

Universitat de Lleida

## Seguimiento de una población de perdiz roja silvestre de La Mancha durante 1998-2011: aspectos biométricos, demográficos y fenológicos

M<sup>a</sup> Carolina Ponz Gan

Dipòsit Legal: L.1446-2015  
<http://hdl.handle.net/10803/314181>

**ADVERTIMENT.** L'accés als continguts d'aquesta tesi doctoral i la seva utilització ha de respectar els drets de la persona autora. Pot ser utilitzada per a consulta o estudi personal, així com en activitats o materials d'investigació i docència en els termes establerts a l'art. 32 del Text Refós de la Llei de Propietat Intel·lectual (RDL 1/1996). Per altres utilitzacions es requereix l'autorització prèvia i expressa de la persona autora. En qualsevol cas, en la utilització dels seus continguts caldrà indicar de forma clara el nom i cognoms de la persona autora i el títol de la tesi doctoral. No s'autoritza la seva reproducció o altres formes d'explotació efectuades amb finalitats de lucre ni la seva comunicació pública des d'un lloc aliè al servei TDX. Tampoc s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant als continguts de la tesi com als seus resums i índexs.

**ADVERTENCIA.** El acceso a los contenidos de esta tesis doctoral y su utilización debe respetar los derechos de la persona autora. Puede ser utilizada para consulta o estudio personal, así como en actividades o materiales de investigación y docencia en los términos establecidos en el art. 32 del Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual (RDL 1/1996). Para otros usos se requiere la autorización previa y expresa de la persona autora. En cualquier caso, en la utilización de sus contenidos se deberá indicar de forma clara el nombre y apellidos de la persona autora y el título de la tesis doctoral. No se autoriza su reproducción u otras formas de explotación efectuadas con fines lucrativos ni su comunicación pública desde un sitio ajeno al servicio TDR. Tampoco se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al contenido de la tesis como a sus resúmenes e índices.

**WARNING.** Access to the contents of this doctoral thesis and its use must respect the rights of the author. It can be used for reference or private study, as well as research and learning activities or materials in the terms established by the 32nd article of the Spanish Consolidated Copyright Act (RDL 1/1996). Express and previous authorization of the author is required for any other uses. In any case, when using its content, full name of the author and title of the thesis must be clearly indicated. Reproduction or other forms of for profit use or public communication from outside TDX service is not allowed. Presentation of its content in a window or frame external to TDX (framing) is not authorized either. These rights affect both the content of the thesis and its abstracts and indexes.

**SEGUIMIENTO DE UNA POBLACIÓN DE  
PERDIZ ROJA SILVESTRE DE  
LA MANCHA DURANTE 1998-2011**  
**Aspectos biométricos, demográficos y  
fenológicos**



**Tesis Doctoral**

**M<sup>a</sup> CAROLINA PONZ GAN**





**SEGUIMIENTO DE UNA POBLACIÓN DE PERDIZ ROJA  
SILVESTRE DE LA MANCHA DURANTE 1998-2011  
Aspectos biométricos, demográficos y fenológicos**

Memoria presentada por

**M<sup>a</sup> Carolina Ponz Gan**

para optar al título de

**Doctora por la Universidad de Lleida**

ETSEA

Departamento de Producción Animal

Programa de Doctorado en Producción Animal (Código 9833)

Lérida, 2015

DIRECTOR DE TESIS

**Dr. Jesús Nadal García**

Departamento de Producción Animal

Universidad de Lleida (UdL)

Lérida, España



## ÍNDICE

---

<b>RESUMEN / RESUM / ABSTRACT</b>	<b>1</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
<b>LA BIOMETRÍA</b> (capítulo I)	<b>14</b>
<b>Introducción</b>	<b>15</b>
<b>Material y métodos</b>	<b>20</b>
<b>Resultados</b>	<b>25</b>
La biometría como herramienta útil para la determinación de la edad y el sexo de la perdiz	25
La asociación entre las variables biométricas	43
La variabilidad interanual de las variables biométricas	50
La asociación entre la biometría y las condiciones meteorológicas anuales	59
La variabilidad espacial de la biometría	63
<b>Discusión</b>	<b>70</b>
La idoneidad de las variables a seleccionar	70
La eficacia de las variables biométricas seleccionadas	73
La asociación entre las variables biométricas	78
La variabilidad espacial e interanual de las variables biométricas	80
<b>LA ESTRUCTURA Y LA DINÁMICA POBLACIONAL</b> (capítulo II)	<b>89</b>
<b>Introducción</b>	<b>90</b>
<b>Material y métodos</b>	<b>91</b>
<b>Resultados</b>	<b>98</b>
La estructura poblacional	98
La variabilidad temporal de la estructura poblacional	99
La variabilidad espacial de la estructura poblacional	124
La estructura poblacional y su variabilidad en las áreas de referencia	139
Los modelos poblacionales	149
<b>Discusión</b>	<b>161</b>
La estructura poblacional en el conjunto del periodo de estudio	165
¿La estructura de la población cambia a lo largo de los años de estudio?	177
¿Las razones del comienzo de la temporada de caza son diferentes de las del final?	184
¿Hay diferencias entre las razones de los diversos sectores de un área de estudio?	191
Los modelos poblacionales	199
<b>LAS ECLOSIONES DE LOS POLLOS</b> (capítulo III)	<b>211</b>
<b>Introducción</b>	<b>212</b>
<b>Material y métodos</b>	<b>212</b>
<b>Resultados</b>	<b>216</b>
Las curvas de eclosión-supervivencia	216
La variabilidad en las curvas de eclosión-supervivencia de los dos sexos	218
La variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia	220
La asociación entre las curvas de eclosión-supervivencia y las condiciones meteorológicas anuales	222
La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia	225
La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia y la localización geográfica	227
El éxito reproductor y las fechas de eclosión	229

<b>Discusión</b>	<b>231</b>
La elaboración e interpretación de las curvas de eclosión-supervivencia	231
La variabilidad en las curvas de eclosión-supervivencia de los dos sexos	233
La variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia y su asociación con las condiciones meteorológicas anuales	235
La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia y su asociación con la localización geográfica de las áreas de estudio	238
El éxito reproductor y las fechas de eclosión	242
<b>LA MUDA POSTNUPCIAL DE LOS ADULTOS (capítulo IV)</b>	<b>244</b>
<b>Introducción</b>	<b>245</b>
<b>Material y métodos</b>	<b>246</b>
<b>Resultados</b>	<b>251</b>
El proceso de muda de las rémiges primarias a lo largo de la temporada de caza	251
La variabilidad en la cronología del proceso de muda de los sexos	254
La variabilidad interanual en la cronología del proceso de muda	261
La asociación entre la cronología del proceso de muda y las condiciones meteorológicas anuales	263
La variabilidad espacial de la cronología del proceso de muda	265
La variabilidad espacial y la localización geográfica	266
La cronología del proceso de muda de los adultos y las fechas de eclosión de los pollos	269
<b>Discusión</b>	<b>270</b>
El proceso de muda postnupcial de las rémiges primarias de los adultos a lo largo de la temporada de caza	270
La variabilidad en la cronología del proceso de muda de los dos sexos y su relación con las fechas de eclosión de los pollos	271
La variabilidad interanual y espacial en la cronología del proceso de muda	274
<b>LA ABUNDANCIA POSTREPRODUCTORA (capítulo V)</b>	<b>276</b>
<b>Introducción</b>	<b>277</b>
<b>Material y métodos</b>	<b>278</b>
<b>Resultados</b>	<b>280</b>
La variabilidad interanual del rendimiento cinegético	280
La asociación entre el rendimiento cinegético y las variables meteorológicas y poblacionales anuales	281
La variabilidad espacial del rendimiento cinegético en los cuarteles de caza menor	286
La asociación entre el rendimiento cinegético de los cuarteles y el hábitat	288
<b>Discusión</b>	<b>289</b>
El rendimiento cinegético de Las Ensanchas y sus variaciones temporales y espaciales	289
<b>SÍNTESIS DE RESULTADOS</b>	<b>293</b>
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>297</b>
<b>REFERENCIAS</b>	<b>300</b>

## AGRADECIMIENTOS

---

Ha transcurrido mucho tiempo desde el comienzo de esta Tesis, a lo largo del cual he ido atesorando muchos encuentros y vivencias que me han resultado muy útiles durante el proceso de aprendizaje. Soy una de esas personas que comparten la opinión de que las cosas importantes no se dicen con palabras. Por lo que a estas alturas, confío en haber sabido demostrar mi agradecimiento a todas aquellas personas que lo merecen. Sobre todo porque en las próximas líneas, seguramente no sea capaz de encontrar las palabras acertadas para hacerlo tal y como desearía.

El Dr. Jesús Nadal, director de la Tesis, es el artífice de que este proyecto comenzase y el principal responsable de que haya llegado a completarse. Se me antoja difícil haber podido contar con un maestro mejor, no sólo por su talla profesional, sino por su extraordinaria calidad humana. Pocos se hubieran prestado a dirigir una Tesis como esta, pues resulta demasiado incierto y arriesgado trabajar a tan largo plazo, especialmente si no se dispone de fondos económicos específicos para hacerlo. Sin embargo, él no sólo apostó por ella desde el principio, sino que desde entonces ha mostrado una enorme implicación y dedicación. Gracias por todos esos viajes y gestiones para que pudiera estudiar las perdices, han sido infinidad de horas y kilómetros. Gracias por proporcionarme los medios materiales necesarios para poder investigar y por guiarme durante todo el camino con sus innumerables sugerencias, revisiones y correcciones. Gracias por enseñarme todo lo que sé de las perdices y del mundo cinegético. Pero especialmente, gracias por sus ánimos, confianza, apoyo e inagotable paciencia durante todo este tiempo.

Debo mostrar mi reconocimiento a Dña. Patricia Maldonado, propietaria de la finca de Las Ensanchas, por abrirnos la puerta de su casa y dejarnos estudiar uno de sus bienes más queridos y preciados. Esta Tesis jamás se hubiera ni tan siquiera planteado, de no ser por su enorme interés y dedicación en la conservación de la perdiz roja silvestre. También mi sincero agradecimiento a todos los cazadores de muchas y diversas localidades de España, que de manera anónima y desinteresada han guardado y enviado todas esas muestras de perdices que nos han permitido realizar nuestros estudios. Sin su colaboración y disposición, hubiera resultado imposible llevarlos a cabo.

También quiero agradecer a los miembros del Departamento de Producción Animal su trato amable y cordial durante todo este tiempo, al igual que el de la gente de otros Departamentos de la Universidad de Lleida. Merecen una mención especial aquellas personas, que tras compartir tantos momentos, buenos y malos, han traspasado con creces la línea de los buenos compañeros de trabajo. Todos esos cafés de media mañana han sido mucho más que simples descansos en esas largas jornadas midiendo plumas en el laboratorio o analizando bases de datos en el despacho. Han sido la excusa perfecta para compartir consejos, confidencias, alegrías y preocupaciones, trocitos de vida y cotidianidad que recordaré siempre con mucho cariño.

Y como no podía ser de otra manera, he reservado las últimas líneas para mi familia, para los que me acompañan y para los que ya se fueron. Ellos han sido los cimientos y el pilar emocional de este trabajo. Su inquebrantable confianza y apoyo incondicional son los que han hecho posible que esta Tesis sea una realidad. Y por encima de todo y de todos, mi infinita gratitud a mis padres, por inculcarme con su ejemplo, que los retos de la vida deben afrontarse con humildad, honestidad, autocrítica y perseverancia, sobre todo perseverancia.

## RESUMEN

---

En las últimas décadas la caza de la perdiz roja en la modalidad de ojeo se realiza mayoritariamente con aves de granja, debido a que los beneficios obtenidos con la caza intensiva son mucho mayores que los conseguidos con el cuidado y aprovechamiento de las poblaciones silvestres. Esto ha llevado a la desaparición progresiva de la perdiz silvestre. Actualmente se desconoce en cuántos terrenos todavía quedan poblaciones silvestres de perdiz con altos rendimientos. No hay información científica que determine las características de las poblaciones de perdiz roja silvestre de alta densidad, ni existen seguimientos largos y continuos en el tiempo que permitan comprender su dinámica poblacional. Por ello, es importante evaluar las poblaciones silvestres a partir los resultados de caza y obtener datos detallados, robustos y fiables sobre la biología y demografía de la especie. En esta Tesis se ha estudiado durante 14 años la biometría, la demografía y la fenología de una población de perdiz roja, en una de las pocas fincas que todavía subsiste con un aprovechamiento extensivo de la perdiz silvestre.

Para conocer las características de una población de perdiz roja es imprescindible discriminar los ejemplares y asignarlos a grupos homogéneos. Las variables biométricas obtenidas a partir de muestras biológicas han permitido determinar eficazmente la edad y el sexo de los ejemplares de perdiz roja capturados. Se ha hallado una asociación positiva entre el peso, la longitud total y las longitudes del ala y de las tres rémiges primarias más externas. En los cuatro grupos de sexo y edad, las variables biométricas han variado a lo largo de los años, mostrando una relación con las precipitaciones y temperaturas de primavera. También se han registrado diferencias en la biometría de las perdices de las distintas áreas de estudio, especialmente en el peso.

La estructura global de la población, es decir las razones de edades y sexos del conjunto del periodo de estudio, ha señalado que la capacidad de carga de la finca está saturada. La razón de edades ha descrito una población poco productiva, aunque con una tasa de renovación suficiente para que los adultos sean sustituidos anualmente por los juveniles. La razón de sexos total ha mostrado un predominio de los machos sobre las hembras, sobre todo en los adultos, lo que implica una productividad potencial reducida. La estructura de la población ha presentado cambios a lo largo de los años de estudio y también en el transcurso de los días de las temporadas de caza. Esas variaciones se han registrado en tres escalas de espacio, en el conjunto, en los sectores y en los cuarteles de caza de la finca. Los modelos poblacionales han señalado que las razones de un año no dependen de las del año anterior y que sólo algunas de las razones del último día de caza dependen de las razones del primer día. También han señalado una correlación positiva entre las razones de edades de los diferentes sectores y cuarteles de la finca. La estructura anual de la población se ha asociado con la biometría de los ejemplares y con las condiciones meteorológicas.

Para no interferir en el periodo de la reproducción de la población, es necesario conocer cuándo tiene lugar. Se ha desarrollado un método no sesgado para estimar la distribución temporal de la eclosión de los pollos que sobreviven hasta la temporada de caza. Las fechas del periodo de eclosiones de Las Ensanhas han variado a lo largo de los años de estudio. Esos cambios se han asociado con la meteorología y con el éxito reproductor anual de la población. También se han hallado diferencias entre los periodos de eclosión de las poblaciones de las diversas áreas de estudio, a causa de la su localización geográfica.

La cronología de muda de los adultos es importante para su conservación y para la supervivencia de los pollos. A lo largo del transcurso de la temporada de caza, se ha observado una disminución progresiva de la proporción de perdices que mantienen activo su proceso de muda. La cronología de la muda postnupcial ha presentado cambios interanuales, asociados al periodo de eclosiones y a la meteorología anual. Las hembras adultas han mostrado un proceso de muda más retrasado que el de los machos, ligado a su mayor implicación durante la reproducción. La fenología de la muda, al igual que la de las eclosiones, ha mostrado diferencias regionales, asociadas a la latitud de las localidades de las áreas de estudio.

