

RELACIONES INTERESPECIFICAS Y COEXISTENCIA ENTRE EL AGUILA REAL (*AQUILA CHRYSAETOS*) Y EL AGUILA PERDICERA (*HIERAAËTUS FASCIATUS*) EN SIERRA MORENA CENTRAL.

Pedro JORDANO
Depto. de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad de Córdoba
Córdoba, España (1)

INTRODUCCIÓN

El Aguila Real (*Aquila chrysaetos*) y el Aguila Perdicera (*Hieraaëtus fasciatus*) coexisten en el Paleártico occidental en una estrecha franja latitudinal que abarca, aproximadamente, toda la cuenca mediterránea. En determinadas zonas de coexistencia (sur de Francia, CHEYLAN, 1973; Navarra, ELÓSEGUI, 1976) se ha señalado, con mayor o menor evidencia, el mantenimiento de territorios excluyentes entre ambas especies.

Aunque el Aguila Real es una especie bien conocida en lo que respecta a territorios, densidades de cría, alimentación, etc. (ver, entre otros, STEMMER, 1955; LOCKIE, 1964; BROWN y WATSON, 1964; DELIBES *et al.*, 1975 a, b), los datos que se tienen sobre la ecología del Aguila Perdicera son, en cambio, resultado de observaciones realizadas en nidos aislados, particularmente sobre reproducción, conducta, crianza y crecimiento de los pollos, etc. (CANO y PARRINDER, 1961; BLONDEL *et al.*, 1969; SUTENS y GROENENDAEL, 1969; GARCÍA, 1977; ARROYO *et al.*, 1976, entre otros). Poco se sabe pues de las relaciones intraespecíficas, densidades de población, etc., de esta especie, así como de las relaciones interespecíficas entre las dos águilas en sus zonas de coexistencia en la Península Ibérica.

El presente estudio pretende paliar esta falta de información y en él presentamos información recogida durante cinco años, referida a densidades, territorios, reproducción, éxito de cría y alimentación del Aguila Real y del Aguila Perdicera en Sierra Morena Central.

(1) Dirección actual: Estación Biológica de Doñana, Paraguay 1-2, Sevilla-12, España

AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

La búsqueda de nidos y localización de parejas se realizó en una zona de Sierra Morena Central de unos 2.200 km², situada entre los 37°57'-38°10' N y 4°31'-5°31' W, durante cinco años consecutivos (1974-1978). Las observaciones sobre territorialidad se llevaron a cabo en un área restringida, dentro de la anterior (354 km²), durante el año 1978. Para la primavera de 1976 ya se conocían con exactitud las parejas de Aguila Real y Perdicera nidificantes en la zona (TORRES *et al.*, 1981).

El clima del área de estudio es de tipo mediterráneo, con inviernos húmedos y relativamente templados y veranos secos y cálidos. La temperatura y precipitación medias del mes de diciembre son 6,1° C y 103,9 mm, respectivamente. La precipitación desciende hasta 4,7 mm en julio, cuando se registra una temperatura media de 25,4° C.

En cada nido localizado se tomaron: altitud s. n. m., orientación de la ladera y del roquedo, altura sobre el suelo, orientación (ver fig. 4 y MOSHER y WHITE, 1976), dimensiones, etc., del nido, y presencia en el cuenco de material fresco, huevos o pollos. En relación con las características de los nidos y las orientaciones, se han incluido datos de otras zonas de la provincia de Córdoba (ver TORRES *et al.*, 1981 y tabla I).

La edad de los aguiluchos fue determinada con una aproximación de cinco días, basándonos en el aspecto externo y desarrollo del plumaje, por comparación con pollos de nidos «controlados» (con fecha de eclosión conocida exactamente). De acuerdo con estos datos, se determinaron los intervalos de puesta y eclosión de los huevos y salida del nido de los pollos, dando 40 y 45 días para el período de incubación y 65 y 75 días para el de permanencia en el nido para el Aguila Perdicera y el Aguila Real, respectivamente (ver referencias en NEWTON, 1979).

Durante las visitas a los nidos se registraron las presas encontradas y se recogieron egagrópilas y restos en posaderos conocidos. También se anotaron como presas las observaciones de caza o las de aves con presas en las garras.

Las distancias entre nidos se midieron sobre un mapa del área de estudio escala 1/50000.

En la zona de estudio intensivo, las observaciones de aves en vuelo se representaron sobre un mapa indicando, en su caso, la dirección de los vuelos y el itinerario seguido. En determinados casos fue posible identificar individualmente a las águilas y en caso contrario se asignó cada observación al nido más cercano. El procedimiento es similar al empleado para la deter-

minación de territorios de Passeriformes (ver BLONDEL, 1969). Las observaciones se realizaron desde observatorios en los que se avistaba el nido y podían seguirse trayectorias completas de vuelos, direcciones de los vuelos de salida del nido, etc. Estos datos se complementaron con observaciones realizadas durante las prospecciones para la búsqueda de nidos, totalizando 38 y 52 observaciones para el Aguila Real y el Aguila Perdicera, respectivamente.

RESULTADOS

1. Distribución espacial de las parejas nidificantes

En la zona de estudio nidifican 8 parejas de Aguila Real y 10 parejas de Aguila Perdicera (fig. 1). Las densidades de ambas especies son similares: 1 par/275 km² y 1 par/220 km², respectivamente (calculadas sobre los 2.200 km² del área estudiada).

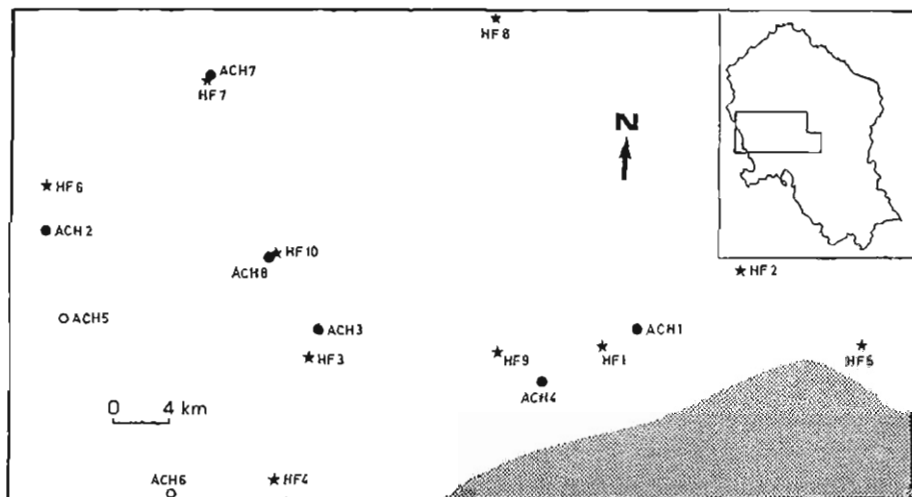


Fig. 1.—Mapa del área de estudio indicando el emplazamiento de los nidos de Aguila Real (círculos) y de Aguila Perdicera (estrellas). Los círculos blancos indican la localización de parejas no reproductoras (nidos antiguos). La zona punteada delimita un área urbanizada que normalmente no es utilizada por las águilas y cuya superficie se ha excluido de los cálculos de densidades. En el recuadro aparecen representados los límites del área de estudio en relación a los de la provincia de Córdoba.

