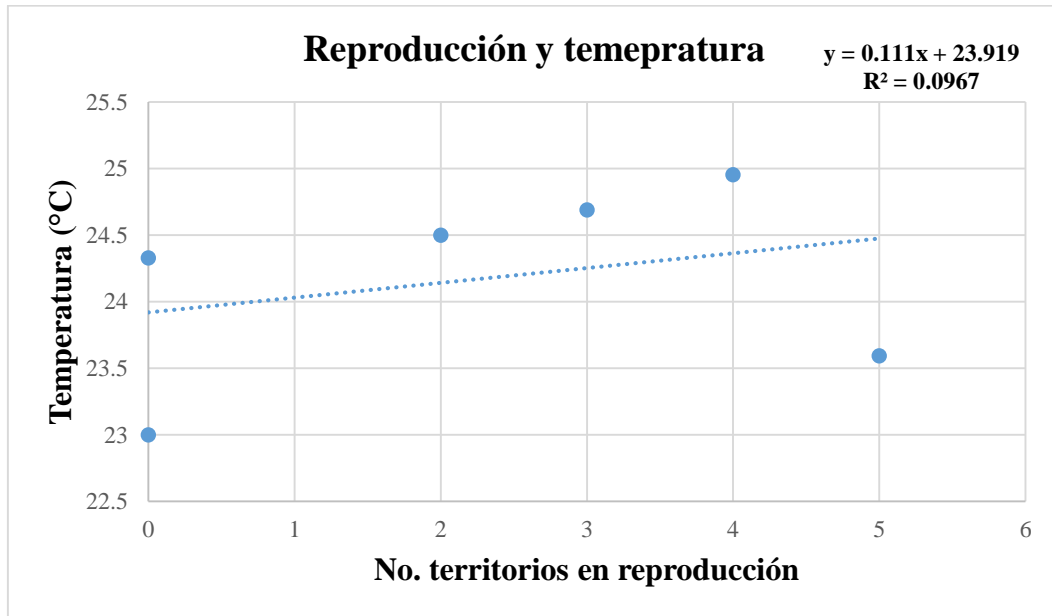


**Figura 11.** Sobrevivencia de gaviñanes adultos con barras de error.

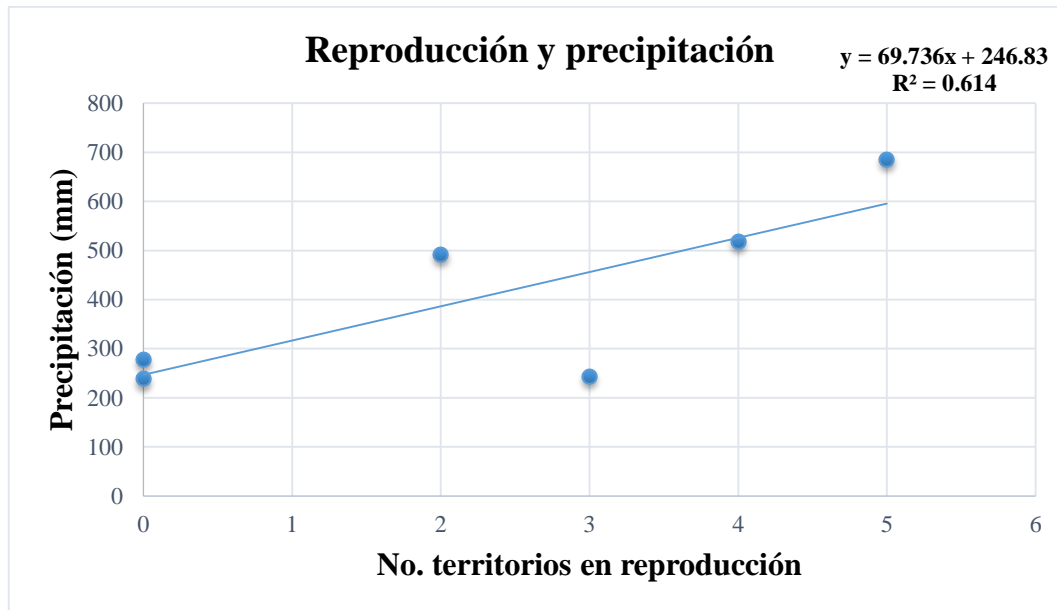


**Figura 12.** Sobrevivencia de adultos (eje y) con respecto al índice de ENSO con tres años de retraso (eje x). Valores negativos están asociados a la fase fría de ENSO mientras que valores positivos representan una fase cálida.