El promedio del rendimiento cinegético de la finca ha evidenciado una elevada densidad poblacional. La dinámica de la población, favorecida o perjudicada por las condiciones meteorológicas, ha determinado la abundancia postreproductora anual. La calidad del hábitat de los cuarteles de caza se ha asociado positivamente con su abundancia.

## RESUM

---

En les últimes dècades la caça de la perdiu roja en la modalitat de arruix es realitza majoritàriament amb aus de granja, a causa que els beneficis obtinguts amb la caça intensiva són molt més grans que els aconseguits amb la cura i aprofitament de les poblacions silvestres. Això ha portat a la desaparició gradual de la perdiu silvestre. Actualment es desconeix en quants terrenys encara queden poblacions silvestres de perdiu amb alts rendiments. No hi ha informació científica que determini les característiques de les poblacions de perdiu roja silvestre en condicions d'alta densitat, ni existeixen seguiments llargs i continus en el temps, que permetin comprendre la seva dinàmica poblacional. Per això és important avaluar les poblacions silvestres a partir dels resultats de caça i obtenir dades detallades, robustes i fiables sobre la biologia i demografia de l'espècie. En aquesta Tesis s'ha estudiat durant 14 anys la biometria, la demografia i la fenologia d'una població de perdiu roja, en una de les poques finques que encara subsisteix amb un aprofitament extensiu de la perdiu silvestre.

Per conèixer les característiques d'una població de perdiu roja és imprescindible discriminar els exemplars i assignar-los a grups homogenis. Les variables biomètriques obtingudes a partir de les mostres biològiques han permès determinar eficaçment l'edat i el sexe dels exemplars de perdiu roja abatuts. S'ha trobat una associació positiva entre el pes, la longitud total i les longituds de l'ala i de les tres plomes primàries més externes. En els quatre grups de sexe i edat, les variables biomètriques han variat al llarg dels anys, mostrant una relació amb les precipitacions i temperatures de primavera. També s'han registrat diferències en la biometria de les perdus de les diferents àrees d'estudi, especialment en el pes.

L'estructura global de la població, és a dir les raons d'edats i sexes del conjunt del període d'estudi, ha assenyalat que la capacitat de càrrega de la finca està saturada. La raó d'edats ha descrit una població poc productiva, encara que amb una taxa de renovació suficient perquè els adults siguin substituïts anualment pels juvenils. La raó de sexes total ha mostrat un predomini dels mascles sobre les femelles, sobretot en els adults, la qual cosa implica una productivitat potencial reduïda. L'estructura de la població ha presentat canvis al llarg dels anys d'estudi i també en el transcurs dels dies de les temporades de caça. Aquestes variacions s'han registrat en tres escales d'espai, en el conjunt, en els sectors i subsectors de caça de la finca. Els models poblacionals han assenyalat que les raons d'un any no depenen de les de l'any anterior i que només algunes de les raons de l'últim dia de caça depenen de les raons del primer dia. També han assenyalat una correlació positiva entre les raons d'edats dels diferents sectors i subsectors de la finca. L'estructura anual de la població s'ha associat amb la biometria dels exemplars i amb les condicions meteorològiques.

Per no interferir en el període de la reproducció de la població, és necessari conèixer quan té lloc. S'ha desenvolupat un mètode no esbiaixat per estimar la distribució temporal de l'eclosió dels pollets que sobreviuen fins a la temporada de caça. Les dates del període d'eclosions de Las Ensanchas han variat al llarg dels anys d'estudi. Aquests canvis s'han associat amb la meteorologia i amb l'èxit reproductor anual de la població. També s'han trobat diferències entre els períodes d'eclosió de les poblacions de les diverses àrees d'estudi, a causa de la seva localització geogràfica.

La cronologia de muda dels adults és important per a la seva conservació i per a la supervivència dels pollets. Al llarg del transcurs de la temporada de caça, s'ha observat una disminució progressiva de la proporció de perdus que mantenen actiu el seu procés de muda. La cronologia de la muda postnupcial ha presentat canvis interanuals, associats al període d'eclosions i a la meteorologia anual. Les femelles adultes han mostrat un procés de muda més retardat que el dels mascles, lligat a la seva major implicació durant la reproducció. La fenologia de la muda, igual que la de les eclosions, ha mostrat diferències regionals, associades a la latitud de les localitats de les àrees d'estudi.

La mitjana del rendiment cinètic de la finca ha evidenciat una elevada densitat poblacional. La dinàmica de la població, afavorida o perjudicada per les condicions meteorològiques, ha determinat l'abundància postreproductora anual. La qualitat de l'hàbitat dels subsectors de caça s'ha associat positivament amb la seva abundància.

## ABSTRACT

---

In the last decades the hunting of red-legged partridge in driving shooting mode is performed mostly with farm birds, since the benefits obtained from intensive hunting are greater than those achieved using wild populations. This has led to the gradual disappearance of the wild partridge. Nowadays it is unknown in how many places still there are wild populations of Red-legged Partridge with high yields. There is no scientific data to determine the characteristics of the populations of wild partridge high density, neither exist long-lasting monitoring for understanding their population dynamics. Therefore, it is important to assess wild populations using hunting data to obtain detailed, robust and trustworthy information of the biology and demography of these birds. In this Thesis, are presented results of biometrics, demography and phenology, collected throughout 14 years, of a wild red-legged partridge population, in one of the few hunting states that still maintains an extensive use of wild partridge.

To know the characteristics of a population of red-legged partridge, it is imperative discriminate individuals and assigns them to homogeneous groups. Biometric variables obtained from biological samples have allowed to effectively determine the age and sex of the captured individuals of Red-legged Partridge. It has been found a positive association between weight, total length and the length of the wing and the three more external primary feathers. In four groups of age and sex, the biometric variables have changed throughout the years, showing a relationship with precipitations and spring temperatures. Also there have been differences in the biometry of the partridges between the several areas analyzed, especially in weight.

The global structure of the population, i.e. ages and sexes ratios in the period under study, pointed out that the load capacity of the hunting state is saturated. Age ratio has described a population with low productivity, although with a renewal fee that allows the yearly replacement of adults by younger birds. Sex ratio has shown a predominance of males over females, especially in adults, which implies a reduced potential productivity. The structure of the population has presented changes throughout the years of study and also in the course of the days of the hunting season; these variations have been recorded in three scales of space, as a whole, in sectors and in beats on the hunting state. Population models have pointed out that the ratios for a year do not depend on the previous year and that only some of the ratios for the last day of hunting depend on the ratios for the first day. Likewise, the models also showed a positive correlation between the age ratios of the different sectors and beats of the hunting state. The annual population structure has been associated with the biometrics of the specimens and weather conditions.

To not interfere with the population reproduction season, it is necessary to know when the same one is taking place; hence, a non-skewed method to estimate the temporal distribution of the hatching of chicks who survive until the hunting season has been developed. The hatching dates of Las Ensanhas have varied over the years of study; these changes have been associated with meteorology and with the annual reproductive success of the population. Differences in hatching dates between the areas under study have been found due to their geographical location.

The timing of adult molt is important for his conservation and for the survival of the chickens. Along the course of the hunting season, it has been a progressive decrease in the proportion of partridges that keep active the molting process. The chronology of the post-breeding molt had interannual changes associated with the hatching period and annual meteorology. Adult females have shown a molting process more delayed than males due to their greater involvement during mating. Adult molting dates, as well as hatching dates, showed regional differences, associated with the latitude of the studied areas.

Average hunting yield has shown a high population density. Population dynamics, favorably or adversely affected by weather conditions, has determined the annual post-breeding abundance. The quality of the habitat in hunting beats has been positively associated with their abundance.



## INTRODUCCIÓN

---



*Finca Las Ensachas*

En el Paleolítico la abundancia y la dinámica de las poblaciones de perdices y de otras especies de caza menor determinaban el tamaño de las poblaciones humanas del Mediterráneo (Stiner *et al.* 1999). Las perdices rojas siempre han sido el ave más característica de la Península, como demuestran las numerosas obras de arte desde la época de los romanos (Gómez *et al.* 2010). Históricamente, el conejo ha aportado la mayor fuente de proteínas animales a nuestra dieta y las perdices han contribuido a las celebraciones más importantes, tal como bien recogen nuestros cuentos.

La Mancha no siempre ha sido el punto más caliente para la abundancia de perdiz roja en la Península, sin embargo, en los últimos siglos, los manchegos han desarrollado una especial sensibilidad y cultura en el cuidado y aprovechamiento de la perdiz roja. Por esta razón los reyes y jefes del estado español, junto con la nobleza han dedicado sus posesiones y predios en estas tierras, para producir alta densidad de perdices que aprovechaban en ojeo.

Desde hace treinta años las condiciones de vida del país y del mundo han cambiado vertiginosamente. El campo se ha industrializado, la economía se ha globalizado y estamos inmersos en una revolución digital. Todo esto ha traído una grave crisis para la biodiversidad del planeta. Cada año desaparecen miles de especies. En los agrosistemas europeos, en los últimos 25 años se han perdido una cuarta parte de las poblaciones de sus pájaros más comunes (Inger *et al.* 2015). Las poblaciones silvestres de perdices se han sustituido por las perdices de granja producidas artificialmente.

¿Qué perdices han desaparecido? aquellas que satisfacen la condición de ser silvestres y que pertenecen a una población no artificial donde (1) los animales viven en un entorno equilibrado, (2) las características de los ejemplares son homogéneas, (3) las perdices tienen una alta probabilidad de aparearse entre sí, (4) desarrollan una alta eficacia biológica y (5) son capaces de perpetuarse en el tiempo. Estas perdices han dejado de estar presentes con su abundancia habitual, no sólo en su área de distribución general, también en la Península y en el Campo de Montiel, uno de los tradicionales puntos calientes de su riqueza durante los siglos pasados. Si desde hace más de un cuarto de siglo hay signos muy visibles de la ausencia o escasez de la perdiz roja silvestre en el corazón de su área de distribución, la perdiz de granja está muy presente durante los periodos de caza, simplemente por la acción comercial.

Pero todas las perdices silvestres no han desaparecido, todavía. Las poblaciones de perdices son un recurso natural muy sensible a los cambios de la calidad del hábitat. Esto es conocido desde los albores de la Historia, así los emperadores, conquistadores y reyes han mandado estudiar y cuidar a las perdices en aquellos valles y regiones que se caracterizaban por la excelencia de sus hábitats para albergar estas galliformes. Protegiendo bajo su mandato fincas y dotándolas de guardas para el cuidado de las aves y su hábitat. La finca Las Ensanchas sigue una tradición familiar centenaria en el cuidado de la fauna silvestre y de su ecosistema (Otero 2009). Desde 1757 la historia de la familia Melgarejo ha estado ligada a Las Ensanchas lo que implica un verdadero y complejo bagaje en el cuidado de la naturaleza, la construcción de paisajes, el mantenimiento de las comunidades de fauna silvestre y sobre todo de sus gentes, los habitantes rurales de estos sistemas naturales manchegos. Precisamente, esta Tesis pretende ser un pequeño pedazo de la historia del cuidado de la biodiversidad manchega.

En estas páginas se ha querido contar lo que hemos sido capaces de aprender de cómo desde hace siglos, la familia Melgarejo trata con exquisitez esta tierra para producir biodiversidad. La riqueza natural de la finca es la ambición y el objetivo principal de su propietaria Dña. Patricia Maldonado, que ha apostado por la producción de biodiversidad. Sin su trabajo y dedicación, la creación de esta admirada abundancia de recursos naturales, no sería posible. En esta finca la cosecha fundamental es de fauna cinegética silvestre, ésta genera los salarios de los trabajadores. La perdiz roja contribuye en una pequeña parte, porque no existen clientes dispuestos a pagar el coste real de la producción de una perdiz silvestre. El equipo de la finca cuida todas las poblaciones de fauna silvestre con esmero, por eso Las Ensanchas alberga una muestra excepcional del elenco de la fauna ibérica, con un nutrido grupo de las especies protegidas más valiosas. Por ejemplo, la lista de aves supera las 140 especies, una de las razones por las que Las Ensanchas está declarada Espacio Natural Protegido dentro de la Red Natura 2000.

La caza de la perdiz silvestre de Las Ensanchas en ojeo es un espectáculo exclusivo para los cazadores más sensibles y formados. La excepcionalidad del evento hace que los cazadores notables más

privilegiados se desplacen, desde diferentes países del planeta para acudir a este reino de la perdiz auténtica. Ellos establecen un duelo a cuerpo abierto para abatir las perdices que pasan veloces sobre sus puestos. Es un ejercicio en el que los nervios, la tensión y las emociones de los participantes, hacen que lo vivido en los dos días de ojeo anuales, resulte siempre inolvidable.

Nuestro trabajo comienza con el examen de las perdices abatidas, hay que tomar los datos con precisión en un tiempo muy corto. Simultáneamente las perdices son evisceradas y se preparan para el autoconsumo y su venta en el mercado de la carne. Los ingresos son escasos y se debe aprovechar hasta la última pluma para evitar una cuenta de resultados negativa. Nuestra misión es medir con escrupulosidad y corrección las perdices abatidas. De ello depende todo el proceso para describir, formular y verificar hipótesis sobre la dinámica de esta población de perdices silvestres, que nos ayuden a comprender los aciertos en la producción de biodiversidad de este sistema que conforman la familia, los trabajadores y el ecosistema de Las Ensanchas.

Para conocer las características de una población de perdiz es imprescindible discriminar los ejemplares y asignarlos a grupos homogéneos. El desarrollo de las técnicas biométricas por Bureau (en Birkan 1997a), Calderón (1983) y Pépin (1985) impulsó estas herramientas, sin embargo es necesario avanzar creando instrumentos más finos para comprender mejor la dinámica de cada población. El tamaño y la condición corporal de los grupos de perdices, según su edad y sexo, tiene oscilaciones anuales. Estos cambios se asocian a la meteorología. El peso es el que presenta más variación entre regiones (capítulo I).

La estructura de la población, con una razón de edad próxima a 1 señala que la capacidad de carga está saturada. En los ejemplares adultos hay un predominio de los machos, pero en los juveniles no. Se han estudiado los cambios de la estructura de la población con el paso de los días y con el paso de las temporadas. Se ha trabajado en tres escalas de espacio: (1) con el total de la finca, (2) con sectores y (3) con cuarteles de caza. Se ha estudiado la dependencia diaria y anual entre los distintos índices poblacionales en las diferentes escalas de espacio. Se han construido modelos sencillos de correlación entre la estructura de los sectores y los cuarteles de caza. También se han elaborado modelos simples de dependencia entre la estructura y la meteorología anual, y entre la estructura y la biometría anual (capítulo II).

Los juveniles que llegan a la temporada de caza son los pollos que sobreviven desde la eclosión y los que contribuyen al incremento poblacional anual. Se ha desarrollado un método no sesgado para estimar la distribución temporal de la eclosión-supervivencia de estos ejemplares. La mayoría de los nacimientos se concentran entre el 9 y el 15 de junio. Las fechas de las eclosiones cambian anualmente ajustándose al crecimiento vegetal. Por eso se asocian a las precipitaciones y temperaturas primaverales. En mayores latitudes y altitudes estudiadas las eclosiones se retrasan de una a dos semanas. El éxito reproductor es mayor cuanto más se amplía el periodo de eclosión-supervivencia, por eso se asocian las mayores razones de edad a años con elevados porcentajes de eclosiones retrasadas (capítulo III).