Map of the study area showing nest locations of Golden (circles) and Bonelli's Eagle (stars) pairs. Open circles represent locations of deserted (old) nests. Stippled area correspond to an urban area not included in the density estimations. Upper right figure indicates the location of study area with respect to Córdoba province.

En la fig. 1 puede apreciarse también un llamativo patrón de distribución espacial de los nidos, tanto desde un punto de vista intraespecífico como interespecífico. Para el Aguila Perdicera, la distancia (en km) al nido más próximo (conespecífico) es de $11,4 \pm 5,5$ (6); para el Aguila Real es de $10,2 \pm 3,7$ (5). Las diferencias no son significativas ($U = 10$, $p = 0,21$, test de MANN-WHITNEY). En cambio, las distancias «interespecíficas» ($3,6 \pm 3,0$ km, $n = 8$) son significativamente menores ($U = 5$, $p < 0,015$, en las dos comparaciones posibles) a las intraespecíficas ya citadas.

Por otra parte, considerados conjuntamente, los nidos de las dos especies muestran una distribución contagiosa ($R = 0,57$, $p < 0,05$, CLARK y EVANS, 1954). Los nidos del Aguila Perdicera y del Aguila Real, considerados separadamente, tienen una distribución con tendencia a la regularidad ($R = 1,3$ y $R = 1,1$, respectivamente, aunque $p > 0,05$). $R = 1$ en una distribución al azar, $R < 1$ en casos de contagio y $R > 1$ en distribuciones regulares (ver CLARK y EVANS, 1954).

2. Territorialidad

En las figs. 2 y 3 aparecen trazados los límites del área abarcada por un radio igual a la mitad de la distancia media al nido más próximo. Esta distancia constituye una medida del límite de tolerancia de la proximidad (RATCLIFFE, 1962) y provee un método para determinar la densidad de parejas y el área ocupada por cada especie. Estos círculos son abstracciones y no coinciden, necesariamente, con los territorios reales, delimitando únicamente el área habitual potencial de cada pareja. En las figs. 2 y 3 se ha representado también el área abarcada por las observaciones realizadas. Las superficies son similares para las diferentes parejas y equivalen, aproximadamente, a las de círculos trazados con un diámetro igual a la distancia media «interespecífica». Es decir, las áreas sobrevoladas más frecuentemente por las distintas parejas presentan cierta exclusividad entre las dos especies, no existiendo apenas solapamiento entre las parejas contiguas de Aguila Real y Aguila Perdicera.

En los casos de proximidad entre nidos de las dos especies, cada pareja realizaba los vuelos en direcciones determinadas, limitándose a unos sectores de vuelo particulares. Varias observaciones continuadas de las parejas HF3 y ACH3 (fig. 3) confirmaron que, durante el período de cría, los vuelos de caza se realizan a no más de 5 km del nido y probablemente a cazaderos concretos.

Las zonas señaladas alrededor de los nidos (figs. 2 y 3), enmarcan el área donde se realizaban los vuelos de celo, la toma de ramas para el nido

y donde se localizaban las construcciones alternativas y los posaderos más frecuentados por cada pareja.

Es patente, pues, además del espaciamiento regular entre las parejas de cada especie, la segregación espacial en los casos de proximidad entre parejas de las dos especies.

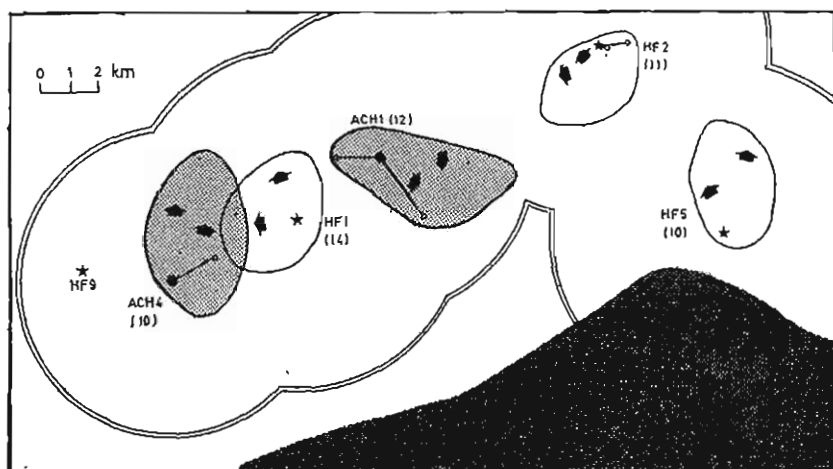


Fig. 2.—Parte del área de estudio intensivo mostrando la localización (símbolos como en fig. 1) de los nidos de Aguila Real y Aguila Perdicera. Los círculos blancos indican las construcciones alternativas de cada pareja. Las flechas indican las principales direcciones de vuelo. La zona más sombreada es parte del área urbana representada en la fig. 1. No se ha dibujado el círculo correspondiente al nido de Aguila Perdicera de la parte izquierda por carecer de observaciones sobre esa pareja. Ver texto para explicación. Entre paréntesis, número de observaciones para cada pareja.

Part of the intensive study area showing the locations of Golden Eagle and Bonelli's Eagle nests (symbols as in fig. 1). Open circles indicate emplacements of alternate nests and arrows, main flight directions. The area in the low-right part of the figure is a part of the urban zone depicted in fig. 1. The circle corresponding to the left margin Bonelli's Eagle nest has not been traced due to lack of observations on that pair. See text for explanation.

Figures inside parenthesis are number of observations for each pair.

3. Nidificación. Características de los nidos

Normalmente cada pareja de águilas regenta varios nidos alternativos, además del empleado para nidificar, que pueden estar construidos en el mismo roquedo que éste o bien en árboles u otros cortados distantes de él.

El Aguila Real utiliza más nidos alternativos por pareja (de 8 parejas, 5 tienen dos o tres nidos) que el Aguila Perdicera (de 14 parejas, 11 tienen sólo una o dos construcciones alternativas) (tabla I). Por otra parte, el 73,3