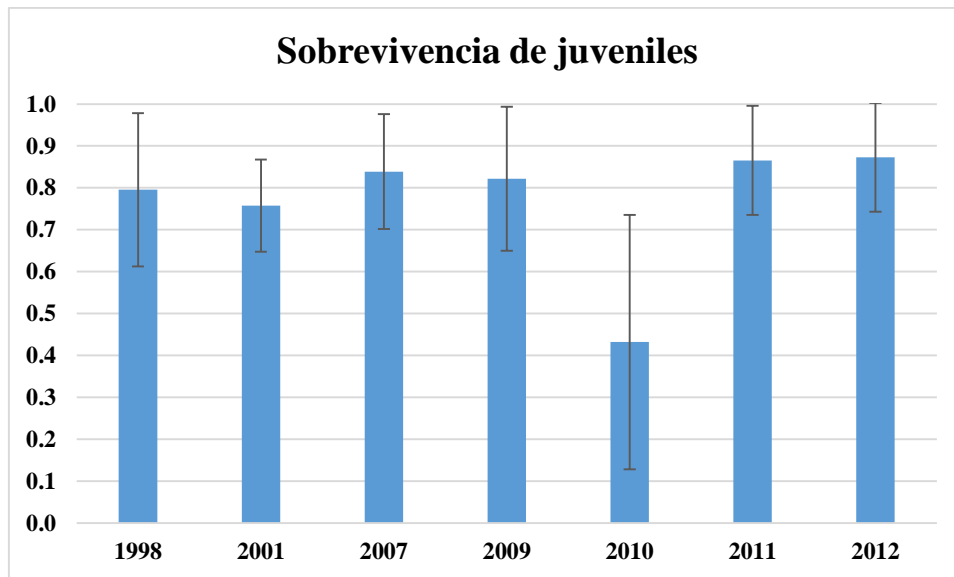
a)



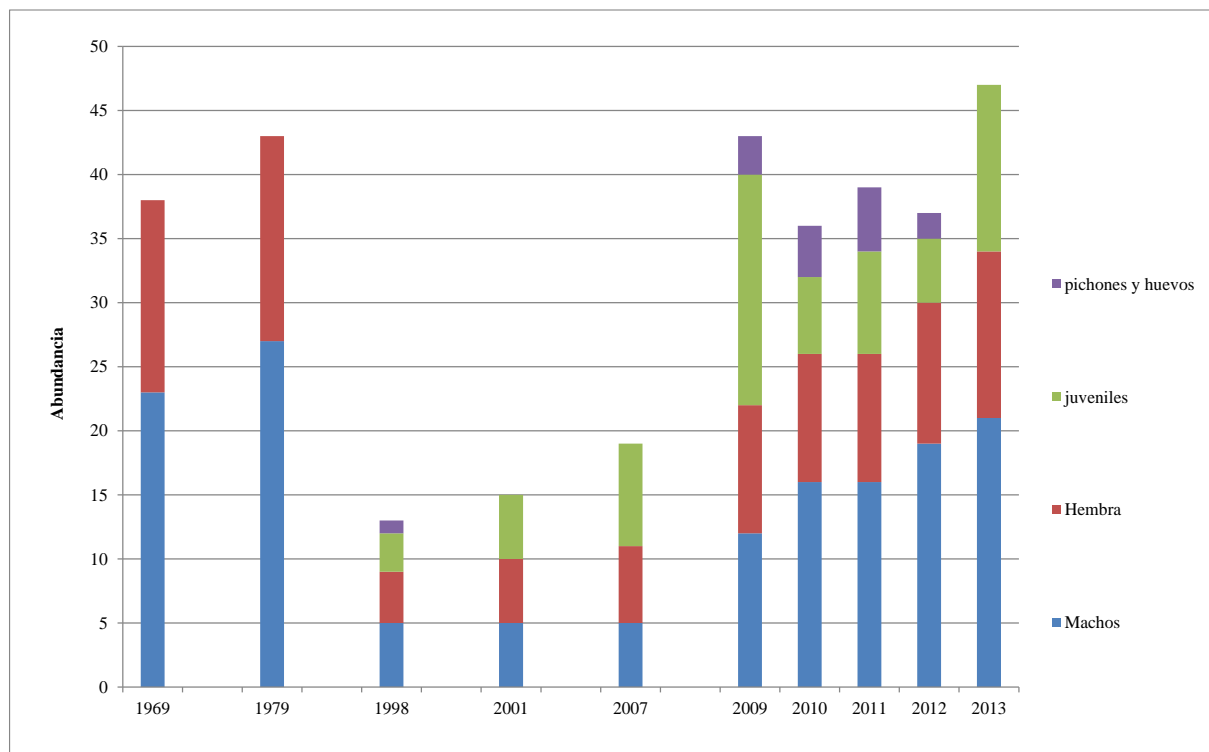
b)