La muda de los adultos es importante para su conservación y para la supervivencia de los juveniles. La fenología de la muda en los adultos está ligada a la eclosión-supervivencia de los pollos y en consecuencia al ciclo anual de producción primaria de los ecosistemas, a la precipitación y temperatura primaverales. Debido a la mayor implicación de las hembras durante la reproducción, se encuentra una asociación mayor entre la fenología de su muda y la eclosión-supervivencia que la hallada para los machos. Al igual que en la eclosión-supervivencia, la fenología de la muda también se asocia con las latitudes y altitudes de las distintas zonas geográficas estudiadas (capítulo IV).

La abundancia antes de la caza cambia entre los distintos años. La estrategia de gestión natural y prudente mantiene los rendimientos más bajos en 0,25 perdices/ha en los peores años y los multiplica por cuatro en los mejores. Los cambios en la abundancia se explican por las variaciones de la producción del sistema cinético de Las Ensanchas debidos a los cambios meteorológicos y a la dinámica poblacional. Aunque los rendimientos parciales de los cuarteles no difieren del promedio de la finca, sí se pueden establecer diferencias entre ellos debido a la calidad de su hábitat, que se explica por la cantidad de márgenes, ecotonos, caminos y cursos de agua (capítulo V).

## **El área de estudio principal: la finca Las Ensanchas**

La finca Las Ensanchas ha sido descrita con anterioridad por el autor (Ponz 2000), el nuevo texto incorpora información más detallada y actualizada a cerca de los usos del suelo y la calidad del hábitat para la perdiz roja (Díaz 2004).

### **Situación**

La finca Las Ensanchas ocupa una superficie de 1848 hectáreas y se encuentra ubicada dentro del término municipal de Torre de Juan Abad, en el Suroeste de la comarca agraria Campo de Montiel, al Sureste de la provincia de Ciudad Real. Esta comarca es famosa mundialmente por el aprovechamiento de las poblaciones de perdiz roja en ojeo. Precisamente, la caza en ojeo es un método que se usa cuando la densidad de perdiz roja silvestre es elevada, normalmente mayor a un ave por hectárea. En esta comarca, durante la década de los 80 los rendimientos esperados en capturas de perdices estaban comprendidos entre 0,5 y 1 perdiz por hectárea. Después de la prohibición del uso del veneno para hacer el control de los depredadores, las organizaciones dedicadas a explotar el ojeo de la perdiz roja silvestre comenzaron su declive. Los ojeos de perdiz roja silvestre dejaron de ser rentables como actividad económica del sector del turismo cinegético, por lo que fueron sustituidos por los ojeos con perdiz de granja. Sin embargo, no todos los cotos cambiaron su gestión hacia la explotación de la perdiz de granja, todavía quedan terrenos con gestión tradicional de la perdiz roja silvestre. Concretamente, la finca Las Ensanchas es uno de ellos. Villanueva de los Infantes es la capital del mercado cinegético en esta comarca. En esta población se reúnen los cazadores y desde ella se distribuyen a los distintos cotos, también desde ella se reparten todos los servicios y complementos que intervienen como infraestructura de los ojeos. Las Ensanchas, al igual que otros cotos y fincas del Campo de Montiel dependen de este centro comarcal en su aprovechamiento cinegético.

### **Geomorfología y topografía**

Las Ensanchas presenta el paisaje típicamente manchego, donde las llanuras y la agricultura predominan sobre los accidentes geográficos y la vegetación natural. Los materiales triásicos se han erosionado dejando un paisaje de colinas suave, las faldas de las colinas vierten a desagües que forman una red que discurre hacia el río Jabalón. Los cerros de Cabeza de Buey (1155 m) al Sur y el de La Cervalera (905 m) al Norte son las mayores cotas. Ambos relieves encierran la finca entre sus laderas y piedemontes suavemente ondulados, donde se instalan las zonas aradas. El rango de altitudes predominante, 790-840 m, corresponde a la llanura central de la finca, por lo que Cabeza de Buey supone un desnivel de entre 315 y 365 m. La mayor parte de la superficie de la finca presenta una pendiente inferior al 5%, que contrasta con el 15% y 30% en La Cervalera y Cabeza de Buey respectivamente (Díaz 2004). En los arroyos y terrazas que desaguan al río Jabalón se encuentran los materiales coluviales más recientes (cuaternario). Las rocas triásicas que se encuentran en la finca son pizarras y esquistos de tipo ácido, los fondos de valle están cubiertos por arenas, arcillas y limos procedentes de la descomposición de estos materiales triásicos. La mayor parte del terreno presenta tierra parda meridional sobre rocas metamórficas. En el extremo Noroeste el suelo es rojo mediterráneo sobre materiales silíceos con zonas pedregosas, mientras que en el extremo Sureste el suelo es pardo o pardo-rojizo calizo con horizonte de costra caliza, y con un horizonte de humus muy poco desarrollado sobre los materiales calizos (Rivas-Martínez 1987). Los suelos son pobres en materia orgánica, tienen profundidad y evolución media, y sobre todos ellos se cultiva cereal. La vegetación se instala sobre los suelos más pobres que se encuentran en las zonas con más pendiente, mayor pedregosidad y en los afloramientos rocosos.

### **Hidrografía**

Los relieves convergen en una red de drenaje compuesta por desagües que vierten hacia el río Jabalón, afluente del río Guadiana, que discurre cercano al Norte de la finca. Esta red ha sido utilizada para recoger las aguas en pequeñas charcas que salpican toda finca, pues no existen cursos de agua con caudal permanente, tan sólo fuentes, líneas de escorrentía y pequeños arroyos de escaso e intermitente caudal, que sólo llevan agua durante las precipitaciones. La finca dispone de un pantano localizado al Noreste, y de 29 charcas distribuidas a lo largo de la finca, 17 son de origen natural y el resto han sido instaladas artificialmente, con objeto de cubrir las necesidades hídricas de las poblaciones cinegéticas de la finca. La superficie del pantano supera los 7000 m<sup>2</sup> y la de las charcas oscila entre los 200-1000 m<sup>2</sup> (Díaz 2004).

### Climatología

Según la clasificación climática de Koppen-Geiger, la zona presenta un clima templado con verano seco y caluroso (Chazarra 2011). El carácter semiárido se debe a la amplitud de su periodo seco, al déficit hídrico y a la concentración de las precipitaciones desde el final del otoño hasta principios de la primavera. Además la zona está sometida durante el verano a escasas, pero intensas lluvias de tipo tormentoso de carácter torrencial muy localizado. Precisamente, la cumbre de Cabeza de Buey actúa como pantalla de retención de los cúmulos tormentosos haciendo que éstos descarguen violentamente sobre parte de la finca.

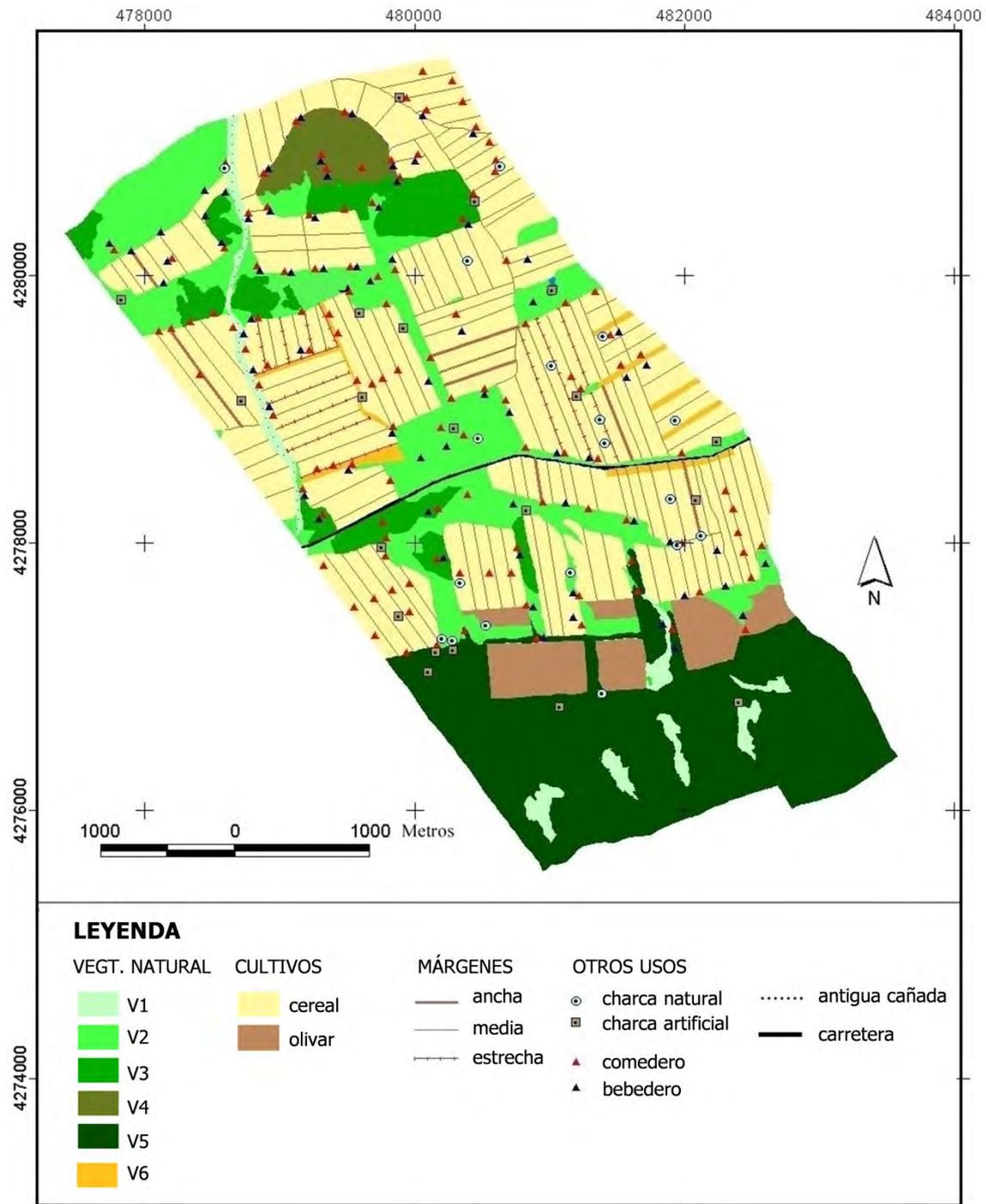
### Biogeografía y bioclimatología

Biogeográficamente, el área de estudio pertenece, de mayor a menor grado, al Reino Holártico, la región Mediterránea, la subregión Mediterránea occidental, la superprovincia Mediterráneo-Iberoatlántica, la provincia Luso-extremadurensis y el sector Mariánico-Monchiquense. En cuanto a la bioclimatología, la finca está clasificada dentro del piso Mesomediterráneo (Rivas-Martínez 1987).

### Usos del suelo: terrenos agrícolas y vegetación natural

El 52% de la superficie de la finca corresponde a terreno agrícola, la mayoría son parcelas de cereal cultivadas en año y vez, aunque hay una pequeña fracción de olivar, básicamente localizado en Cabeza de Buey. La superficie destinada a la vegetación natural representa el 45% de la finca y en su mayoría está adhesada con pies de encina (Figura 1). La vegetación de Las Ensanchas presenta dos zonas claramente diferenciadas. Por un lado, todas las comunidades vegetales de origen natural que recubren la parte más septentrional de la finca y por otro lado, las manchas y franjas de vegetación intercaladas entre las parcelas de cultivos de las zonas del Norte y del Centro. La región del Sur pertenece a la manchega formación montañosa de Cabeza de Buey, cuyas laderas están cubiertas principalmente por jaras pringosas (*Cistus ladanifer*), coscojas (*Quercus coccifera*) y encinas (*Quercus ilex ssp. ballota*). En el resto de la finca se encuentran diferentes grados de cobertura vegetal. Los cerros de La Cervalera y Cabeza de Buey presentan las mayores densidades. Tanto en estas dos formaciones como en las manchas de vegetación con grados de cobertura medios, la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) es la especie dominante. La coscoja (*Quercus coccifera*) es abundante en La Cervalera, mientras que en las zonas más abiertas comparte la dominancia con la encina, que está presente en todas las formaciones vegetales de la finca, incluso en las parcelas cultivadas con cereal, donde se distribuye de forma adhesada (Díaz 2004). Mientras que los jarales más densos de la finca apenas permiten el desarrollo de otras plantas, las encinas y las coscojas se distribuyen de forma alternada con otros tipos de arbustos. De entre los más pequeños (no superan 1 m de altura) destacan el tomillo (*Thymus vulgaris*), el romero (*Rosmarinus officinalis*), el espliego (*Lavandula latifolia*), el cantueso (*Lavandula stoechas ssp. sampaiana*), la salvia (*Salvia officinalis*), la manzanilla (*Santolina chamaecyparissus*), el romerillo (*Helianthemum syriacum*), la esparraguera (*Asparagus acutifolius*) y el espino negro (*Rhamnus lycioides*). De entre los arbustos que superan 1 m de altura destacan la retama (*Retama sphaerocarpa*), la adelfilla (*Bupleurum fruticosum*), la olivilla (*Phillyrea angustifolia*), la retama blanca (*Cytisus multiflorus*), la aliaga (*Genista scorpius*), el rosál silvestre (*Rosa canina*), la jara blanca (*Cistus albidus*), el espino albar (*Crataegus monogyna*) y la aulaga (*Genista hirsuta*). Sobre la superficie de la finca apenas aflora el suelo desnudo, ya que en los claros de las formaciones arbustivas y arbóreas es donde se desarrollan las comunidades naturales de especies herbáceas: *Agrostis castellana*, *Poa bulbosa*, *Stipa tenacissima*, *Brachypodium distachyon*, *Trifolium glomeratum*, *Bellis annua*, *Bellis perennis*, etc. La antigua cañada y algunas pequeñas zonas de Cabeza de Buey también presentan este tipo de comunidad vegetal. Además de la vegetación esclerófila, existen pequeñas zonas de la finca donde se desarrollan especies asociadas a ambientes más húmedos. Algunos juncuales (*Thypha dominguensis*, *Scirpus lacustris*), zarzamoras (*Rubus idaeus*) y masiegos (*Carex paniculata*) crecen junto a las charcas, las fuentes, los arroyos y los riachuelos de la finca (Díaz 2004).

**Figura 1:** Usos del suelo de la finca Las Ensanchas: cultivos agrícolas, márgenes sembradas, vegetación natural, puntos de agua, comederos y bebederos artificiales y vías de comunicación.



**Fuente:** elaborado a partir de (1) cartografía (ortofotomapas 1:5.000) del Ministerio de Economía y Hacienda (1993), (2) datos de campo y (3) fotointerpretación de la vegetación natural (Díaz 2004).