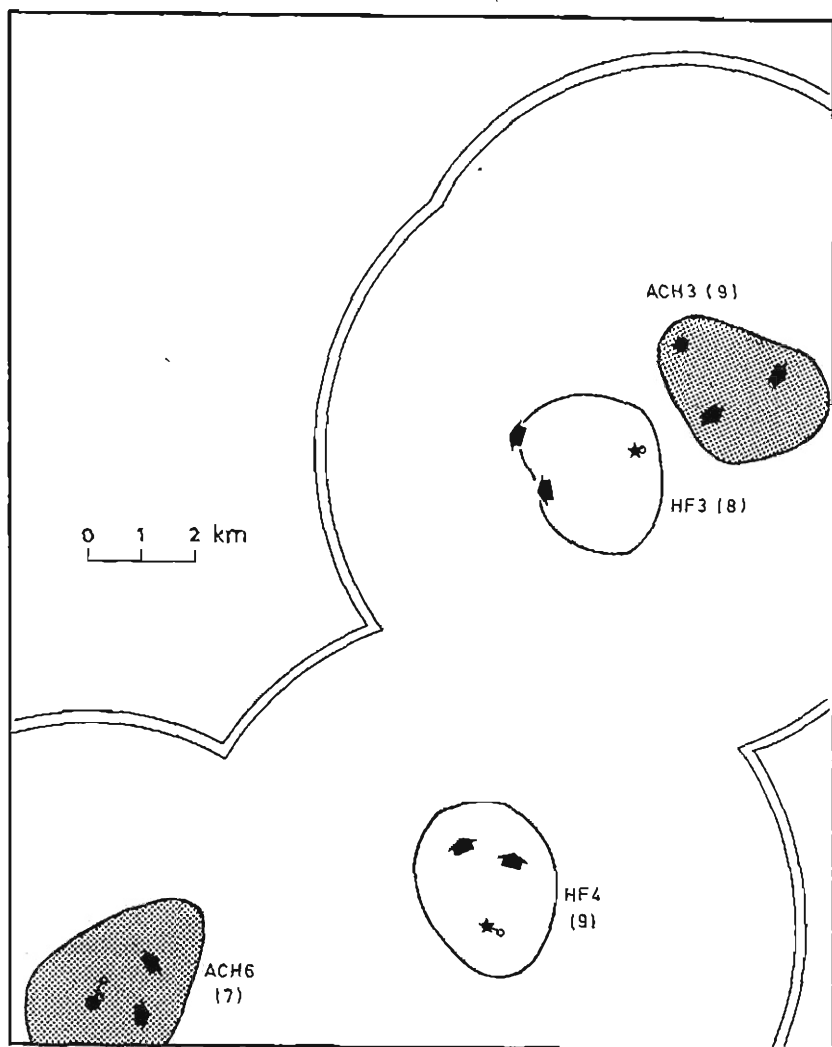


Fig. 8.—Otra parte del área de estudio intensivo mostrando la localización de los nidos de distintas parejas. Símbolos como en figs. 1 y 2. Ver texto para explicación.

Another part of the intensive study area showing the locations of different eagle pairs. See legends to figures 1 and 2, and text for explanations

por 100 de las distancias medidas entre nidos alternativos de Aguila Perdiera lo era sobre construcciones situadas en el mismo roquedo o paredón; para el Aguila Real, un 63,6 por 100 de estas distancias era entre nidos alternativos emplazados en paredes diferentes.

TABLA I

Principales características de los nidos de Aguila Real (*Aquila chrysaetos*) y de Aguila Perdiera (*Hieraacetus fasciatus*) en S.^a Morena Central (provincia de Córdoba)
Main features of Golden Eagle and Bonelli's Eagle nests in Central Sierra Morena (Córdoba province)

	Aguila Real	Aguila Perdiera
Total parejas	13	14
Nidos en roca	9	22
Nidos en árbol	4	1
N.º medio de nidos alternativos por pareja (**)..	2.1 (8)	1.8 (14)
Distancia entre nidos alternativos	(a)* 1.7 ± 1.6 (8) (b)** 6.4 ± 4.6 (4)	0.6 ± 0.4 (4) 2.9 ± 1.0 (11)
Altura sobre el suelo	8.0 ± 4.6 (6)	11.1 ± 7.0 (17)
Diámetro 1	0.9 ± 0.1 (7)	1.0 ± 0.3 (10)
Diámetro 2	1.1 ± 0.1 (7)	1.2 ± 0.6 (10)
Altura de la construcción	0.7 ± 0.1 (5)	0.6 ± 0.3 (8)

(a): roquedos diferentes (Km); (b): mismo roquedo.

(*): $p = 0.15$, n. s.; (**): $p < 0.001$, Test de Mann-Whitney.

Los diámetros son la anchura (1) y la longitud (2) máximas de los nidos. Las medidas se dan en metros: $\bar{x} \pm d. t. (n)$.

Las principales características de los nidos se resumen en la tabla I. La altura de los nidos sobre el suelo varía entre las dos especies. Normalmente las Aguilas Reales construyen los nidos a baja altura (2-6 m), en pequeños roquedos (5-15 m). Los nidos de Aguila Perdiera se encuentran a mayor altura sobre el suelo, en roquedos de mayores dimensiones. En el área de estudio la disponibilidad de paredes adecuadas para el emplazamiento de los nidos parece bastante baja (las alturas s. n. m. oscilan entre 300 y 700 m). Los nidos de las dos especies se localizan en pedrizas aisladas, raramente de más de 30 m de altura, a lo largo de los cauces de los ríos. Además es frecuente la utilización de árboles por el Aguila Real: un 40 por 100 de

los nidos de esta especie se encuentran sobre *Quercus suber*, *Q. rotundifolia* y *Pinus pinea*, principalmente. También el Aguila Perdicera muestra esta conducta; una pareja nidifica regularmente en un pino piñonero (ver CABOT *et al.*, 1977).

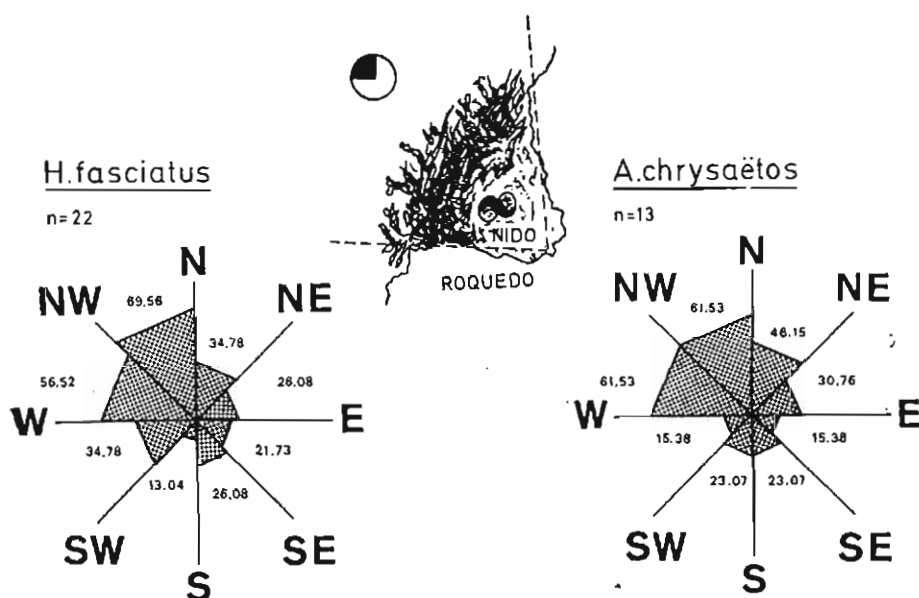


Fig. 4.—Esquema de las orientaciones de los nidos de Aguila Real y Perdicera en la zona de estudio. El croquis de la parte central muestra como se registraron las orientaciones (sector circular negro) y a los lados se han representado los porcentajes de construcciones orientadas en cada dirección. Nótese que un determinado nido puede estar expuesto a dos o más direcciones y que, por tanto, la suma de los porcentajes no ha de ser 100 por 100.