**Figura 13.** Número de territorios en reproducción en función de a) temperatura y b) precipitación en los primeros meses del año.

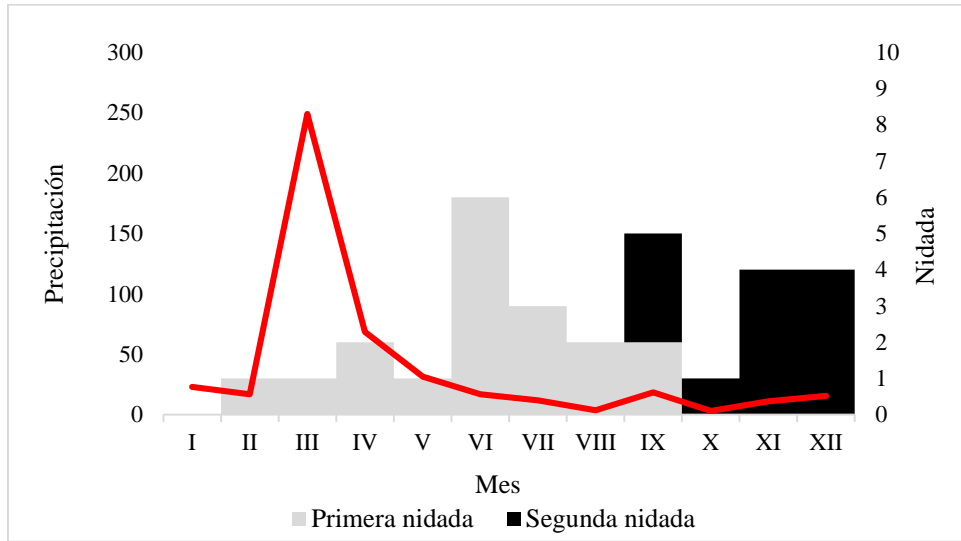


**Figura 14.** Sobrevivencia de gavilanes juveniles con barras de error.

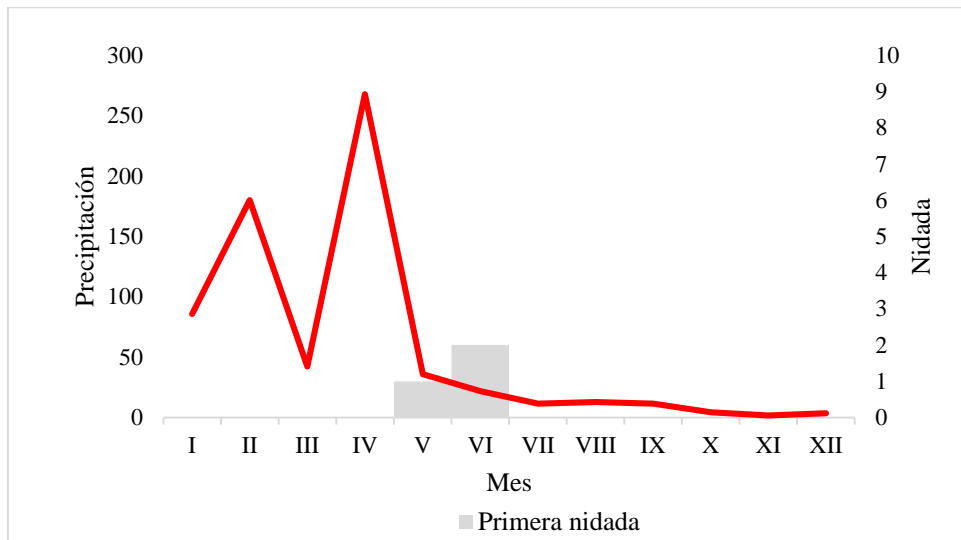


**Figura 15.** Número de gavilanes registrados en los censos cada año, incluye individuos marcados y no marcados. Datos de 1969 y 1979 tomados de de Vries (1973).

a)



b)



**Figura 16.** Reproducción (nidadas) de los gavilanes en los años a) 1969 y b) 2011, con los patrones de lluvia mensuales.