**Nota:** Leyenda de los tipos de vegetación natural:

- V1: cobertura 5%: pedriza con pies de encina dispersos
- V2: cobertura 25%: encina (40%), coscoja (40%), tomillo (15%) y jara (20%)
- V3: cobertura 50%: jara (70%), coscoja (15%) y encina (15%)
- V4: cobertura 50%: jara (70%), encina (20%) y plantas leñosas pequeñas (20%)
- V5: cobertura 50%: jara (75%) y encina (25%)
- V6: reforestación (retamas coscoja y arbustos)

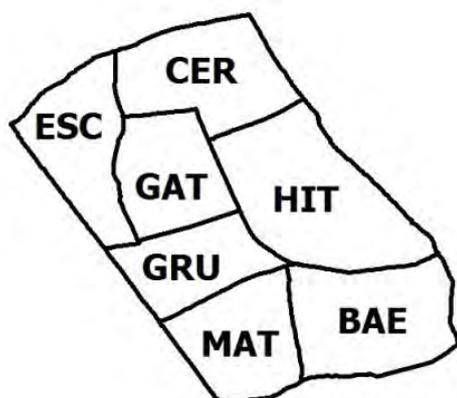
## Fauna silvestre

La calidad de los hábitats para la fauna silvestre hace que en la finca se encuentre una gran diversidad de especies, lo que la convierte en Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA Áreas esteparias del Campo de Montiel ES0000158). Por un lado, la abundancia de gangas (*Pterocles alchata*) muestra el carácter estepario de la finca, por otro el águila imperial (*Aquila heliaca adalberti*) y el buitre leonado (*Gyps fulvus*) subsisten gracias al paisaje de dehesas. La creación de las charcas ha hecho posible que el ánade real (*Anas platyrinchos*), la cigüeñuela (*Himantopus himantopus*), el chorlitejo (*Charadrius dubius*) y la polla de agua (*Gallinula chloropus*) sean abundantes y que el avefría (*Vanellus vanellus*) se encuentre como ave nidificante. La alta densidad de perdiz (*Alectoris rufa*), conejo (*Oryctolagus cuniculus*) y liebre (*Lepus granatensis*) sustenta una gran diversidad de depredadores. Entre los reptiles, el lagarto ocelado (*Lacerta lepida*), la culebra bastarda (*Malpolon monspessuanus*) y la de escalera (*Elaphe scalaris*). Entre los córvidos, la urraca (*Pica pica*). Entre las rapaces diurnas el águila real (*Aquila chrysaetos hmeyeri*), el águila culebrera (*Circaetus gallicus*), los aguiluchos (*Circus aeruginosus* y *Circus cyaneus*), los ratoneros (*Buteo buteo*) y los cernícalos (*Falco tinnunculus*). Entre las rapaces nocturnas, la lechuza (*Tyto alba*), el búho chico (*Asio otus*) y el búho real (*Bubo bubo*). Entre los mamíferos, el zorro (*Vulpes vulpes*), el gato montés (*Felis silvestris*), el turón (*Mustela putorius*), la comadreja (*Mustela nivalis*) y la garduña (*Martes foina*).

## Actividades socioeconómicas

Hace algo más de dos décadas, la agricultura, la ganadería y la caza constituían las tres explotaciones tradicionales de la finca. Actualmente, la explotación jerarquiza sus aprovechamientos dejando como principal el cinegético y como secundario el agrícola. Las actividades agrícolas no persiguen rendimientos comerciales, y están dirigidas exclusivamente a la conservación y mejora de las poblaciones cinegéticas. La ganadería de cabras ha sido substituida por la ganadería cinegética del jabalí (*Sus scrofa*) en el vallado de Cabeza del Buey. El resto de la finca está dedicada al aprovechamiento de la caza menor. Las especies se ordenan según la importancia económica del aprovechamiento en conejo (*Oryctolagus cuniculus*), perdiz roja (*Alectoris rufa*), paloma torcaz (*Columba palumbus*) y liebre (*Lepus granatensis*). La caza de la perdiz roja está estructurada en siete cuarteles de ojeo (secciones batidas en cada cacería) que los lugareños denominan: La Cervalera o El Hito Grande (CER), Las Escopetas (ESC), La Calle de los Gatos (GAT), El Hito Chico (HIT), La Grulla (GRU), Cura-Mata Gorda (MAT) y Silos-Baenar (BAE) (Figura 2). Cada temporada se realizan dos o tres días de caza en ojeo, durante un día se batien habitualmente tres o cuatro cuarteles. La organización del ojeo se compone de diez-doce escopetas con su secretario y cargador correspondientes. Habitualmente las perdices son empujadas por tres líneas de batidores además de algunos satélites situados estratégicamente (40 personas). La organización cuenta con un equipo de recogida y eviscerado de las piezas capturadas. Para la recogida de las perdices se utilizan dos rehalas de perros cobradores (cinco personas).

**Figura 2:** Distribución y superficie de los cuarteles de ojeo en la finca Las Ensanchas



- CER:** La Cervalera (212 ha)
- ESC:** Las Escopetas (179 ha)
- GAT:** La Calle de los Gatos (163 ha)
- HIT:** El Hito Chico (308 ha)
- GRU:** La Grulla (144 ha)
- MAT:** El Cura-Matagorda (175 ha)
- BAE:** El Silo-Baenar (235 ha)

### Actividades de gestión cinegética

La finca cuenta con un técnico cinegético, un encargado, un guarda, un ayudante del guarda, dos tractoristas, además de equipos eventuales de peones contratados temporalmente para trabajos específicos programados. Las actividades de gestión se centran en tres ámbitos: el seguimiento de las poblaciones de perdiz, el control de depredadores y las mejoras del hábitat. Para el seguimiento de las poblaciones de perdiz roja se hacen censos de primavera, reproductores y pre-caza. Además, cada temporada se calculan y cumplen cupos de capturas variables debajo de las CMS (capturas máximo sostenibles). El control de los depredadores se realiza mediante trapeo tradicional de perros y gatos asilvestrados, zorro y urraca. Las actividades de mejora del hábitat consisten en: (1) el suministro de grano y agua con comederos y bebederos del mercado, cuando se considera necesario se realizan tratamientos farmacológicos en grano; (2) la creación y llenado artificial de charcas destinadas a la fauna silvestre; (3) la construcción de cauces y bancales laterales en los principales desagües; (4) los tratamientos de adehesado de la vegetación natural: podas, cortas y selección de ramas guía; (5) las siembras agrícolas, destinadas en su mayoría a las especies cinegéticas, pues la mayoría de los años no se cosecha; (6) la construcción y mantenimiento de márgenes cultivadas "beetle banks" con especies principalmente herbáceas como la esparceta (*Onobrychis supina*), el espino negro (*Rhamnus lycioides*), el vallico (*Lolium rigidum*), el trébol blanco (*Trifolium repens*), la alfalfa (*Medicago sativa*), la avena (*Avena sativa*) o el trigo turgidum (*Triticum turgidum*); (7) la construcción de chozas con ramas de poda; (8) la instalación de comederos abiertos para palomas torcaes y (9) el control de las poblaciones de conejo mediante caza intensiva planificada. Para ejecutar algunas de estas mejoras de gestión de hábitat, y gracias a que la finca se encuentra en un espacio de la Red Natura 2000, se ha contado con el apoyo de algunos proyectos como el Life Conservación del águila imperial ibérica, buitre negro y cigüeña negra (LIFE03/NAT/E/000050), el Life Conservación de especies prioritarias en Castilla-La Mancha a través de la Fundación CDB-Hábitat (LIFE07/NAT/E/000742), o el programa Alzando el vuelo de SEO/BirdLife.

### Las áreas de estudio de referencia

La selección de las áreas de estudio de referencia se ha efectuado atendiendo a los condicionantes logísticos de la investigación, tanto a los económicos como a los humanos. Para abordar con éxito un estudio de estas características (basado en el análisis de los ejemplares abatidos y/o en las muestras biológicas de los mismos) es indispensable contar con la colaboración de los cazadores, y ésta tan sólo se alcanza tras una importante inversión (de tiempo, personal y dinero) en programas de sensibilización, concienciación y actuación. Puesto que esta Tesis se ha realizado sin contar con ningún tipo de financiación, la única manera de llevarlo a cabo era trabajar en zonas en las que previamente ya se hubiese creado una eficaz red de colaboración. Por eso se han estudiado áreas en las que anteriormente, el Dr. Nadal, director de esta Tesis, había iniciado y dirigido diversos proyectos de gestión cinegética. Esas áreas son las provincias de Burgos, Soria y Huesca, además de algunos cotos del Centro-Sur peninsular (Cuenca, Ciudad Real, Albacete y Badajoz). No procede realizar aquí una descripción de estas áreas de estudio, por lo que nos remitimos a estudios previos que ofrecen una caracterización detallada de las mismas, así como de los diferentes sectores que las constituyen (Burgos: Ponz & Nadal 2003; Soria: Nadal *et al.* 2002; Huesca: Nadal & Ponz 2003a; cotos del Centro-Sur: Nadal 2000, Zabaleta 2010).



## **CAPÍTULO I**

---

### **La biometría de la perdiz roja**



## INTRODUCCIÓN

El término biometría, proveniente del griego bio- (vida) y -metría (medida o medición), hace referencia al estudio mensurativo o estadístico de los fenómenos o procesos biológicos (Real Academia Española 2001). La biometría es una disciplina que permite la identificación de individuos a partir de sus características físicas o de sus signos de comportamiento (Bugge *et al.* 2011). Muchas especies muestran una amplia variación en algunas características morfométricas, que se asocia a diferentes subespecies o razas, áreas de distribución, estaciones del año, sexos y edades (Lyons *et al.* 2012). Por ello, este tipo de variables son de gran utilidad a la hora de asignar los ejemplares a diferentes grupos, ya sean de carácter taxonómico, biogeográfico, demográfico, etc. (Tellería *et al.* 2013).

En este estudio, se han utilizado las características morfológicas de las perdices para asignarlas a un determinado grupo de edad y sexo. La clasificación precisa de la edad y el sexo es fundamental para la investigación y la gestión de la fauna silvestre, pues permite conocer la estructura de una población, a través de sus razones (proporciones) de edades y sexos. Para evaluar la edad y el sexo suelen utilizarse técnicas basadas en los exámenes visuales del aspecto general de los animales y/o de sus órganos sexuales, así como en la medición de numerosas características físicas, ya sea del animal completo o de una muestra parcial (Lyons *et al.* 2012). Existen numerosos trabajos científicos en los que describen criterios morfológicos cualitativos y cuantitativos útiles para determinar la edad y el sexo de la perdiz roja, los primeros datan de comienzos del siglo pasado. Nadal (1994) realizó una síntesis detallada de la bibliografía científica disponible hasta la fecha. Desde entonces, prácticamente no se han realizado investigaciones similares, pues aunque sí se ha estudiado la biometría de la perdiz roja, en la mayoría de los trabajos ésta se ha utilizado para evaluar otro tipo de variables. Por ejemplo, Millán *et al.* (2003b) han evaluado la influencia del aporte de alimentación suplementaria en el peso del corazón, del bazo y del hígado, así como en la longitud del intestino delgado y del ciego de perdices silvestres. También se ha estudiado, en pollitos de granja, el efecto de una dieta rica en fibra, sobre las características morfométricas (tamaño del corazón, bazo, hígado, molleja y bolsa de Fabricio, y la longitud del intestino y ciego) y los parámetros bioquímicos del plasma (proteínas, glucosa, colesterol, triglicéridos, ácido úrico y calcio). Todo ello, con el propósito de mejorar la supervivencia de las perdices después de su liberación en el medio silvestre (Millán *et al.* 2003a). Las variaciones diarias de los parámetros bioquímicos de la sangre han sido ampliamente analizadas en perdices rojas de granja (Rodríguez *et al.* 2004, 2005, 2006). También se han realizado varios estudios sobre las variaciones de los niveles de pigmentos carotenoides en plasma, asociándolos a la edad y sexo de las perdices, así como a su peso, condición corporal, carga parasitaria y capacidad de respuesta inmunitaria (Negro *et al.* 2001, Pérez-Rodríguez & Viñuela 2008, Mougeot *et al.* 2009). Casas *et al.* (2013), con el fin de evaluar las posibles consecuencias de introgresión genética de perdiz chukar (*Alectoris chukar*) en perdiz roja (*Alectoris rufa*), han comparado varios indicadores fenotípicos (tamaño corporal, condición corporal y el estado fisiológico) entre perdices "puras" e híbridos.

Como punto de partida, se ha considerado indispensable realizar una revisión exhaustiva de los trabajos previos disponibles sobre la determinación de la edad y el sexo de la perdiz roja. De este modo, se han podido seleccionar, de entre todos los criterios descritos en la bibliografía, aquellos que resultan más idóneos para los objetivos de este estudio.

Bureau (1913), citado por Birkan (1977a), realizó un estudio con perdices de Loire (Norte de Francia), en el que examinaba la secuencia de crecimiento de las rémiges primarias y definía los criterios cualitativos y cuantitativos para determinar la edad y el sexo de la perdiz roja. Distinguió entre perdices juveniles y adultas, atendiendo a la secuencia de muda (postjuvenil y anual) y a la forma y color de los extremos de la 10ª y 9ª rémiges primarias. Según él, el extremo es puntiagudo y con el ápice de color blanco en los juveniles, mientras que en los adultos es redondeado y sin mancha blanca. Para diferenciar entre sexos, se basó en el criterio de los espolones: la presencia clara de uno o más espolones indica macho y la ausencia total de espolón o la presencia de una ligera protuberancia solamente detectable al tacto, en la parte interna y posterior de la pata, indica hembra.

Bump (1958) llevó a cabo la primera revisión sobre la biología, ecología y gestión de la perdiz roja en España, en la que incluía una descripción morfológica de los dos sexos. En ésta, señalaba que la hembra

presenta un patrón de color prácticamente indistinguible al del macho, que es ligeramente más pequeña que éste, que normalmente no presenta espolón y en caso de hacerlo, se trata de una protuberancia muy sutil. A su vez, señalaba la diferencia entre los promedios de los pesos de ambos sexos en dos poblaciones del Noroeste y Sur de la península.

Lucas & Laroche (1960), citados por Birkan (1977a), tras comprobar que bastantes hembras criadas en cautividad presentaban espolón, consideraron que el criterio de la presencia o ausencia de espolón no era suficientemente fiable para asignar el sexo. Por ello, diseñaron un método cualitativo de sexado basado en el aspecto de la cloaca cuando la perdiz está en celo. Durante este periodo, es fácil detectar el botón peneal, una pequeña prominencia que se halla en el interior de la cloaca de los machos y que no existe en la de las hembras.

Vizeu-Pinheiro (1970) fue la primera en emplear variables cuantitativas para determinar el sexo. En su estudio analizó 202 perdices del Perímetro Forestal da Contenda (Sur de Portugal), capturadas a lo largo de los diferentes meses del bienio 1968-69. Para la obtención de datos, elaboró la primera ficha morfométrica para la perdiz roja, en la que se detallaban numerosas variables cuantitativas y cualitativas: el número de referencia del ejemplar, la localidad, fecha y hora de captura, el colector, los parásitos (internos y externos), la presencia o ausencia de espolones, el peso, la longitud total, la longitud del ala plegada, la envergadura del ala, la longitud del tarso, la longitud de pico, la altura y anchura de la cabeza y el sexo. Determinó el sexo tras la inspección anatómica de las gónadas en la autopsia. Señaló la existencia de al menos dos grupos de edad en los ejemplares que ya no son pollos. De entre las ocho variables cuantitativas disponibles, se centró en el estudio del peso, la longitud del ala plegada, la longitud del tarso y altura de la cabeza. Observó que esas variables cambiaban a lo largo del periodo de estudio, hecho que atribuyó a la influencia de las condiciones meteorológicas y a la distribución temporal de las eclosiones. Relacionó las cuatro variables con el sexo, utilizando polígonos de frecuencias. Los resultados señalaron distribuciones asimétricas para el peso, la longitud del tarso y altura de la cabeza, pero no para la longitud del ala plegada. Las intersecciones entre los polígonos de frecuencias de los dos sexos, se producían por no haber separado previamente las clases de edad, lo que provocaba que se solapasen los valores de las hembras adultas y los machos juveniles. A pesar de las limitaciones de las cuatro variables, calculó la función discriminante, con la que obtuvo una tasa de error del 9,9%, clasificando incorrectamente al 18,2% de los machos y al 2,1% de las hembras. Atendiendo a la simetría de las distribuciones de la longitud del ala plegada, consideró que ésta era la mejor variable para la separación entre machos y hembras. Estableció un valor crítico de 155 mm, por debajo del cual los ejemplares eran hembras y por encima eran machos, con un error de discriminación del 13%.