Diagram showing nest-site orientations in the study area. The drawing in the central part shows how nest-site orientations were recorded and lateral diagrams represent percentages of total nests recorded, exposed to each direction. Note that these figures do not sum up 100 % because a given nest is actually oriented to one, two or more sectors at the same time.

Los nidos suelen situarse en el tercio superior de los roquedos, en repisas pequeñas de 1-1,5 m². Los huecos en la roca se utilizan raramente (en 3 ocasiones el Aguila Real y en 1 el Aguila Perdicera).

Los materiales usados para la construcción de los nidos suelen ser ramas de *Cistus ladanifer* y ramas con hojas verdes de *Quercus rotundifolia*, *Q. suber* y *Q. faginea* (para cobertura de la plataforma), que obtienen las águi-

las directamente de las copas de los árboles, arrancándolas mientras se cierran sobre alcornoques o encinas de las cercanías del nido.

En la tabla I se reúnen los datos disponibles sobre medidas de los nidos. Un nido nuevo de Aguila Perdicera, construido en 1978, medía $1,3 \times 0,9$ m y solo 0,2 m de alto. Una antigua plataforma medía $3,1 \times 1,1$ m y era el resultado de la unión de dos nidos, situados en la misma repisa, por adición progresiva de ramas.

Los datos de orientación de los nidos se resumen en la fig. 4. Las desviaciones de una distribución al azar son sólo significativas para el Aguila Perdicera ($p < 0,005$, test Q de Cochran), aunque también se observa una tendencia marginalmente significativa en el Aguila Real ($p < 0,10$). Las construcciones del Aguila Perdicera tienden a estar orientadas preferentemente hacia el NNW; la no-significación para el Aguila Real es probablemente debida al pequeño tamaño muestral, pero también se aprecia una tendencia similar. No se encuentran diferencias significativas entre las orientaciones de los nidos de las dos especies.

4. Reproducción

En la tabla II se encuentran las observaciones sobre fenología de la reproducción. En el Aguila Perdicera, para 9 observaciones, la fecha de eclosión se situó entre el 24 de marzo y el 16 de abril, lo cual emplaza la fecha de puesta en la segunda quincena de febrero (un nido con dos huevos el 28 de febrero de 1976). Destaca la observación de un nido con un huevo y un pollo de dos días el 17 de abril de 1976. Para el Aguila Real la fecha de eclosión se sitúa entre el 13 y el 25 de abril, y la puesta en la primera quincena de marzo.

La actividad reproductiva del Aguila Real se realiza con un desfase de unos 20 días con respecto al Aguila Perdicera (tabla II). En 1975, un nido de la primera especie contenía 2 pollos de 15 días y una pareja de perdiceras tenía, en la misma fecha, 2 pollos de un mes de edad. Los primeros vuelos de los pollos de Aguila Perdicera se realizan entre el 1 y el 10 de junio (dos nidos ya estaban vacíos en la última semana de mayo). Por estas fechas los pollos del Aguila Real suelen tener aún 40-45 días y salen del nido en la última semana de junio y la primera de julio.

Los datos sobre productividad de las parejas estudiadas se encuentran en la tabla III. El Aguila Perdicera mantiene una mayor productividad que el Aguila Real, debido a que en la misma superficie nidifican dos parejas más

y a que dos parejas de *Aguila Real* no se reproducen, aunque se mantienen en sus territorios. De esta forma, mientras que para la *Perdicera* el número de pollos por pareja es de $1,3 \pm 0,4$ (4), para el *Aguila Real* es de $1,1 \pm 0,2$ (5). Como cifra aproximada se puede afirmar que las 8 parejas de *Aguila Real*

TABLA II

Observaciones sobre la fenología de la reproducción del *Aguila Real* y del *Aguila Perdicera* en Sierra Morena Central (provincia de Córdoba)

Observations on the breeding phenology of Golden Eagle and Bonelli's Eagle pairs in Central Sierra Morena (Córdoba province)

AGUILA REAL			AGUILA PERDICERA		
Pareja	Fecha	Observación	Pareja	Fecha	Observación
AC10	08.5.75	2 Pull. 25d.		13.4.75	2 Pull. 15d.
AC3	25.5.76	2 Pull. 40d.	HF1	29.5.75	Nido vacío
AC4	03.4.77	Hembra incubando		17.4.77	2 Pull. 25d.
	04.6.77	1 Pull. 45d.		15.4.78	1 Pull. 10d.
			HF2	22.4.78	2 Pull. 20d.
			HF4	28.2.76	2 Huevos
				15.4.76	2 Pull. 20d.
			HF3	17.4.76	1 Huevo, 1 Pull. 2d.
			HF12	15.4.78	1 Pull. 15d.
				17.3.77	1 Pull. 20d.
			HF5	06.5.77	Nido vacío
				11.3.78	Hembra incubando
				05.6.78	1 Pull. 60d.

producen anualmente entre 7 y 10 jóvenes, y que las 10 parejas de *Aguila Perdicera*, entre 10 y 18.

No se observaron en ninguna ocasión casos de canibalismo entre los pollos de las dos especies. En principio, las cifras de pollos/nido deben ser un reflejo del tamaño de puesta, en el área de estudio. Para el *Aguila Real*, 15 polladas observadas, de 18, eran de dos aguiluchos (promedio interanual de $1,9 \pm 0,2$ (5) pollos/nido). Para el *Aguila Perdicera*, 16 polladas, de 21 observadas, fueron de dos polluelos (promedio interanual de $1,7 \pm 0,2$ (4) pollos/nido).

TABLA III

Datos disponibles sobre productividad de las parejas de Aguila Real y Aguila Perdicera estudiadas en Sierra Morena Central (provincia de Córdoba)
Available data on productivity of Golden Eagle and Bonelli's Eagle breeding pairs in Central Sierra Morena (Córdoba province)

	1974		1975		1976		1977		1978	
	ACH	HF	ACH	HF	ACH	HF	ACH	HF	ACH	HF
Total parejas	8	—	8	10	8	10	8	10	8	10
Nidos ocupados ^a	4	—	6	4	5	10	5	9	3	7
Nidos no ocupados	2	—	2	0	2	0	2	0	2	1
Sin datos	2	—	0	6	1	0	1	1	3	2
Número de pollos	5	—	5	4	2	12	6	11	2	9
Números de pollos (estimado) ^b	9	—	9	8	10	18	10	15	6	11
Pollos/nido ^d	1.7	—	1.7	2.0	2.0	1.7	2.0	1.8	2.0	1.5
Pollos/pareja ^c	1.1	—	1.1	0.8	1.3	1.8	1.3	1.5	0.8	1.1

a: cifra mínima, sin contar aquellas parejas para las que carecemos de datos de cría

b: máximo posible según los nidos ocupados ese año.

c: número de pollos (estimado)/total parejas.

d: calculado sólo sobre los nidos ocupados de los que conocíamos el número de pollos.

ACH, Aguila real; HF, Aguila perdicera.