## 12. Tablas

**Tabla 1.** Modelos estimando la probabilidad de sobrevivencia ( $\Phi$ ) y recaptura ( $p$ ) de adultos en función de edad, poliandría hábitat y factores climáticos.

No	Modelo <sup>1</sup>	$\Delta QAICc^2$	AICc W <sup>3</sup>	Verosimilitud del modelo	Num. Param.	QDev <sup>4</sup> .
1	Phi(e) p(c)	0.000	0.110	1.000	3	12.690
2	Phi(e*ENSO-3) p(c)	0.049	0.107	0.976	4	10.429
3	Phi(e*hab*prec) p(c)	0.213	0.099	0.899	5	8.193
4	Phi(e*bpa) p(c)	0.901	0.070	0.637	4	11.281
5	Phi(e*ENSO-4) p(c)	1.107	0.063	0.575	4	11.486
6	Phi(e*hab*ENSO-3) p(c)	1.503	0.052	0.472	5	9.483
7	Phi(e*hab) p(c)	1.841	0.044	0.398	4	12.220
8	Phi(e*prec-4*temp-4) p(c)	1.949	0.042	0.377	5	9.929
9	Phi(e*prec*temp) p(c)	1.985	0.041	0.371	5	9.965
10	Phi(e*ENSO-1) p(c)	2.035	0.040	0.361	4	12.415
11	Phi(e*poli) p(c)	2.106	0.038	0.349	4	12.485
12	Phi(e*ENSO-2) p(c)	2.165	0.037	0.339	4	12.544
13	Phi(e*prec-2*temp-2) p(c)	2.180	0.037	0.336	5	10.160
14	Phi(e) p(e)	2.267	0.035	0.322	4	12.647
15	Phi(e*ENSO) p(c)	2.292	0.035	0.318	4	12.671
16	Phi(e) p(poli)	2.301	0.035	0.317	4	12.680
17	Phi(e*prec) p(prec)	2.356	0.034	0.308	5	10.336
18	Phi(e*prec-3*temp-3) p(c)	3.525	0.019	0.172	5	11.505
19	Phi(e*poli*hab) p(c)	3.914	0.016	0.141	5	11.895
20	Phi(e*poli*ENSO) p(c)	4.433	0.012	0.109	5	12.413
21	Phi(e*prec) p(e*prec)	4.769	0.010	0.092	6	10.256
22	Phi(c) p(c)	4.814	0.010	0.090	2	19.730
23	Phi(poli) p(c)	5.720	0.006	0.057	3	18.409
24	Phi(ENSO) p(c)	6.976	0.003	0.031	3	19.666
25	Phi(hab) p(c)	7.027	0.003	0.030	3	19.717
26	Phi(hab*prec) p(c)	8.672	0.001	0.013	4	19.052
27	Phi(c) p(t)	14.363	0.000	0.001	8	14.559
28	Phi(t) p(c)	16.721	0.000	0.000	8	16.917
29	Phi(t) p(t)	27.578	0.000	0.000	13	12.439

<sup>1</sup>e: edad, ENSO (sin retraso y con retraso de 2, 4 y 5 años), prec: precipitación (sin retraso y con retraso de 1, 2 y 4 años), bpa: baja precipitación acumulada, hab: hábitat, temp: temperatura, poli: poliandria, t: tiempo (años), c: constante.

<sup>2</sup>  $\Delta QAICc$ : Diferencia en el Criterio de Información de Akaike corregido para poblaciones pequeñas y sobredispersión.

<sup>3</sup>W: Peso Akaike, probabilidad de ser el mejor modelo con los datos dados.

<sup>4</sup>Q Dev: Desviación corregida para sobredispersión.