Birkan (1977a) revisó el estudio de Bureau sobre la determinación de la edad, y definió tres clases en función del color y la forma de los extremos de la 10ª y 9ª rémiges primarias: juveniles del año (con ápices puntiagudos y dotados de mancha blanca), adultos de un año (con puntas desgastadas y restos de la mancha blanca visible sólo hasta noviembre) y adultos de dos o más años. Además, señaló otros posibles criterios para distinguir entre edades: la coloración rojiza de las patas de los juveniles se torna más apagada en los adultos, el número y tamaño de los espolones de los machos aumenta con la edad. También citó el criterio de la bolsa de Fabricio utilizado por los ingleses y que resulta válido para todas las galliformes. Este método consiste en medir la profundidad de la bolsa (orificio en forma de saco ciego), que está situada en la parte superior del interior de la cloaca. Si la profundidad es mayor a medio centímetro, se trata de un juvenil y si es menor, de un adulto (Eley Game Advisory Service 1965). Para determinar el sexo, recomendaba utilizar el peso, la longitud total, la presencia y forma de los espolones, y la dimensión de cuatro variables de la cabeza: el collar negro, el punto negro en la base del pico, la lista superciliar y la lista supra-auricular. Señaló también la utilidad de observar el aspecto de la cloaca durante el periodo de celo.

Coles (1977), citado por Nadal (1994), realizó un estudio con perdices capturadas en Valdepeñas (Ciudad Real) durante 1973. Tras examinar la presencia de la mancha blanca en el ápice de la 10ª y 9ª rémiges primarias de 81 ejemplares juveniles, determinó que había una proporción muy elevada (58%) que no la presentan. Ese porcentaje es el mismo que encontró en las poblaciones inglesas. Según él, en las perdices españolas era necesaria una observación muy detenida para distinguir la mancha blanca. Por ese motivo, recomendó observar la bolsa de Fabricio para distinguir los juveniles de los adultos. Precisamente, en otro

estudio (Coles 1979), citado por Calderón (1983), tras examinar 705 perdices que habían sido clasificadas como juveniles según el criterio de la bolsa de Fabricio, sólo el 38% presentaban la mancha blanca, siendo en algunos casos muy pequeña.

Treussier & Fouquet (1978) estudiaron 367 alas de perdices procedentes de cuatro regiones francesas (Loire en el Norte, Massif Central en el Centro, Région aquitaine en el Suroeste y Aude-Hérault en el Sureste), capturadas a lo largo de las temporadas de caza 1973-74-75. Basándose en el criterio de la secuencia de muda, establecieron tres clases de edad: juveniles que no han completado la primera muda, juveniles que han acabado la primera muda y adultos que han finalizado la segunda muda. Centrarón su estudio en la longitud del ala plegada, evaluando sus variaciones en función de la edad, el sexo, la localidad, el año y los caracteres genéticos (origen silvestre o de granja). Detectaron que los juveniles que no han completado la primera muda, presentaban valores significativamente inferiores a los de los adultos, excepto en la región Norte. Tan sólo la distribución bimodal de las frecuencias de la longitud del ala de los ejemplares adultos de la región Sureste capturados en 1974, permitía una separación de los dos sexos. En el resto de grupos de distinta edad y procedencia, obtuvieron un grupo irregular de machos y hembras. Finalmente, al comparar la longitud del ala plegada de adultos silvestres y de granja, no observaron diferencias significativas cuando utilizaron un lote de 37 perdices de una granja (Chambord), pero sí las detectaron al usar 99 perdices de otra granja (Saint-Benoit), que presentaban longitudes significativamente mayores que las de los ejemplares silvestres.

Pépin & Contant (1981) realizaron un estudio del dimorfismo sexual de la perdiz roja, basado en el estudio de once variables biométricas: el peso, la longitud total, la altura y anchura de la cabeza, la longitud del ala plegada, la envergadura, la anchura y longitud del tarso, y la longitud del dedo externo, medio e interno. Estudiaron 259 perdices capturadas en Aude y Hérault (Sureste de Francia) durante el periodo de caza de 1979. Al igual que Vizeu-Pinheiro, determinaron el sexo tras la inspección anatómica de las gónadas, pero a diferencia de ella, sí tuvieron en cuenta la edad de las perdices. Establecieron cuatro grupos de edad: juveniles de hasta 115 días, juveniles entre 116-125 días, juveniles de más 125 días y adultos. Los autores evaluaron la influencia que ejerce la edad, el sexo y la zona de origen sobre las variables biométricas. Respecto a la edad, observaron que en ninguna de las variables estudiadas se detectaban diferencias significativas entre los tres grupos de juveniles, por lo que consideraron conveniente unir todos los datos en un único grupo de juveniles. La comparación entre juveniles y adultos del mismo sexo y zona, sólo señalaba diferencias significativas en el peso, la longitud del ala plegada y la anchura de la cabeza de los machos de Aude. Respecto al sexo, aunque las distribuciones de machos y hembras se solapaban parcialmente, todas las variables señalaban que las hembras tenían valores significativamente inferiores a los de los machos. Además, detectaron la influencia de la zona de origen en cinco de las once variables estudiadas. El peso, la longitud del tarso y la longitud del dedo externo, intermedio y medio, variaban significativamente entre las dos zonas de estudio. En los análisis de varianza de efectos fijos, el factor sexo era altamente significativo en todas las variables estudiadas. No sucedía lo mismo con el factor zona, que no resultaba significativo en tres variables: la altura y anchura de la cabeza y la longitud total. El porcentaje de variabilidad explicada por los efectos conjuntos del sexo y la zona, variaba considerablemente de un criterio morfológico a otro, siendo los del peso (71%) y la longitud del ala plegada (50%) los más elevados. Los autores consideraron que la utilización de una única variable biométrica no permitía una correcta separación de los sexos y optaron por combinarlas. Con un análisis discriminante de once variables obtuvieron una función que separaba los sexos con un error de tan sólo el 4,9%. El peso y la longitud del ala plegada eran las variables de mayor contribución en el modelo. Al utilizar modelos de siete y seis variables, las tasas de error eran del 5,6% y del 7,1% respectivamente. También estudiaron las características de los espolones, no sólo su presencia o ausencia, sino también su forma.

Ricci (1981) realizó un estudio morfológico comparativo entre dos poblaciones de granjas francesas (98 perdices de Beaumelle y 80 perdices de Hérault) a partir de cuatro variables biométricas: el peso, la longitud del tarso, la altura y anchura de la cabeza. Asignó el sexo tras la observación de la cloaca, y utilizó ejemplares que pertenecían todos al mismo grupo de edad (ocho-nueve meses, nacidos en el intervalo de una semana). Observó que en las dos granjas, los promedios de las cuatro variables diferían significativamente entre sexos. Sin embargo, al comparar los promedios de machos y hembras (agrupados y sin agrupar) de las dos granjas, sólo detectó diferencias significativas entre éstas en la longitud del pico.

La función discriminante del modelo de cuatro variables no permitía separar correctamente las dos poblaciones de granja. No presentó los resultados de la función discriminante del sexo.

Calderón (1983) revisó exhaustivamente los numerosos criterios morfológicos utilizados hasta la fecha para la determinación del sexo y la edad de la perdiz roja. En su estudio sobre el dimorfismo sexual por caracteres biométricos, examinó 980 perdices de toda su área de distribución, utilizando para ello ejemplares colectados por su propio equipo y pieles de colecciones de museos. La mayoría de las perdices analizadas eran originarias de España (85%), aunque también había de Francia (6%), Portugal (5%), Inglaterra (4%), Italia y Suiza (<0,5%). En la muestra de perdices españolas, los ejemplares procedían de 39 provincias distintas, aunque la mayoría lo hacía de Andalucía (57%), seguida de lejos por Castilla y León (10%), Castilla-La Mancha (10%), Galicia (6%), Islas Baleares (4%), Aragón (3%) y Murcia (3%). En el resto de comunidades de procedencia, el porcentaje no superaba el 1%. El 39% de los ejemplares españoles examinados y el 68% de los andaluces proceden de las tres áreas principales del estudio, Doñana (Huelva), Osuna (Sevilla) y Sierra Nevada (Granada). La muestra total estudiada presenta una gran heterogeneidad, no sólo por las numerosas localidades de procedencia de las perdices (168 españolas y 78 internacionales), sino también a causa del amplio periodo de recolección de los ejemplares vivos (a lo largo de los meses, incluyendo el periodo hábil de caza, del cuatrienio 1978-81). El hecho de utilizar diferentes poblaciones de perdices, introduce una variabilidad adicional a la existente entre sexos, y precisamente eso, es lo que permite que los resultados obtenidos puedan aplicarse de manera general a lo largo de toda el área de distribución de la especie. El autor, a parte de los pollos, diferenció dos clases de edad (CL1 y CL2) basándose en los criterios definidos previamente por Bureau (1913). Para la determinación del sexo evaluó 15 variables cuantitativas: el peso (PESO), la longitud del pico desde el cúlmen, cera y narina (PCUL, PCER y PNAR), la altura y anchura del pico al nivel de las narinas (HPN y APN), la longitud y anchura del tarso a nivel del espolón (TAR y ATAR), la longitud del ala plegada (ALA), la longitud de la cola (COLA), la longitud de la 10ª, 9ª y 8ª rémiges primarias (XPR, IXPR y OCPN) y longitud de la 9ª y 8ª cobertoras primarias (IXCPR y OCTP). Las pruebas de comparación de medias señalaban diferencias significativas entre machos y hembras de los dos grupos de edad en diez variables: PESO, PNAR, HPN, APN, TAR, ATAR, ALA, COLA, XPR y IXPR. En todos los casos, los machos eran de mayor tamaño que las hembras, siendo las diferencias más acusadas en los adultos que en los juveniles. No se ofrecieron resultados para las cinco variables restantes (PCUL, PCER, OCPN, IXCPR y OCTP). Los análisis discriminantes obtuvieron funciones con tasas de aciertos del 88,7% en juveniles y del 91,8% en adultos, utilizando cuatro y ocho variables respectivamente. ATAR y ALA eran las variables de mayor contribución. Con modelos de dos variables, se lograba clasificar bien el 87% de los juveniles (con ATAR y HPN) y el 92% de los adultos (con ATAR y PESO). De hecho, en los adultos, la combinación de ATAR con cualquier variable proporcionaba tasas de aciertos iguales o superiores al 90%. Utilizando una sola variable, en los juveniles los mejores resultados se consiguieron con HPN, ALA, TAR y PESO, y en los adultos, con ATAR, ALA, PESO y HPN.

Pépin (1985) realizó un nuevo estudio sobre el dimorfismo sexual a partir de las variables biométricas de 787 perdices cazadas en Aude y Hérault (Sureste de Francia) durante los otoños del trienio 1979-80-81. Para la identificación del sexo y la asignación de la edad aplicó los mismos métodos que los utilizados en 1981. En esta ocasión, utilizó ocho variables cuantitativas: el peso, la longitud total, la altura y anchura de la cabeza, la longitud del ala plegada, la envergadura, la longitud del tarso y la anchura del tarso inmediatamente por encima de la ubicación normal del espolón. En primer lugar, evaluó la influencia de la zona (para cada sexo y edad), de la edad (para cada sexo y zona) y del sexo (para cada edad y zona) en las variables biométricas. El análisis de correspondencias reveló que los cuatro ejes factoriales más importantes acumulaban el 30% de la variabilidad del modelo: el primer eje separaba machos y hembras (15,1%), el segundo separaba juveniles de más de 125 días y adultos (5,8%), el tercer eje separaba las dos zonas de estudio (4,6%) y el cuarto eje separaba los tres grupos de juveniles (4,3%). Los resultados de las pruebas de comparación de medias, señalaban que casi todas las variables diferían significativamente entre las dos zonas de estudio. También lo hacían entre juveniles y adultos. Lo mismo sucedía con el sexo, las ocho variables utilizadas diferenciaban significativamente entre machos y hembras, obteniéndose las mayores diferencias con el peso. Con el análisis discriminante de las ocho variables, obtuvo errores de asignación del sexo del 3,7-7,3% en Aude y del 3-8,3% en Hérault. En las dos zonas, la tasa de error de los juveniles era mayor que la de los adultos, y la de las hembras era mayor que la de los machos. También estudió cualitativamente los espolones, indicando el porcentaje de presencia en los diferentes

grupos de edad y sexo. Finalmente, presentó una clave dicotómica para la clasificación de edad y sexo, cuya aplicación proporcionaba resultados similares a los obtenidos con las funciones discriminantes, siempre y cuando la muestra fuera suficientemente grande. En dicha clave, diferenciaba en primer lugar entre juveniles y adultos. Una vez asignada la edad, separaba los sexos en función del número y tipo de espolones y/o la longitud total. En los juveniles, señalaba que las perdices con longitud total inferior a 351 mm eran hembras y con valores superiores eran machos. En los adultos, los ejemplares que no presentaban espolones en las dos patas o cuya longitud total fuese inferior a 356 mm, se consideraban hembras, los otros casos se consideraban machos.

Calderón (1988) contrastó en perdices españolas la validez del criterio de la mancha blanca del ápice de la 10ª y 9ª rémiges primarias, usado para la determinación de la edad. Para ello utilizó 186 ejemplares juveniles: 125 perdices con edad comprendida entre 28-129 días y 61 perdices de más de 129 días. Elaboró una fórmula para estimar el error que podía cometerse al aplicar este criterio y demostró que en animales capturados en los meses de octubre y mediados de noviembre el error obtenido era inferior al 4,56%.

Magalhães *et al.* (2001) estudiaron tres poblaciones de perdices del Centro (Pernes-Santarém) y del Norte (Lamego y Vimioso) de Portugal. Examinaron 104 ejemplares cazados durante los meses de octubre a diciembre de 1992. En la serie de Lamego, asignaron el sexo tras realizar la autopsia y en las otras dos series lo hicieron atendiendo a la forma, número y anchura de la base de espolón (Sáenz De Buruaga *et al.* 1991). En ninguna de las poblaciones separaron las clases de edad. Los autores evaluaron 16 criterios morfométricos para diferenciar entre sexos: el peso, la longitud total, la altura y anchura de la cabeza, la profundidad, anchura y longitud del pico, la anchura y longitud del tarso, la anchura del tarso a la altura del espolón, la longitud del dedo externo, medio e interno, la longitud de la cola, la envergadura y la longitud del ala. En la mayoría de las variables detectaron diferencias significativas entre machos y hembras, pero al no haber separado previamente las edades, los valores de las medidas biométricas se solapaban en los dos sexos. Por ello, recomendaron el uso simultáneo de más de una variable, incluyendo siempre que fuese posible, el peso y la anchura del tarso al nivel del espolón. También realizaron comparaciones de las variables entre las tres poblaciones estudiadas. Apenas detectaron variaciones significativas entre las dos poblaciones del Norte, pero sí observaron bastantes diferencias entre éstas y la población del Centro.