5. Alimentación

Las dietas de las dos especies se encuentran detalladas en la tabla IV. La alimentación es bastante similar y se encuentra centrada en el consumo de Conejo (*Oryctolagus cuniculus*). Esta presa se halla más representada en la dieta del Aguila Real que en la del Aguila Perdicera (61,2 por 100 de Lagomorpha frente a un 45,7 por 100, respectivamente). Un mayor porcentaje de las presas son Mamíferos en el Aguila Real (65,7 frente a un 48,6 por 100 en la Perdicera), mientras que las aves suponen un 28,3 por 100 de las presas de la primera y un 44,3 por 100 en la segunda. Los Reptiles se encuentran mínimamente representados (3,0 y 7,1 por 100, respectivamente), con un mayor consumo en el Aguila Perdicera, principalmente de *Lacerta lepida*. Las diferencias entre los porcentajes de Mamíferos y Aves en la dieta

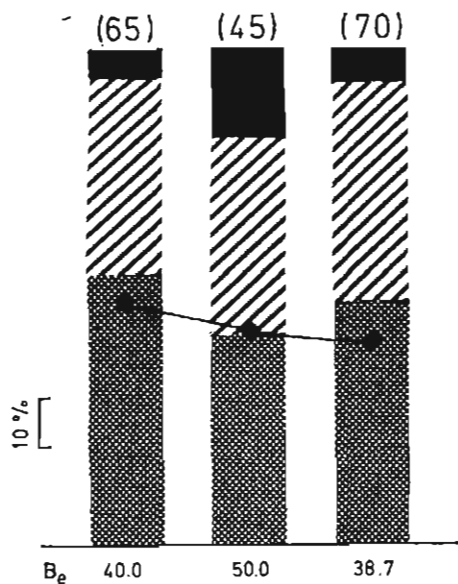
de las dos especies, son significativas ($t_s = 2,15$ y $t_s = 1,68$, $p < 0,05$ y $p < 0,10$, respectivamente, test de diferencia entre porcentajes, SOKAL y ROHLF, 1969).

T A B L A I V

Alimentación del Aguila Real y del Aguila Perdicera en S.^a Morena Central (provincia de Córdoba). Presas identificadas a partir de restos en nido, en egagrópilas, o transportadas en las garras (observaciones de caza)
Diet of Golden Eagle and Bonelli's Eagle in Central Sierra Morena (Córdoba province). Figures correspond either to prey on nest, pellets or hunting observations

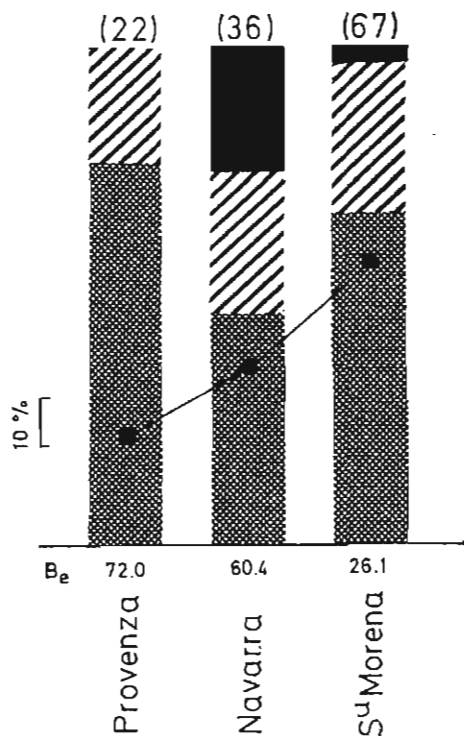
	Aguila Perdicera		Aguila Real	
	N	%	N	%
	n = 70		n = 67	
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	29	41.4	38	56.7
<i>Lepus europaeus</i>	3	4.3	3	4.5
<i>Mus-Apodemus</i>	1	1.4	—	—
<i>Ratus</i> sp.	1	1.4	2	2.9
<i>Erinaceus</i>	—	—	1	1.5
Total Mammalia	34	48.6	44	65.7
<i>Alectoris rufa</i>	7	10.0	6	8.9
<i>Corvus monedula</i>	5	7.1	—	—
Corvidae	2	3.0	2	3.0
<i>Turdus merula</i>	1	1.4	1	1.5
Passeriformes 1 ^a	5	7.1	4	6.0
Passeriformes 2 ^a	2	3.0	—	—
<i>Columba palumbus</i>	8	11.4	2	3.0
Aves de corral	1	1.4	4	6.0
Total Aves	31	44.3	19	28.3
<i>Lacerta lepida</i>	4	5.7	1	1.5
<i>Malpolon monspessulanus</i>	1	1.4	—	—
Colubridae N. I.	—	—	1	1.5
Total Reptiles	5	7.1	2	3.0
Carroña ^o	—	—	2	3.0

a: > 30 g; b: < 30 g; c: *Ovis*, *Capra*.



HIERAETUS FASCIATUS

Fig. 5.—Variación latitudinal en la composición de la dieta, importancia del Conejo en la misma (círculos negros) y en el índice de amplitud trófica (B_e) del Aguila Real y del Aguila Perdicera en tres localidades del sur de Europa (Provenza, Cheylan, 1977; Navarra, Elósegui, 1978 y S.^a Morena, presente estudio). Los números entre paréntesis indican el número de presas para cada localidad. En negro, porcentaje de reptiles; rayado, porcentaje de aves; punteado, porcentaje de mamíferos.



AQUILA CHRYSAETOS

Latitudinal variation in proportion of different prey types (rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, black dots; mammals, stippled; birds, bars; and reptiles, black) in the diet of Golden and Bonelli's Eagles. Data from Provenza, Cheylan, 1977; Navarra, Elósegui, 1978; and S.^a Morena present work. Figures above bars indicate number of prey analysed. Variation in trophic diversity among localities (B_e) is also shown.

Estas diferencias porcentuales en la dieta se mantienen a lo largo de un gradiente latitudinal en las diversas localidades donde se han estudiado las dos especies (fig. 5). El porcentaje de Mamíferos es de nuevo mayor para el Aguila Real ($U = 7$, $p = 0,089$, test de Mann-Whitney), el de Aves es más alto en la dieta del Aguila Perdicera ($U = 3$, $p = 0,015$) y el de Reptiles no difiere significativamente entre las dos especies ($U = 14$, $p = 0,465$), considerando conjuntamente los datos de todas las localidades estudiadas.

Por otra parte, si comparamos los porcentajes de Mamíferos y Aves en las dietas, localidad por localidad, sólo son significativamente distintos los referidos a Sierra Morena (ya descritos) y los porcentajes de Mamíferos en la dieta de las dos especies en Provenza (ver fig. 5) ($t_s = 2,03$, $p < 0,05$).

Parecen existir por tanto marcados gradientes latitudinales, principalmente en el papel de los Mamíferos (Conejo) y de las Aves, en la dieta de las dos especies de águilas. Se han estudiado estas variaciones por medio de un índice de amplitud trófica y otro de similaridad o solapamiento de dieta, que permiten analizar las tendencias, descritas anteriormente, desde un punto de vista comparativo:

1. Amplitud trófica (MACARTHUR, 1972).

$$B_s = (1/\sum p_i^2)/n$$

donde, B_s = amplitud trófica; p_i = proporción de presas de la clase i ; n = número total de clases de presas.