**Tabla 2.** Resultados de las regresiones de reproducción en función de a) precipitación y de b) temperatura

a) Reproducción en función de la temperatura

	Estimado	Error std.	Valor de t	Pr(> t )
(Intercepto)	9.93	136.6201	0.073	0.946
temperatura	-0.2069	5.5449	-0.037	0.972

b) Reproducción en función de la precipitación.

	Estimado	Error std.	Valor de t	Pr(> t )
(Intercepto)	-1.271227	1.543623	-0.824	0.4565
precipitación	0.008803	0.003488	2.524	0.0651

**Tabla 3.** Modelos estimando la probabilidad de sobrevivencia (Phi) y recaptura (p) de juveniles en función de sexo y clima.

No.	Modelo <sup>1</sup>	Delta AICc <sup>2</sup>	AICc W <sup>3</sup>	Verosimilitud del modelo	Parámetros	Dev. <sup>4</sup>
1	Phi(t) p(c)	0.0000	0.23996	1	8	71.1372
2	Phi(ENSO-2) p(c )	1.3974	0.11931	0.4972	3	86.0489
3	Phi(c) p(c)	1.4623	0.1155	0.4813	2	88.4211
4	Phi(c) p(t)	1.692	0.10297	0.4291	8	72.8292
5	Phi(prec-4) p(c)	2.8707	0.05712	0.238	9	70.8281
6	Phi(t) p(s)	3.1628	0.04936	0.2057	9	71.1202
7	Phi(c) p(s)	3.1725	0.04912	0.2047	3	87.824
8	Phi(07) p(c)	3.1799	0.04894	0.204	9	71.1372
9	Phi(ENSO) p(c)	3.1799	0.04894	0.204	9	71.1372
10	Phi(s) p(c)	3.7614	0.03659	0.1525	3	88.4129
11	Phi(ENSO-5) p(c)	3.7616	0.03659	0.1525	3	88.4131
12	Phi(h) p(c)	3.7666	0.03649	0.1521	3	88.4181
13	Phi(t) p(t)	4.7916	0.02186	0.0911	13	57.9098
14	Phi(s) p(t)	4.8697	0.02102	0.0876	9	72.827
15	Phi(s) p(s)	5.4062	0.01608	0.067	4	87.6321
16	Phi(c) p(s*t)	15.0528	0.00013	0.0005	15	59.1615
17	Phi(s*t) p(c)	19.3675	0.00001	0	15	63.4762
18	Phi(s) p(s*t)	19.5662	0.00001	0	16	58.6695
19	Phi(-4) p(c)	22.3685	0	0	14	71.1372
20	Phi(s*t) p(s)	23.9636	0	0	16	63.0669
21	Phi(t-ENSO) p(c)	29.9304	0	0	16	69.0337
22	Phi(s*t) p(t)	32.1854	0	0	20	46.9151
23	Phi(t) p(s*t)	34.4601	0	0	20	49.1898
24	Phi(s*t) p(s*t)	85.0377	0	0	26	41.701

<sup>1</sup> ENSO (sin retraso y con retraso de 2, 4 y 5 años), s:sexo, prec: precipitación, h: hábitat, 07: 2007 t: tiempo (años), c: constante.

<sup>2</sup> Δ AICc: Diferencia en el Criterio de Información de Akaike.

<sup>3</sup>W: Peso Akaike, probabilidad de ser el mejor modelo con los datos dados.

<sup>4</sup>Dev: Desviación corregida para sobredispersión.

### 13. Anexos

**Anexo 1.** Resultados de la prueba de bondad de ajuste para: a) adultos y b) juveniles .

a)	b)
TEST Global, número de grupos =2	TEST Global, número de grupos =2
$gl^1 = 5$	$gl^1 = 5$
Chi2 =4.0803	Chi2 =7.2415
->P = 0.53792	->P=0.20329
N(0,1) estadístico para transitorios (>0) =1.2539	N(0,1) estadístico para transitorios (>0) =1.221
->P, prueba de dos lados =0.20989	->P, prueba de dos lados =0.22209
->P, prueba de un lado =0.10495	->P, prueba de un lado =0.11105
N(0,1) estadístico de dependencia de captura =0	N(0,1) estadístico de dependencia de captura = NaN <sup>2</sup>
->P, prueba de dos lados =1	->P, prueba de dos lados = NaN <sup>2</sup>