García *et al.* (2005) propusieron un método de sexado basado en la amplificación del gen CDH. La comparación de las secuencias de machos y hembras mostraba algunas diferencias en los nucleótidos, lo que les permitió diseñar diferentes métodos moleculares para determinar el sexo de la perdiz roja. Según los autores, este método podía resultar especialmente útil para los criadores de perdiz, interesados en asignar el sexo en edades tempranas de los ejemplares, cuando todavía resulta difícil utilizar con éxito otro tipo de técnicas de determinación del sexo.

Villafuerte & Negro (1998) utilizaron técnicas de imagen digital para la medición del color para discriminar entre sexos. En la perdiz roja, tanto las hembras como los machos muestran coloración roja en los tegumentos expuestos debido a los pigmentos carotenoides. Sin embargo, en estudios previos, los autores habían observado que durante la época de apareamiento, los machos adultos presentaban unos niveles plasmáticos de carotenos significativamente superiores a los de las hembras. En esta ocasión, además comprobaron que dicho aumento se traducía en una mayor intensidad en la coloración roja de los anillos oculares de los machos, que si bien no era perceptible para el ojo humano, si lo era para una cámara digital.

En varios trabajos de síntesis, como los realizados por la ONC (1986, 1987), Sáenz De Buruaga *et al.* (1991) y Ballesteros (1998), se presentan de manera resumida, muchos de los resultados de los estudios anteriores, haciendo hincapié en los valores críticos de las variables que permiten distinguir entre los grupos de sexo.

La eficacia de la biometría para determinar la edad y el sexo de la perdiz ha sido suficientemente estudiada y demostrada en trabajos anteriores. *El primer objetivo de este capítulo es comprobar si es posible mantener esa efectividad utilizando menos variables biométricas y sobre todo, si es posible prescindir de aquellas que exigen disponer del ejemplar completo, lo que permitiría reducir el tiempo y el coste del proceso de asignación. El segundo objetivo es evaluar el tipo de asociación que existe entre esas variables biométricas y si éstas cambian temporal y espacialmente, lo que podría influir en los valores promedio de referencia.*

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Las variables utilizadas para la determinación de la edad y el sexo de la perdiz

A lo largo de 14 años, se han estudiado 13813 perdices silvestres cazadas en Las Ensanclas, de las cuales el 72% han sido examinadas en la propia finca el mismo día de su captura. Tras una inspección visual detallada de los ejemplares completos recién abatidos, se ha asignado la edad y el sexo de las perdices. Para la clasificación en juveniles y adultos se han utilizado los criterios del color y la forma del ápice de la 10ª y 9ª rémiges primarias (Birkan 1977a) y la secuencia de muda (Bureau 1913). Para la diferenciación entre machos y hembras, se han combinado dos métodos de sexado: la evaluación de la morfología externa, basada en el aspecto y tamaño relativo de diferentes partes corporales y la obtención de datos biométricos. Se han utilizado tres de las mejores variables biométricas descritas por la bibliografía para tal fin: el peso, la longitud total y el número, tamaño y forma de los espolones en las dos patas. Además, de cada animal se ha obtenido una muestra biológica (ala cortada a la altura del metacarpo) que ha permitido obtener más variables biométricas en el laboratorio: la longitud del ala y la longitud de la 10ª, 9ª y 8ª rémiges primarias (Tabla 1). El 28% restante de las perdices abatidas, se han evaluado a partir de muestras biológicas (ala) enviadas al laboratorio.

El número de variables utilizadas para la determinación del sexo oscila entre cuatro y siete, según se hayan examinado los ejemplares completos o las muestras biológicas obtenidas de éstos (Tabla 2). Aunque en Las Ensanclas se han podido examinar los ejemplares completos de la mayoría de las perdices capturadas, ese no es el procedimiento habitual, pues tiene un coste económico demasiado elevado. En estudios demográficos, lo más práctico es utilizar muestras biológicas de las perdices capturadas. Por lo general, las muestras biológicas constan del ala y la pata, cortadas a la altura del carpo-metacarpo y tarso-metatarso respectivamente. Aunque en algunas ocasiones, tan sólo se dispone del ala. Todas las variables utilizadas en los estudios biométricos han sido obtenidas por la misma persona, por lo que siempre se ha aplicado el mismo criterio de decisión en las variables cualitativas, y la misma escala de precisión y exactitud en la medición de las variables cuantitativas.

**Tabla 1:** Abreviaturas y descripción de las variables biométricas utilizadas para la determinación del sexo de la perdiz roja.

variable	descripción de la variable
peso	peso del animal en gramos, Svensson (1975)
Ltot	longitud total desde el pico hasta la cola, Svensson (1975)
Lala	longitud del ala plegada, Svensson (1975)
LP10	longitud de la 10ª rémige primaria, Calderón (1983)
LP9	longitud de la 9ª rémige primaria, Calderón (1983)
LP8	longitud de la 8ª rémige primaria, Calderón (1983)
espolones	número, tamaño y forma de los espolones

**Tabla 2:** Número y tipo de variables biométricas obtenidas en los ejemplares completos y en las muestras biológicas.

procedencia	variables biométricas utilizadas
ejemplar	7 variables: peso - Ltot - Lala - LP10 - LP9 - LP8 - espolones
ala y pata	5 variables: Lala - LP10 - LP9 - LP8 - espolones
ala	4 variables: Lala - LP10 - LP9 - LP8

## La biometría como herramienta útil para la determinación de la edad y el sexo de la perdiz

Se han empleado técnicas multivariantes y de variable única, para evaluar la eficacia de las variables biométricas, a la hora de determinar la edad y el sexo de la perdiz roja. En las pruebas multivariantes se han utilizado únicamente los resultados de los ejemplares de edad y sexo conocido, examinados en campo. Inicialmente y mediante un análisis de componentes principales, se ha realizado un análisis exploratorio de los datos para detectar la estructura de las relaciones entre las variables biométricas disponibles. Se han utilizado tres modelos multivariantes distintos: el primero consta de las siete variables obtenidas tras examinar los ejemplares completos en campo, el segundo utiliza las cinco variables que se pueden obtener a partir de las muestras biológicas de ala y pata, y el tercer modelo incluye las cuatro variables que se pueden extraer del ala (Tabla 2). Con objeto de evitar la influencia de la escala de medida de las distintas variables clasificatorias sobre el análisis de los datos, el análisis de componentes principales se ha realizado sobre la matriz de correlaciones, que estandariza las variables. Tras examinar la magnitud absoluta y la importancia relativa de los valores propios, se ha seleccionado el número de ejes principales. Una vez confirmados los requisitos de los vectores propios, se han construido los componentes principales. Se han representado gráficamente los vectores y los valores de los dos primeros componentes principales, obtenidos para las perdices de los cuatro grupos de edad y sexo, los dos grupos de edad (independientemente del sexo) y los dos grupos de sexo (independientemente de la edad).

Tras comprobar el modo cómo se ordenan los datos, se ha utilizado el análisis de funciones discriminantes para separar las perdices en diferentes grupos de edad y/o sexo, de acuerdo a la información aportada por la/s variable/s biométricas de los tres modelos multivariantes y de los siete modelos de variable única. Se ha utilizado el método lineal estándar, con una probabilidad de clasificación *a priori* proporcional al tamaño de los grupos. Atendiendo a la información que se conoce previamente de los ejemplares y al grupo que se desea clasificar, se han definido las posibles situaciones de clasificación *a posteriori* en las que podría resultar útil aplicar las funciones discriminantes:

- se pretende clasificar en cuatro grupos de edad y sexo (juvenil hembra, adulto hembra, juvenil macho y adulto macho; Juv He, Ad He, Juv Ma y Ad Ma) a ejemplares de edad y sexo desconocido.
- se pretende clasificar en dos grupos de edad (juveniles y adultos; J y A) a ejemplares de sexo desconocido y a ejemplares de sexo conocido.
- se pretende clasificar en dos grupos de sexo (hembras y machos; HE y MA) a ejemplares de edad desconocida y a ejemplares de edad conocida.

Se presentan las tasas de aciertos obtenidas por los análisis discriminantes en la clasificación de los grupos en todos los modelos (10) y posibles situaciones de clasificación *a posteriori* (7). En el caso del modelo con mayor número de variables (ejemplar), se han representado gráficamente los valores obtenidos por las dos primeras variables canónicas en los análisis discriminantes de todas las situaciones supuestas. También se han representado gráficamente las distribuciones de frecuencias de los valores de las funciones discriminantes, indicando los valores medios de las funciones de cada grupo de edad y sexo, y los umbrales de discriminación entre los dos grupos de clasificación. En el caso concreto de los análisis discriminantes de los dos grupos de sexo, se dispone de las representaciones gráficas de los tres modelos multivariantes. Durante el inicio de la temporada de caza es frecuente encontrar ejemplares que estén acabando la muda de las rémiges primarias, por lo que es muy probable que no podamos disponer de las longitudes de alguna de ellas. Por ello, a partir de cada uno de los tres modelos multivariantes originales, se han elaborado nuevos modelos en los que alguna/s de las variables LP10, LP9 y LP8 han sido eliminadas. Se presentan las correspondientes tasas de aciertos obtenidas por el análisis discriminante en cada una de las situaciones de clasificación *a posteriori* definidas anteriormente.

Una vez confirmada la eficacia de las variables biométricas utilizadas en los ejemplares de edad y sexo conocido, se ha trabajado con las variables de todas las perdices estudiadas, tanto las procedentes de los ejemplares completos, como las de las muestras biológicas. Para cada variable biométrica, se han evaluado las diferencias existentes entre los cuatro grupos de edad y sexo. Mediante el análisis de varianza de un factor se ha examinado la significación de diferencias entre las medias de los cuatro grupos. Una vez detectadas las diferencias, se ha utilizado la prueba de Tukey-Kramer para la comparación de medias de todas las parejas (Tukey 1953 y Kramer 1956, citados por SAS Institute Inc. 2012). Pese a que el teorema central del límite permite asumir distribuciones normales con tamaños de

muestra elevados, los resultados se han confirmado con la versión no paramétrica de las pruebas anteriores: la prueba de suma de rangos de Wilcoxon/Kruskal-Wallis y el método de Steel-Dwass. Los efectos del grupo se han calculado con el estimador Hodges-Lehmann de cambio de ubicación, que es la mediana de todas las diferencias entre las observaciones emparejadas en las muestras de los dos grupos (SAS Institute Inc. 2012). Los resultados obtenidos para cada variable se representan en gráficas de cajas (promedio, promedio  $\pm$  desviación estándar y rango) y en curvas de densidad de frecuencias de los cuatro grupos de edad y sexo.

### **La asociación entre las variables biométricas**

Con el fin de evaluar si las variables biométricas están relacionadas entre ellas, así como el grado en que lo están, se ha usado el análisis múltiple de correlación. Se ha trabajado a dos escalas distintas, con los con los promedios anuales de cada grupo de edad y sexo y con valores individuales de cada perdiz. En el primer caso, la matriz de correlaciones se ha calculado a partir del método REML (máxima verosimilitud restringida), y en el segundo a partir del método por pares (SAS Institute Inc. 2012). Para cada caso, se presentan las tablas de correlaciones y los diagramas de dispersión matricial con las elipses de densidad del 95%, que facilitan la visualización de la correlación entre cada par de variables de respuesta.

Tras comprobar el grado de asociación entre las variables biométricas, se ha evaluado el tipo de relación que existe entre ellas. En primer lugar, para cada variable biométrica se ha realizado una regresión múltiple estándar, en la que el resto de variables biométricas actúan como variables independientes. Posteriormente se ha aplicado una regresión múltiple de introducción progresiva (fijada por AICc mínimo), para comprobar cuáles son las variables seleccionadas por el modelo, de entre todas las variables disponibles. Finalmente se han realizado las regresiones lineales simples entre todas las parejas de variables. Se ha indicado para cada caso, el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), el tamaño de muestra y el nivel de significación del análisis de varianza. En las regresiones simples, también se presentan las gráficas de dispersión con las correspondientes líneas de regresión.

### **La variabilidad interanual de las variables biométricas**

En primer lugar se ha evaluado si los valores de las variables biométricas varían significativamente a lo largo de los años de estudio. Para cada variable biométrica y para cada grupo de edad y sexo, se ha realizado un análisis de varianza de un factor, en el que se han contrastado los valores obtenidos en los 14 años de estudio. Con objeto de confirmar los resultados, las variables también se han contrastado con la prueba no paramétrica de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

Posteriormente, tras constatar la variabilidad interanual de las variables biométricas, se ha evaluado dónde residían las diferencias. Para cada variable y para cada grupo de sexo y edad, se ha utilizado un análisis de medias (ANOM). Con esta prueba se ha comparado si el promedio de cada año difiere del promedio general de todos los años, con un nivel de significación de 0,05. Los resultados se han confirmado con la versión no paramétrica de la prueba, el análisis de medias con rangos transformados (ANOM-TR) (Nelson, Wludyka y Copeland 2005, citados por SAS Institute Inc. 2012).

### **La asociación entre la biometría y las condiciones meteorológicas anuales**

Tras confirmar la variabilidad interanual de los promedios de las variables biométricas, se ha evaluado si existe alguna relación entre éstas y las condiciones meteorológicas. La estación de referencia ha sido la de Torre de Juan Abad Terceras, obteniéndose la información a través de Agencia Estatal de Meteorología del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. A partir de las precipitaciones (acumuladas en uno o varios meses consecutivos desde el comienzo del año) y las temperaturas de los meses de primavera (de abril a junio), y mediante una regresión múltiple de introducción progresiva (fijada por AICc mínimo), se han escogido las variables meteorológicas que presentan mayor relación con los promedios anuales de las variables biométricas de los cuatro grupos de edad y sexo. Sólo se han seleccionado las variables meteorológicas que resultaban significativas en el modelo reducido de introducción progresiva.

Para cada variable biométrica, se ha realizado una regresión múltiple con dos variables independientes: la variable meteorológica seleccionada y el grupo de sexo y edad. Se han realizado tantas regresiones como variables meteorológicas seleccionadas. Finalmente, cuando el efecto parcial de la variable meteorológica ha resultado significativo, se ha realizado una regresión lineal simple para cada uno de los cuatro grupos de edad y sexo. Se presentan tan sólo los resultados significativos.

### **La variabilidad espacial de la biometría**

Se ha evaluado la variabilidad de la biometría de las perdices procedentes de diferentes zonas españolas, localizadas en la zona Norte y en el Centro-Sur peninsular. Además de la biometría de las perdices de Las Ensanchas (EN), se ha estudiado la biometría de las perdices capturadas en otras fincas de la provincia de Ciudad Real (CR), Badajoz (BA) y Albacete (AL), así como de cotos de las provincias de Cuenca (CU), Huesca (HU), Soria (SO) y Burgos (BU).