2. Solapamiento trófico (SCHOENER, 1970).

$$SOL = 1 - 0,5 \sum (p_{ih} - p_{jh})$$

donde, p_{ih} = proporción de presas de la clase h en la dieta de la especie i ; p_{jh} = proporción de presas de la clase h en la dieta de la especie j .

Para el Aguila Real, la amplitud trófica aumenta con la latitud ($r_s = 0,886$, $p < 0,05$) como ya era suficientemente conocido (DELIBES *et al.*, 1975 a). En cambio, no es evidente tal tendencia para el Aguila Perdicera ($r_s = 0,300$, n. s.).

Por otra parte, la proporción de categorías de presa comunes en la alimentación de las dos especies (tabla IV) aumenta hacia el sur (37,5 por 100 en Provenza, 56,3 en Navarra y 81,3 en Sierra Morena) y, por tanto, el solapamiento trófico (variable entre 0 y 1) presenta una tendencia similar (0,396, 0,510 y 0,744, respectivamente).

A pesar de estas tendencias globales en la similitud de las dietas, los valores de amplitud trófica revelan importantes diferencias en la alimenta-

ción de las dos águilas. En Sierra Morena se alcanzan los valores mínimos de B_e para las dos especies y a la vez es donde se presentan diferencias significativas en los porcentajes de Mamíferos y Aves en la alimentación de las dos rapaces, sugiriendo una especialización divergente. Mientras que el Aguila Real pasa a concentrarse principalmente en el consumo de Conejo, el Aguila Perdicera deviene más ornitófaga, incluyendo en la dieta una mayor proporción de Corvidae, Passeriformes y *Columba palumbus*.

La segregación trófica es más aparente aún al considerar los tamaños de presa de las dos especies. En el Aguila Real un 70,2 por 100 de las presas en Sierra Morena son de más de 600 g y en el Aguila Perdicera, sólo un 47,8 por 100 sobrepasan este tamaño. El peso medio de las presas de la primera especie es de 980 g (datos de Sierra Morena) y para la segunda, de 630 g.

DISCUSIÓN

La abundancia de alimento y de lugares de nidificación, junto con las interacciones territoriales son, normalmente, factores reguladores de las densidades de rapaces en zonas determinadas (BROWN y WATSON, 1964; CRAIGHEAD y CRAIGHEAD, 1969; GARGETT, 1975, 1977; NEWTON, 1976). Por otra parte, las situaciones de simpatria de especies similares frecuentemente se «resuelven» por medio de diversos mecanismos de aislamiento ecológico que incluyen divergencias en la alimentación, en la selección de habitat y en la morfología, mantenimiento de territorios interespecíficos, convergencia de caracteres, etc. (ver CODY, 1974). Es prácticamente desconocido (LACK, 1971; CODY, 1974) hasta que punto cada uno de estos medios de segregación ecológica opera perfilando las relaciones interespecíficas dentro de las comunidades de rapaces o entre especies de similar ecología.

Los datos expuestos en este trabajo permiten una aproximación al problema de la coexistencia entre el Aguila Real y el Aguila Perdicera, intentando hacer posible un análisis de la importancia de la alimentación, de la nidificación y de las interacciones territoriales (inter- e intraespecíficas) a la hora de mantener similares densidades de población, aparentemente estables, para ambas especies.

Alimento

Una de las características más peculiares que se observa en la ecología del ecosistema mediterráneo es la variación de la alimentación de numerosas especies de depredadores en relación con localidades de mayor latitud en el

continente europeo (HERRERA, 1974; HERRERA e HIRALDO, 1976; DELIBES, 1975; DELIBES *et al.*, 1975 a; HIRALDO *et al.*, 1975).

Existen diferencias importantes entre las tendencias latitudinales de la composición de la dieta del Aguila Real y del Aguila Perdicera. En el Aguila Real (DELIBES *et al.*, 1975 a; presente estudio) esta variación se refleja principalmente en la amplitud de la dieta (B_0) y está motivada por el incremento progresivo, hacia el sur, de la importancia del Conejo en la alimentación. En cuanto al Aguila Perdicera, la tendencia es prácticamente inversa: una disminución del consumo de Conejo y un aumento de la importancia de Aves y Reptiles. Esta segregación trófica entre las dos águilas es aún más patente al considerar los tamaños de presa medios de cada una (980 g para el Aguila Real y 630 para la Perdicera), que reflejan las diferencias de peso (y por tanto de maniobrabilidad, CHEYLAN, 1977) entre las dos especies (4.690 g y 2.500 g para las hembras, respectivamente, NEWTON, 1979).

Aunque la similitud global de las dietas es alta en Sierra Morena, el Aguila Perdicera presenta allí una alimentación mucho menos especializada que el Aguila Real. Algunas presas que son asiduamente consumidas por la Perdicera, sólo esporádicamente se hallan en la Real: *Columba palumbus*, *Corvus monedula*, *Lacerta lepida* y Passeriformes. De esta forma el Aguila Perdicera, con una alimentación más especializada en Provenza y Navarra, pasa a una dieta generalista en Sierra Morena, a la vez que se presenta la tendencia inversa en el Aguila Real. Esta inversión o cruzamiento en el patrón de desplazamiento trófico (fig. 5) ilustra la variabilidad, localidad a localidad, del ambiente competitivo, y los reajustes que resultan en ambas especies. El Aguila Perdicera parece mostrar importantes variaciones locales en la alimentación, probablemente dependientes de variaciones paralelas en la abundancia de los tres grupos principales de presas (Mamíferos, Aves y Reptiles). En España Central la alimentación está centrada en el Conejo (ARROYO *et al.*, 1976) y en la Sierra de Ronda, en la Perdiz (SUETENS y GROENENDAEL, 1969), mientras que en Almería (GARCÍA, 1977) es bastante ecléctica y la importancia de los tres tipos de presas es similar.

La divergencia en tipos y tamaños de presa ha sido señalada como uno de los mecanismos más importantes de segregación de nichos en las comunidades de rapaces (BROWN, 1952, 1953; STORER, 1966; LACK, 1971; CODY, 1974; entre otros). Obviamente no se presentan segregaciones absolutas y generalmente la dimensión trófica interacciona con otros aspectos cualitativos no ligados directamente al tamaño o a la alimentación. Esta parece ser la situación del Aguila Real y del Aguila Perdicera en Sierra Morena; otros factores interaccionan con una relativa segregación trófica para establecer como resultado el mantenimiento de densidades de población similares.

Nidificación y territorialidad

La selección del lugar de nidificación (estrechamente ligada a la utilización del hábitat como cazadero) y las interacciones territoriales intra e interespecíficas, resultan en una distribución del espacio, en principio óptima, entre los individuos o parejas que componen las poblaciones de las especies competidoras. La regularidad que se ha observado en las distribuciones de los nidos y territorios invernales de varias especies de rapaces (BROWN, 1952, 1953, 1960; CRAIGHEAD y CRAIGHEAD, 1969; CADE, 1960; RATCLIFFE, 1962; BROWN y WATSON, 1964; GARGETT, 1975; NEWTON *et al.*, 1977; PICOZZI, 1978; SYLVÉN, 1978) ha sido atribuida a interacciones (competencia) intraespecíficas por el alimento o lugares de nidificación (BROWN y AMADON, 1968; NEWTON, 1979). Resulta de esta forma un máximo espaciamiento entre parejas o individuos y por tanto una presión más distribuida sobre el recurso crítico.