<sup>1</sup>:gl: grados de libertad, <sup>2</sup>: NaN: datos insuficientes

**Anexo 2.** Resultados de la prueba de correlaciones cruzadas entre el tamaño poblacional de gaviñanes en Santa Fe y el índice de ENSO, con retraso de tiempo.

k (retraso)	Correlaciones de series 'X', por retraso
-10	-0.312
-9	-0.237
-8	-0.018
-7	-0.007
-6	-0.147
-5	-0.210
-4	-0.430
-3	-0.337
-2	-0.017
-1	-0.514
0	-0.239
1	0.128
2	-0.139
3	0.130
4	0.015
5	-0.039
6	0.145
7	0.142
8	0.058
9	0.238
10	0.370

**Anexo 3.** Estimados del promedio de los modelos de sobrevivencia evaluados para adultos

Parámetro	Estimado	SE <sup>1</sup>	LCI <sup>2</sup>	UCI <sup>3</sup>
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.801	0.339	0.021	0.994
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.926	0.074	0.030	1.000
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.904	0.096	0.028	1.000
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.897	0.103	0.028	1.000
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.653	0.347	0.005	0.999
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.610	0.390	0.011	0.995
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.816	0.184	0.010	0.999
Recaptura (p)	0.776	0.266	0.147	0.986
Recaptura (p)	0.796	0.163	0.352	0.966
Recaptura (p)	0.796	0.163	0.352	0.966
Recaptura (p)	0.796	0.163	0.352	0.966
Recaptura (p)	0.794	0.165	0.348	0.965
Recaptura (p)	0.793	0.168	0.340	0.966
Recaptura (p)	0.798	0.164	0.351	0.966

<sup>1</sup>:SE: error estándar, <sup>2</sup>: Intervalo de confianza inferior, <sup>3</sup>: intervalo de confianza superior.

**Anexo 4.** Estimados del promedio de los modelos de sobrevivencia evaluados para juveniles.

Parámetro	Estimado	SE <sup>1</sup>	LCI <sup>2</sup>	UCI <sup>3</sup>
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.795	0.183	0.301	0.972
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.758	0.110	0.491	0.910
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.839	0.177	0.285	0.986
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.822	0.242	0.153	0.992
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.432	0.304	0.063	0.896
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.866	0.140	0.379	0.985
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.873	0.136	0.383	0.987
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.795	0.194	0.273	0.975
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.757	0.390	0.000	1.000
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.838	0.180	0.277	0.986
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.821	0.244	0.150	0.992
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.431	0.098	0.062	0.896
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.865	0.048	0.364	0.986
Sobrevivencia aparente (Phi)	0.852	0.083	0.209	0.992
Recaptura (p)	0.392	0.106	0.110	0.771
Recaptura (p)	0.392	0.106	0.110	0.771
Recaptura (p)	0.494	0.141	0.200	0.793
Recaptura (p)	0.515	0.139	0.176	0.841
Recaptura (p)	0.443	0.128	0.166	0.761
Recaptura (p)	0.409	0.123	0.142	0.742
Recaptura (p)	0.479	0.151	0.177	0.798
Recaptura (p)	0.403	0.110	0.110	0.786
Recaptura (p)	0.403	0.110	0.110	0.786
Recaptura (p)	0.505	0.145	0.205	0.802
Recaptura (p)	0.526	0.143	0.181	0.847
Recaptura (p)	0.454	0.133	0.167	0.775
Recaptura (p)	0.420	0.127	0.142	0.759
Recaptura (p)	0.490	0.156	0.181	0.808

<sup>1</sup>:SE: error estándar, <sup>2</sup>: Intervalo de confianza inferior, <sup>3</sup>: intervalo de confianza superior.

**Anexo 5.** Prueba de Kruskal-Wallis para evaluar la relación entre el tipo de hábitat y el área de los territorios.

**Rangos**

	hab	N	Rango promedio
área	1,00	5	9,00
	2,00	5	10,60
	3,00	5	4,40
	Total	15	

**Estadísticos de prueba<sup>a,b</sup>**

	área
Chi-cuadrado	5,180
gl	2
Sig. asintótica	,075

a. Prueba de Kruskal Wallis

b. Variable de agrupación: hab