A diferencia del área de estudio principal, en las otras áreas de referencia se ha trabajado mayoritariamente con muestras biológicas (Tabla 3). En las zonas del Centro-Sur peninsular se han obtenido personalmente las alas tras una inspección visual del ejemplar completo, pero no se ha dispuesto del tiempo necesario para poder registrar ninguna variable antes de cortar el ala. En los cotos de las provincias del Norte, las muestras han sido aportadas por los cazadores y enviadas al laboratorio a través de unos sobres-ficha (Figura 3). En estos sobres, los colaboradores, además de guardar la muestra biológica, pueden registrar variables de interés sobre la perdiz (peso, longitud, sexo y edad) y las condiciones en las que ésta ha sido capturada (fecha, lugar, condiciones meteorológicas, hábitat, presión cinética, etc). Sin embargo, en este estudio se han utilizado exclusivamente las variables biométricas obtenidas personalmente por el investigador en el laboratorio.

Para cada variable biométrica y grupo de edad y sexo, se han evaluado las diferencias entre las áreas de estudio. La variable espolones no se ha podido comparar, pues en algunas perdices está referida a las dos patas, y en otras sólo a una. Las variables peso y longitud total, sólo se han comparado en las áreas en las que se han podido examinar los ejemplares completos, es decir en el área principal de estudio y las regiones del Centro-Sur peninsular. Mediante el análisis de varianza de un factor se ha examinado la significación de diferencias entre las medias de las áreas de estudio. Una vez detectadas las diferencias regionales, se ha utilizado la prueba de Tukey-Kramer para la comparación de medias de todas las parejas. Los resultados se han confirmado con la versión no paramétrica de las pruebas anteriores: la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis y el método de Steel-Dwass. Se han representado gráficamente los promedios ( $\pm$  intervalos de confianza 95%) de cada variable obtenidos para cada área y grupo de edad y sexo. Los resultados de las pruebas de Tukey-Kramer y Steel-Dwass se han resumido gráficamente en figuras de cajas y matrices respectivamente. Finalmente, para cada variable biométrica y grupo de edad y sexo, se ha realizado una regresión logística nominal, con objeto de estimar la probabilidad de que las perdices procedan de una determinada área de estudio, en función de los valores de las variables biométricas.

**Tabla 3:** Porcentajes de ejemplares examinados y de muestras biológicas analizadas respecto al total de perdices utilizadas en los estudios biométricos en el área principal de estudio y en las áreas de referencia del Centro-Sur y del Norte peninsular.

área de estudio		N	ejemplar	ala y pata	ala <sup>(a)</sup>	ala <sup>(b)</sup>
principal	Las Ensanchas	13813	72,27%			27,73%
Centro-Sur	Albacete	2948	25,10%		74,90%	
	Badajoz	3953	7,61%		92,39%	
	Ciudad Real	3737	32,91%	3,40%	63,69%	
	Cuenca	1266	21,48%	69,67%	8,85%	
Norte	Burgos	5074		96,43%		3,57%
	Huesca	2328		63,10%		36,90%
	Soria	3311		98,64%		1,36%

(a): el ala ha sido obtenida por los investigadores tras un examen visual del ejemplar completo  
 (b): el ala ha sido obtenida por los cazadores colaboradores y enviada al laboratorio para su análisis

**Figura 3:** Modelo de sobre-ficha de utilizado para guardar y enviar muestras biológicas de perdiz roja.

## PERDIZ ROJA



Guardar un ala y una pata dentro del sobre

Fecha de captura: ..... / ..... / ..... Cazador: ..... Tfno: ..... N° muestra biológica: .....

COTO Matrícula: ..... Superficie (Has): ..... Localidad/Municipio: .....

**TIEMPO ATMOSFÉRICO** (Marcar el número que corresponda para cada variable):

<b>NUBES</b>	<b>PRECIPITACIÓN</b>	<b>TEMPERATURA</b>	<b>VIENTO</b>	<b>SUELO</b>
1- nublado	1- lluvia	1- calor	1- viento fuerte	1- seco
2- medio nublado	2- niebla	2- templado	2- viento medio	2- húmedo
3- sin nubes	3- nieve	3- frío	3- sin viento	3- helado

**Datos de la PERDIZ ROJA**

· Peso en gramos:

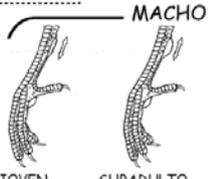
· Longitud en centímetros:

· Marcar el tipo de pata que corresponda:

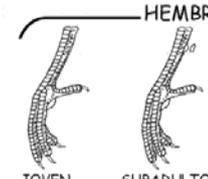
· Parásitos:

· Anomalías:

**MACHO**



**HEMбра**



Autor: © Jesús NADAL

**ENCUESTA CINEGÉTICA:**  
 n° de perdices vistas: ..... / n° de perdices capturadas: ..... / n° de perdices heridas no encontradas: .....  
 n° de cazadores: ..... / n° de perros: ..... / hora de inicio y final de caza: (..... / .....) / hora de captura: .....

**PAISAJE:** (100% - 75% - 50% - 25% cultivo) - (100% - 75% - 50% - 25% vegetación natural)  
 Tipo de cultivo: ..... Tipo de vegetación natural: .....

**MÁRGENES:**






**RELIEVE:**  
 1- llano  
 2- ondulado  
 3- barrancos  
 4- laderas

---

Enviar a: Dr. Jesús Nadal. Dpto. Producción Animal. ETSEA. UDL. Av/Alcalde Rovira Roure 191. 25198. LÉRIDA. Tfno: 973 70 28 89

## RESULTADOS

### La biometría como herramienta útil para la determinación de la edad y el sexo de la perdiz

En el análisis de componentes principales de los tres modelos se han seleccionado los dos primeros ejes principales. Atendiendo a la magnitud absoluta de los valores propios, únicamente el primer eje recoge una variación superior a 1. Sin embargo, considerando la importancia relativa de éstos, se observa que tanto el primer como el segundo eje acumulan una variación próxima o superior al 5%. Por ello, se ha optado por seleccionar los dos primeros ejes principales, que conjuntamente explican el 88%, el 94% y el 97% de la variabilidad total de los tres modelos (Tabla 4).

En los tres modelos se intuye que el primer componente representa una combinación del tamaño corporal y de la envergadura alar: las perdices con mayor número y tamaño de espolones y con peso y longitudes (total, ala y plumas) grandes, presentan valores del primer componente elevados. Por otra parte, en los dos primeros modelos se aprecia que las perdices con tamaño corporal grande (peso, longitud total y/o espolones grandes) y envergadura alar pequeña (longitudes del ala y de las plumas primarias pequeñas) son las que obtienen valores elevados del segundo componente. Finalmente, en el tercer modelo, las perdices con alas grandes pero con plumas pequeñas son las que presentan valores elevados para el segundo componente (Tabla 5).

En las gráficas de los vectores propios se observa que las variables peso, longitud total y espolones ocupan posiciones muy similares, lo que significa que están aportando el mismo tipo de información. Lo mismo sucede con la longitud de las tres rémiges primarias (Figura 4A, Figura 5A y Figura 6A). En las gráficas de los valores propios de los tres modelos se aprecia claramente que el eje del primer componente principal ordena las perdices de los dos sexos. Los machos toman en su mayoría valores positivos y las hembras negativos. Sin embargo, ni el primer eje ni el segundo logran ordenar las perdices de las dos edades ni las de los cuatro grupos de sexos de edad (Figura 4 B-C-D, Figura 5 B-C-D y Figura 6 B-C-D).

**Tabla 4:** Valores propios de la matriz de correlación de las variables biométricas implicadas en el análisis de componentes principales.

nº	valor propio	%	% acumulado	Chi <sup>2</sup>	gl	prob>Chi <sup>2</sup>
EJEMPLAR (7 VARIABLES)						
1	5,61	80,10	80,10	120948,00	16,41	<0,0001
2	0,55	7,79	87,89	23784,50	18,89	<0,0001
3	0,34	4,79	92,67	13885,50	13,56	<0,0001
4	0,21	2,99	95,66	7851,51	8,75	<0,0001
5	0,17	2,39	98,05	4833,97	4,78	<0,0001
6	0,09	1,22	99,27	868,65	1,90	<0,0001
7	0,05	0,73	100	0	.	.
ALA Y PATA (5 VARIABLES)						
1	4,25	84,99	84,99	89635,10	6,77	<0,0001
2	0,43	8,53	93,52	17196,00	8,48	<0,0001
3	0,18	3,70	97,22	5648,79	4,78	<0,0001
4	0,09	1,74	98,96	923,09	1,91	<0,0001
5	0,05	1,04	100	0	.	.
ALA (4 VARIABLES)						
1	3,67	91,77	91,77	79438,60	3,33	<0,0001
2	0,19	4,75	96,52	5887,05	4,77	<0,0001
3	0,09	2,18	98,70	912,62	1,91	<0,0001
4	0,05	1,30	100	0	.	.

**Tabla 5:** Componentes principales seleccionados a partir de los valores y vectores propios.

**Componentes principales seleccionados**

EJEMPLAR (7 VARIABLES)

$$Z_1 = 0,35 X_1 + 0,37 X_2 + 0,36 X_3 + 0,39 X_4 + 0,39 X_5 + 0,39 X_6 + 0,40 X_7$$

$$Z_2 = 0,49 X_1 + 0,46 X_2 + 0,39 X_3 - 0,15 X_4 - 0,35 X_5 - 0,36 X_6 - 0,35 X_7$$

ALA Y PATA (5 VARIABLES)

$$Z_1 = 0,39 X_1 + 0,45 X_2 + 0,46 X_3 + 0,46 X_4 + 0,47 X_5$$

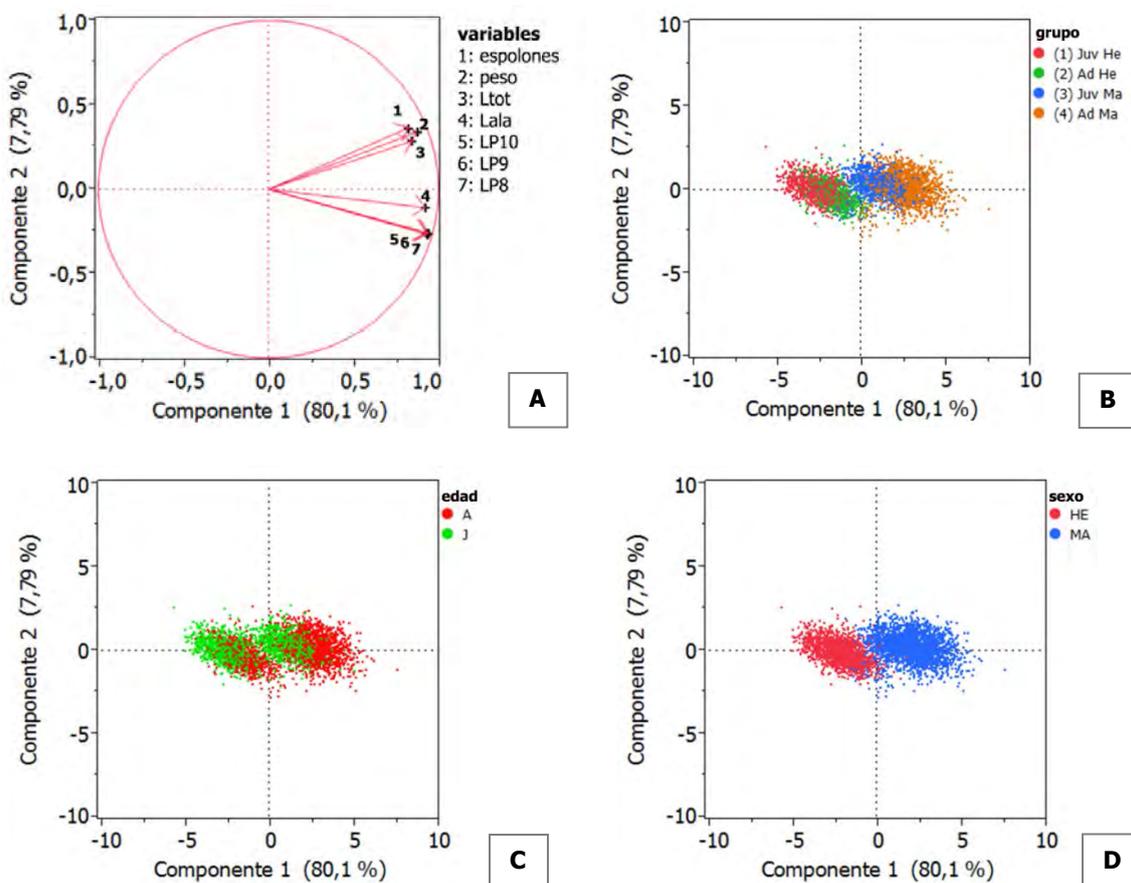
$$Z_2 = 0,91 X_1 - 0,06 X_2 - 0,24 X_3 - 0,24 X_4 - 0,23 X_5$$

ALA (4 VARIABLES)

$$Z_1 = 0,48 X_1 + 0,50 X_2 + 0,50 X_3 + 0,51 X_4$$

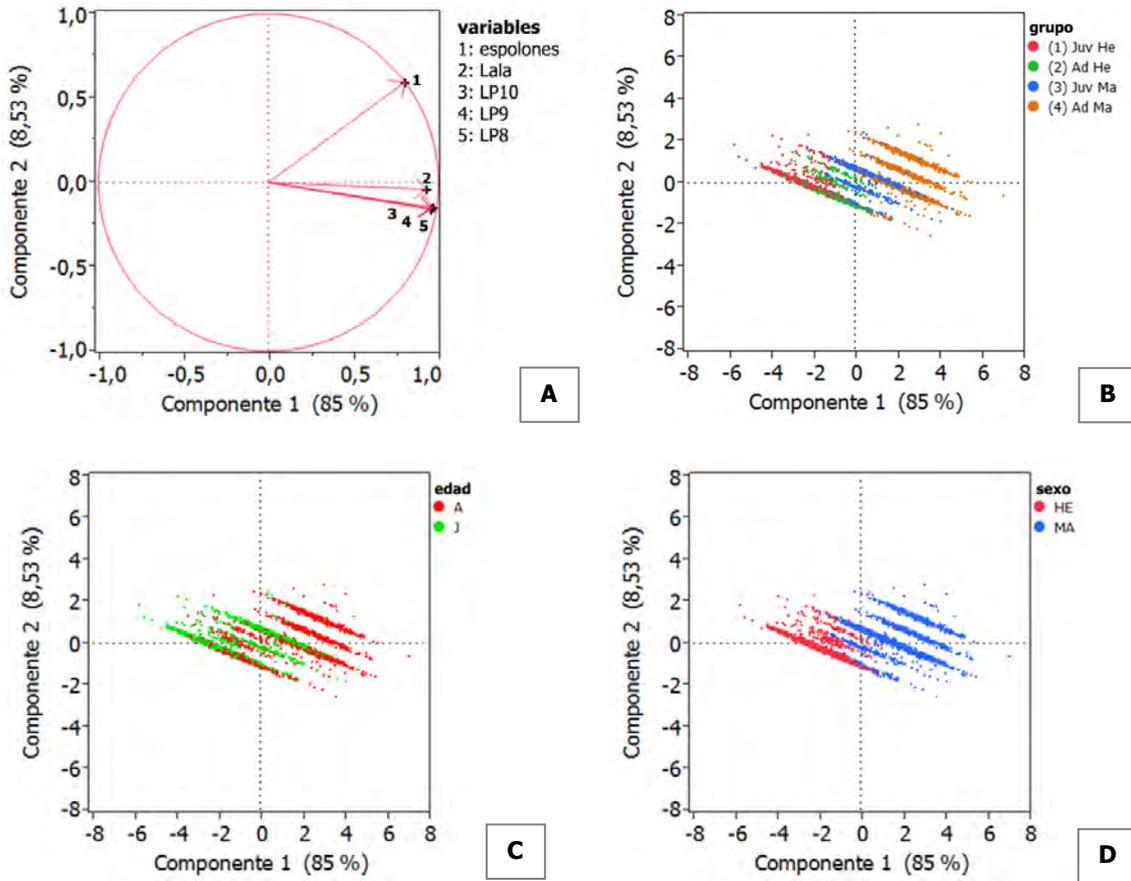
$$Z_2 = 0,84 X_1 - 0,33 X_2 - 0,41 X_3 - 0,06 X_4$$

**Figura 4:** Representación gráfica de los vectores (A) y los valores de los dos componentes principales obtenidos a partir de las siete variables biométricas de los ejemplares completos. Las leyendas señalan los cuatro grupos de edad y sexo (B), los dos grupos de edad (C) y los dos grupos de sexo (D).