Las observaciones de BROWN (1952, 1953) sobre las condiciones de coexistencia de diversas especies de águilas africanas, sugieren que el comportamiento agresivo interespecífico es muy reducido, existiendo muy poco solapamiento entre los territorios. HUTCHINSON (1965) muestra elegantemente como, para este caso, la distribución óptima para cualquier especie resultará en una intensa territorialidad intraespecífica, que asegure un amplio espaciamiento entre las parejas, y en una tolerancia interespecífica que asegure la utilización de todos los lugares de nidificación disponibles. Por otra parte, CODY (1974) demostró que la ventaja de defender territorios interespecíficos aumenta con la similitud ecológica, pero para valores altos de similitud (solapamiento), sólo resulta óptimo defender reducidos territorios interespecíficos.

Los datos expuestos en el presente estudio apoyan plenamente este conjunto de datos, predicciones y modelos. Mientras que a un nivel intraespecífico es máximo el espaciamiento de los nidos de Aguila Real y Perdicera de Sierra Morena (distribuciones regulares o casi regulares de las parejas), a un nivel interespecífico resulta una distribución contagiosa de los nidos. A pesar de esta proximidad de las parejas de las dos especies, las figs. 2 y 3 muestran cómo las zonas de vuelo más frecuente aparecen delimitadas de forma que es mínimo el solapamiento de territorio con parejas adyacentes de la otra especie.

Tanto la segregación trófica como un cierto grado de territorialidad interespecífica, mediada por una competencia intraespecífica probablemente muy intensa, facilitan la coexistencia del Aguila Real y del Aguila Perdicera en Sierra Morena. El espaciamiento regular de las parejas de una misma especie permite, a) una menor competencia por el alimento entre parejas con-

pecíficas vecinas, evitando el solapamiento de territorios, y b) la posibilidad de que nidifique en un roquedo muy próximo una pareja de la otra especie, manteniendo cierta exclusividad en los territorios de caza.

Otros factores

El desfase de los períodos de cría es otro factor importante para reducir la competencia entre especies similares, ya que conlleva una no-coincidencia de los períodos de máxima tasa de captura de presas (LACK, 1971; CODY, 1974). Particularmente las necesidades de alimento se incrementan en el período de incubación y en las primeras semanas de cría de los pollos (BROWN, 1976).

Los períodos de reproducción del Aguila Real y del Aguila Perdicera se encuentran desfasados unos 20 días en Sierra Morena, permitiendo por tanto una cierta segregación temporal en los períodos de máxima demanda de alimento. Este desfase supone que al inicio de la crianza de los pollos de Aguila Real, los del Aguila Perdicera ya tienen unos 25 días de edad, con un peso que representa, aproximadamente, un 50 por 100 del definitivo del adulto (ver GARCÍA, 1977).

El resultado de la interacción de todos los factores señalados anteriormente es el mantenimiento, o la tendencia, hacia un equilibrio óptimo en las densidades de las dos especies. En este punto de equilibrio las densidades de población son las máximas posibles, impuestas por los niveles de recursos (lugares de nidificación apropiados, abundancia de presas, etc.) de tal forma que se pueden imaginar desviaciones, año tras año, alrededor de este punto, paralelas a las variaciones en la abundancia de los recursos. Las fluctuaciones de las densidades de cría pueden o no estar motivadas por presiones selectivas originadas en la época de reproducción, ya que también tienen un papel importante los niveles de recursos invernales, limitando los tamaños de población para el siguiente período reproductivo (NEWTON, 1979).

Agradecimientos

Estoy en deuda de gratitud con José A. Torres y Amparo León, que me acompañaron en numerosas ocasiones, me dieron acceso a información recogida por ellos y leyeron críticamente varias versiones iniciales de este manuscrito.

También estoy especialmente agradecido, entre otras personas, a Javier Villasante y a Myriam, que me ayudaron en el acceso a los nidos y discutieron conmigo muchos aspectos del trabajo.

RESUMEN

Se ha estudiado en el presente trabajo la densidad de población, espaciamento de los nidos, características de los lugares de nidificación, alimentación y reproducción del Aguila Real, *Aquila chrysaetos*, y el Aguila Perdicera, *Hieraaëtus fasciatus*, en Sierra Morena Central (provincia de Córdoba).

En un área de 2.200 km² nidifican 8 parejas de Aguila Real y 10 de Aguila Perdicera (1 par/275 km² y 1 par/220 km², respectivamente). Las distancias medias entre nidos de la misma especie eran 10,2 y 11,4 km respectivamente, mostrando una distribución regular sobre la zona ocupada. La distancia media entre nidos vecinos de distinta especie era considerablemente menor, 3,6 km. Las dos especies mantenían territorios exclusivos tanto intra como interespecíficamente.

Las parejas de Aguila Real tenían más nidos alternativos que las de Aguila Perdicera, y solían estar situados en pequeños roquedos diferentes o en árboles (40% de las construcciones); la Perdicera nidificaba en roquedos de mayores dimensiones, emplazando los nidos alternativos en un mismo cantil, generalmente.

La actividad reproductora del Aguila Real se iniciaba con un desfase de 20 días con respecto al Aguila Perdicera. Las fechas de eclosión de esta especie se situaron entre el 24 de marzo y el 16 de abril y para la Real, entre el 13 y el 25 de abril. El promedio de pollos/pareja territorial fue de 1,3 y 1,1, respectivamente y el de pollos/nido, 1,7 y 1,9, respectivamente.

La similitud global de la dieta es alta en Sierra Morena, pero el Aguila Real consume principalmente Mamíferos (Conejo) y el Aguila Perdicera es más ornitófaga, aunque incluye similares proporciones de Mamíferos y Aves en la dieta. Los tamaños medios de presa son, respectivamente, 980 g y 630 g.

Se discute la interacción de todas estas diferencias para determinar un equilibrio óptimo en las densidades de población de las dos especies, resaltando el importante papel de las interacciones intraespecíficas en el mantenimiento de la coexistencia.

SUMMARY

Population density, nest spacing, nest-site characteristics, reproduction and food habits of breeding Golden Eagles, *Aquila chrysaetos*, and Bonelli's Eagles, *Hieraaëtus fasciatus*, were studied in central Sierra Morena (Córdoba province).

On 2200 km², 8 Golden Eagle pairs and 10 Bonelli's Eagle pairs were found nesting. Pairs of a given species showed a regular distribution over the study area (mean 10.2 and 11.4 km apart, respectively) and distances to neighbors of different species were considerably lower (mean 3.6 km). Both species maintained almost exclusive territories both intra- and interspecifically.

Golden Eagle pairs have more alternate nests than Bonelli's Eagle ones, constructed mainly on different cliffs or trees. Golden Eagles breed approximately 20 days later than Bonelli's. Hatching dates for Bonelli's ranged between 24 March and 16 April, and for Golden Eagles between 13 and 25 April. Mean number of young per territorial pair was 1.3 and 1.1, respectively, and mean number of young/nest, 1.7 and 1.9, respectively.

Diet overlap is high in Sierra Morena, but Golden Eagles take significantly more mammalian prey (mainly Rabbit, *Oryctolagus cuniculus*) than Bonelli's Eagles which also

prey on rabbits but, to a great extent, on birds. Mean prey sizes are 980 g and 630 g, respectively, reflecting the body size differences of the two eagles.

The interaction of all these factors to determine an optimum density level is discussed, emphasizing the important role of intraspecific competition in allowing coexistence of the two eagle species.

BIBLIOGRAFÍA

- ARROYO, B., BUENO, J. M. & PÉREZ-MELLADO, V. (1976). Biología de la reproducción de *Hieraaetus fasciatus* en España central. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3: 33-45.
- BLONDEL, J. (1969). Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. pp. 97-151, en: Lamotte, M. y Bourlière, F. (eds.). *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris.
- BLONDEL, J., COULON, L., GIRERD, B. & HORTIGUE, M. (1969). Deux cent heures d'observation auprès de l'aire de l'Aigle de Bonelli. *Nos Oiseaux*, 30: 1-60.
- BROWN, L. H. (1952). On the biology of the large birds of prey of Embu District, Kenya Colony. *Ibis*, 94: 577-620.
- (1953). On the biology of the large birds of prey of Embu District, Kenya Colony. *Ibis*, 95: 74-114.
- (1960). The African Fish Eagle, *Haliaeetus vocifer*, especially in the Kavirondo Gulf. *Ibis*, 102: 285-297.
- (1976). *Birds of prey: their biology and ecology*. London, Hamlyn.
- y WATSON, A. (1964). The Golden Eagle in relation to its food supply. *Ibis*, 106: 78-100.
- & AMADON, D. (1968). *Eagles, hawks and falcons of the world*. London: Country Life Books.
- CABOT, J., JORDANO, P., RUIZ, M. & VILLASANTE, J. (1977). Nidificación del Aguila Perdicera, *Hieraaetus fasciatus*, en árbol. *Ardeola*, 24: 215-217 (1978).
- CADE, T. J. (1960). Ecology of the Peregrine and Gyrfalcon populations in Alaska. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 63: 151-290.
- CANO, A. & PARRINDER, E. R. (1961). Studies of less familiar birds: Bonelli's Eagle. *Brit. Birds*, 54: 422-427.
- CLARK, I. J. & EVANS, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445-453.
- CODY, M. L. (1974). *Competition and the structure of bird communities*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- CRAIGHEAD, J. J. & CRAIGHEAD, F. C. (1969). *Hawks, owls and wildlife*. New York. Dover Publ.
- CHEYLAN, G. (1973). Notes sur la compétition entre l'Aigle royal, *Aquila chrysaetos* et l'Aigle de Bonelli, *Hieraaetus fasciatus*. *Alauda*, 41: 203-212.
- (1977). La place trophique de l'Aigle de Bonelli, *Hieraaetus fasciatus* dans les biocenoses méditerranéennes. *Alauda*, 45: 1-15.
- DELIBES, M. (1975). Some characteristic features of predation in Mediterranean ecosystems. *XII Congr. Int. Union Game Biologists*, Lisboa.
- DELIBES, M., CALDERÓN, J. & HIRALDO, F. (1975 a). Selección de presa y alimentación en España del Aguila Real (*Aquila chrysaetos*). *Ardeola* 21 (vol. especial): 285-303.
- DELIBES, M., AMORES, F. & CALDERÓN, J. (1975 b). Tamaño de puesta y mortalidad de los

- pollos del Aguila Real Ibérica (*Aquila chrysaetos homeyeri*). *Doñana, Acta Vertebrata*, 2: 179-191.
- ELÓSEGUI, J. (1973). Informe preliminar sobre alimentación de Aves rapaces en Navarra y provincias limítrofes. *Ardeola*, 19: 249-256.
- (1976). El Aguila Perdicera en Navarra. *Vida Silvestre*, 20: 247-255.
- GARCÍA, L. (1977). Reproducción del Aguila Perdicera, *Hieraetus fasciatus* en la Sierra de Cabo de Gata de Almería. *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 5: 83-92.
- GARGETT, V. (1975). The spacing of Black Eagles in the Matopos, Rhodesia. *Ostrich*, 46: 1-44.
- (1977). A 13-year population study of the Black Eagles in the Matopos, Rhodesia, 1964-1976. *Ostrich*, 48: 17-27.
- HERRERA, C. M. (1974). Trophic diversity of the Barn Owl, *Tyto alba*, in continental Western Europe. *Ornis Scand.*, 5: 181-191.
- e HIRALDO, F. (1976). Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.*, 7: 29-41.
- HIRALDO, F., ANDRADA, J. & PARREÑO, F. F. (1975). Diet of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. *Doñana, Acta Vertebrata*, 2: 161-177.
- HUTCHINSON, G. E. (1965). *The ecological theater and the evolutionary play*. New Haven: Yale Univ. Press.
- LACK, D. (1971). *Ecological isolation in birds*. Oxford: Blackwell.
- LOCKIE, J. D. (1964). The breeding density of the Golden Eagle and Fox in relation to food-supply in Wester Ross, Scotland. *Scot. Nat.*, 71: 67-77.
- MACARTHUR, R. H. (1972). *Geographical ecology*. New York: Harper y Row.
- MOSHER, J. A. & WHITE, C. M. (1976). Directional exposure of Golden Eagle nests. *Can. Field Nat.*, 90: 356-359.
- NEWTON, I. (1976). Breeding of Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in different environments. *J. Anim. Ecol.*, 45: 831-849.
- (1979). *Population ecology of raptors*. Berkhamsted: T. y A. D. Poyser.
- MARQUISS, M., WEIR, D. N. y MOSS, D. (1977). Spacing of Sparrowhawk nesting territories. *J. Anim. Ecol.*, 46: 425-441.
- PICOZZI, N. (1978). Dispersion, breeding and prey of the Hen Harrier *Circus cyaneus* in Glen Dye, Kincardineshire. *Ibis*, 120: 498-509.
- RATCLIFFE, D. A. (1962). Breeding density in the Peregrine, *Falco peregrinus* and Raven, *Corvus corax*. *Ibis*, 104: 13-39.
- SCHOENER, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51: 408-418.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1969). *Biometry*. San Francisco: Freeman.
- STEMMLER, K. (1955). *Der Steinadler in der Schweizer Alpen*. Schaffhausen.
- STORER, R. W. (1960). Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters. *Auk*, 83: 423-436.
- SUETENS, W. & VAN GROENENDAEL, P. (1969). Notes sur l'écologie de l'Aigle de Bonelli (*H. fasciatus*) et de l'Aigle Bottée (*H. pennatus*) en Espagne méridionale. *Ardeola*, 15: 19-30.
- SYLVÉN, M. (1978). Interspecific relations between sympatrically wintering Common Buzzards *Buteo buteo* and Rough-legged Buzzards *Buteo lagopus*. *Ornis Scand.*, 9: 197-206.
- TORRES, J. A., JORDANO, P. & LEÓN, A. (1981). *Aves de presa diurnas en la provincia de Córdoba*. Publ. Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba. (En prensa.)