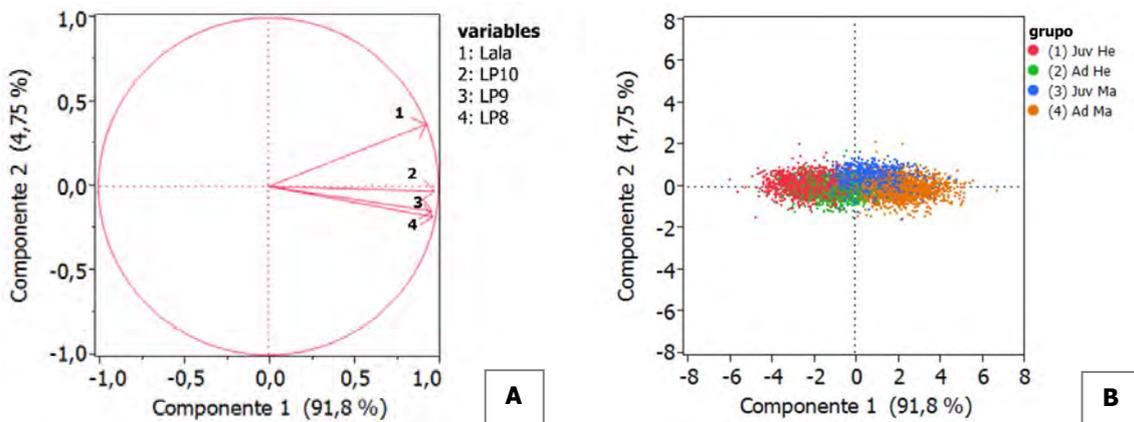
**Ltot:** longitud total; **Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria  
**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho;  
**J:** juvenil; **A:** adulto; **HE:** hembra; **MA:** macho

**Figura 5:** Representación gráfica de los vectores (A) y los valores de los dos componentes principales obtenidos a partir de las cinco variables biométricas de las muestras biológicas de ala y pata. Las leyendas señalan los cuatro grupos de edad y sexo (B), los dos grupos de edad (C) y los dos grupos de sexo (D).



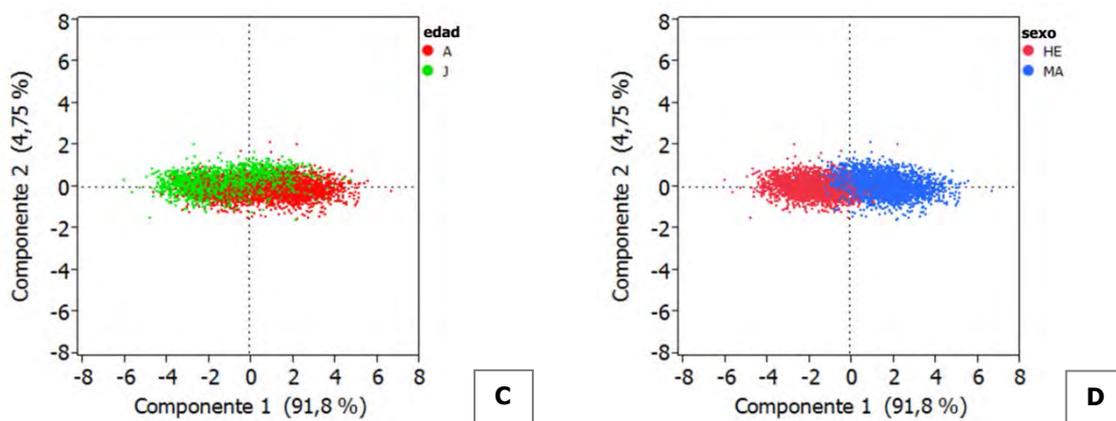
**Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria  
**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho  
**J:** juvenil; **A:** adulto; **HE:** hembra; **MA:** macho

**Figura 6:** Representación gráfica de los vectores (A) y los valores de los dos componentes principales obtenidos a partir de las cuatro variables de las muestras biológicas de ala. Las leyendas señalan los cuatro grupos de edad y sexo (B), los dos grupos de edad (C) y los dos grupos de sexo (D).



**Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria  
**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho  
**J:** juvenil; **A:** adulto; **HE:** hembra; **MA:** macho

Continuación **Figura 6**



**Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**J:** juvenil; **A:** adulto; **HE:** hembra; **MA:** macho

El análisis discriminante de los cuatro grupos de edad y sexo obtiene tasas totales de acierto del 87% al utilizar las siete variables del ejemplar y las cinco de la muestra biológica de ala y pata, y del 85% al emplear las cuatro variables del ala. Los porcentajes parciales de aciertos son más elevados en los dos grupos más extremos, los machos adultos y las hembras juveniles. Respecto a las variables individuales, los mejores resultados se obtienen para LP9, con un 68% de aciertos totales. Cuando se dispone de una única variable, las hembras adultas son las que presentan mayores problemas de asignación. Las variables espolones y LP10 no son capaces de diagnosticar correctamente ninguna hembra adulta, pues la mayoría se asignan erróneamente al grupo de las hembras juveniles y el resto al de machos juveniles. En el caso de las variables peso, Ltot, Lala y LP9 las hembras adultas no superan el 26% de aciertos. A diferencia de sus homólogas adultas, las hembras juveniles son las que presentan las tasas más elevadas de acierto en todas las variables individuales, excepto en LP8. En los machos sucede lo contrario que en las hembras, las tasas de acierto en los adultos son mucho mejores que en los juveniles, en todas las variables excepto en espolones (Tabla 6). Con las siete variables de los ejemplares, la función discriminante del primer eje canónico obtiene un valor promedio de 35,73 en las hembras juveniles, del 36,9 en las hembras adultas, del 39,4 en los machos juveniles y del 41,35 en los machos adultos. Los umbrales de discriminación entre las distribuciones contiguas son 36,31 para las hembras juveniles y adultas, 38,15 para las hembras adultas y los machos juveniles y 40,37 para los machos juveniles y adultos (Figura 7).

El análisis discriminante de los dos grupos de edad de perdices de sexo desconocido, obtiene tasas totales de acierto del 88% en los ejemplares y del 89% en los dos tipos de muestra biológica. Los porcentajes parciales de aciertos son bastante similares en los dos grupos de edad, aunque ligeramente superiores en los adultos cuando se dispone de la pata (ejemplar, y muestra de ala+pata). LP9 es la variable que obtiene los mejores resultados a nivel individual. Los juveniles presentan más tasas de aciertos con las variables espolones, peso, Lala, LP10 y LP8; y los adultos con Ltot y LP8. Cuando se conoce el sexo del ejemplar, las tasas de aciertos totales de los machos son superiores a las de las hembras. Esto sucede tanto en los tres modelos multivariantes (ejemplar, ala y pata, ala) como en los de las variables individuales. A excepción de Lala, en la que las tasas de aciertos de ambos sexos son iguales, y de LP10, con mayor proporción de aciertos en las hembras. En los tres modelos multivariantes, las tasas de acierto de los juveniles son bastante similares en los dos sexos. Sin embargo, en el caso de los adultos, los machos obtienen un 10% más de aciertos que las hembras. Respecto a las variables individuales, las tasas más elevadas de acierto de los juveniles se obtienen en las hembras, y las de los adultos en los machos (Tabla 7). En los ejemplares de sexo desconocido, los valores promedio de la función discriminante del primer eje canónico son 10,19 y 12,47 para juveniles y adultos respectivamente y el umbral de discriminación entre las dos distribuciones es 11,33. En las hembras el valor promedio de los juveniles es 25,86 y el de los adultos 28,19, y el umbral de discriminación está en 27,03. En los machos los valores promedio de los juveniles y adultos son 19,72 y 22,26 respectivamente y el umbral de discriminación entre ambos grupos de edad es 20,99 (Figura 8).

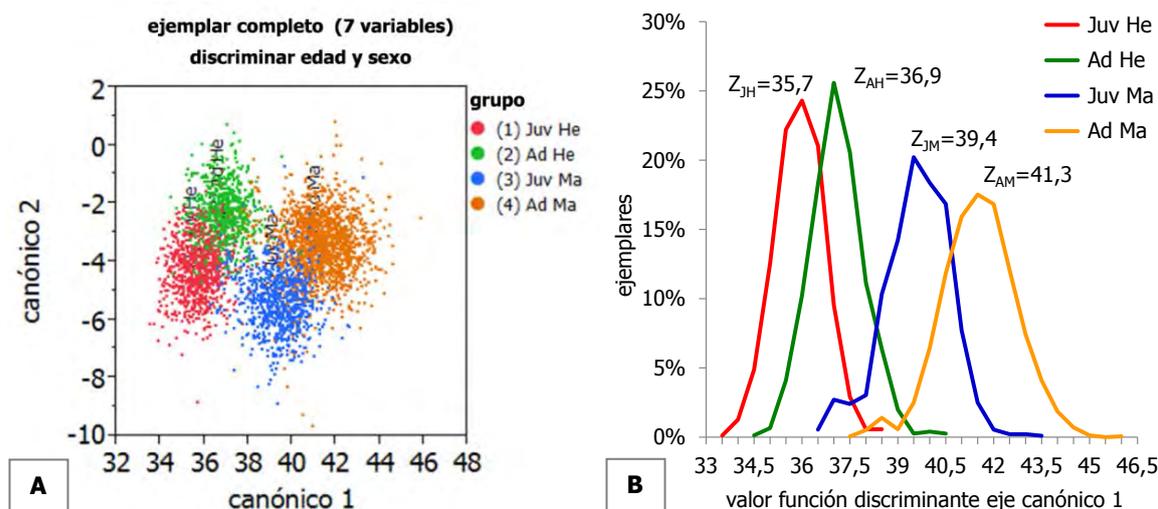
El análisis discriminante de los dos grupos de sexo de perdices de edad desconocida, obtiene tasas totales de acierto del 97% en los ejemplares, del 96% en las muestras biológicas de ala y pata; y del 94% en las muestras biológicas de ala. Los aciertos parciales de cada sexo son bastante similares, los de las hembras ligeramente superiores a los de los machos cuando se dispone de la pata, y al revés cuando sólo se tiene el ala. Individualmente, las variables peso, Lala, LP10 y espolones presentan tasas totales de aciertos iguales o superiores al 90%. En la longitud del ala y de las tres rémiges primarias se obtienen mejores resultados en los machos, y en el caso de las variables peso y espolones, en las hembras. La tasa de aciertos parciales de Ltot es la misma para los dos sexos. En perdices de edad conocida, las tasas totales de acierto de los adultos son superiores a las de los juveniles. Esto sucede en los tres modelos multivariantes y en todas las variables individuales, excepto en LP10, con la que se obtienen los mismos resultados en los dos grupos de edad. Las mayores tasas de acierto de los machos se obtienen en las perdices adultas. Sucede lo contrario en las hembras, donde la porción de aciertos es superior en los juveniles. En los tres modelos multivariantes y en las siete variables individuales, las tasas de aciertos de los machos son superiores en los adultos. En el caso de las hembras, las tasas de acierto de los tres modelos multivariantes son muy similares en los dos grupos de edad, un punto superior (1%) en los adultos cuando se dispone de la pata, y 3 puntos superior (3%) en los juveniles cuando no se dispone de ella. En todas las variables individuales a excepción del peso, las tasas parciales de acierto en los juveniles son mayores que en los adultos (Tabla 8). Los valores promedio de las funciones discriminantes del primer eje canónico para machos y hembras, en los ejemplares y en las muestras biológicas de edad conocida y desconocida, oscilan entre 33,18 y 53,55 (Tabla 9). Los umbrales de discriminación entre las distribuciones de los dos grupos de sexo, lo hacen entre 35,16 y 52,05 (Tabla 9 y Figura 9 a Figura 11).

En los modelos multivariantes adaptados al estado de muda de los ejemplares, las tasas de acierto siguen siendo muy elevadas, pese a haber extraído del análisis una o más variables. En los ejemplares, los porcentajes totales de aciertos son iguales o superiores al 95% en juveniles y al 98% en adultos. En las dos edades, las tasas parciales de aciertos de las hembras son superiores a las de los machos. En las muestras biológicas con pata, las tasas totales de acierto oscilan entre el 93-95% en juveniles y 97-98% en adultos. En los machos juveniles los porcentajes de aciertos son iguales o superiores al 90%, y en los otros tres grupos superan el 96%. Cuando en la muestra biológica no se dispone de la pata, aunque los porcentajes de aciertos disminuyen ligeramente, se mantienen en un rango del 93-94% en juveniles y del 95% en adultos. Las tasas de aciertos parciales más bajas corresponden a las hembras adultas y a los machos juveniles (91-92%) y las más altas a las hembras juveniles y a los machos adultos (95-97%) (Tabla 10 y Tabla 11).

**Tabla 6:** Tasas de acierto de los análisis discriminantes de los cuatro grupos de edad y sexo en los tres modelos multivariantes y en los siete modelos de variable única.

variable biométrica	discriminar la edad y el sexo									
	Juv He		Ad He		Juv Ma		Ad Ma		total	
	N	aciertos	N	aciertos	N	aciertos	N	aciertos	N	aciertos
MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA										
ejemplar (7)	860	88%	754	85%	920	83%	1563	91%	4097	87%
ala y pata (5)	974	87%	806	82%	1013	81%	1738	91%	4531	87%
ala (4)	1265	88%	891	76%	1309	79%	1949	90%	5414	85%
1 VARIABLE BIOMÉTRICA										
espolones	2129	96%	1698	0%	2139	89%	2502	42%	8468	59%
peso	2635	85%	1933	17%	2602	51%	2768	70%	9938	58%
Ltot	1845	79%	1548	22%	1891	27%	2245	79%	7529	54%
Lala	2318	79%	1708	26%	2277	51%	2415	64%	8718	57%
LP10	2614	91%	1103	0%	2590	60%	2343	69%	8650	64%
LP9	2588	87%	1658	14%	2557	70%	2655	82%	9458	68%
LP8	1467	57%	1908	59%	1487	28%	2731	88%	7593	63%

**Figura 7:** (A) Valores obtenidos por las dos primeras variables canónicas en el análisis discriminante de los cuatro grupos de edad y sexo utilizado en los ejemplares. (B) Distribuciones de frecuencias de los valores de la función discriminante, para cada grupo se indica el valor medio de la función discriminante ( $Z_{JH}$ ,  $Z_{AH}$ ,  $Z_{JM}$  y  $Z_{AM}$ ).

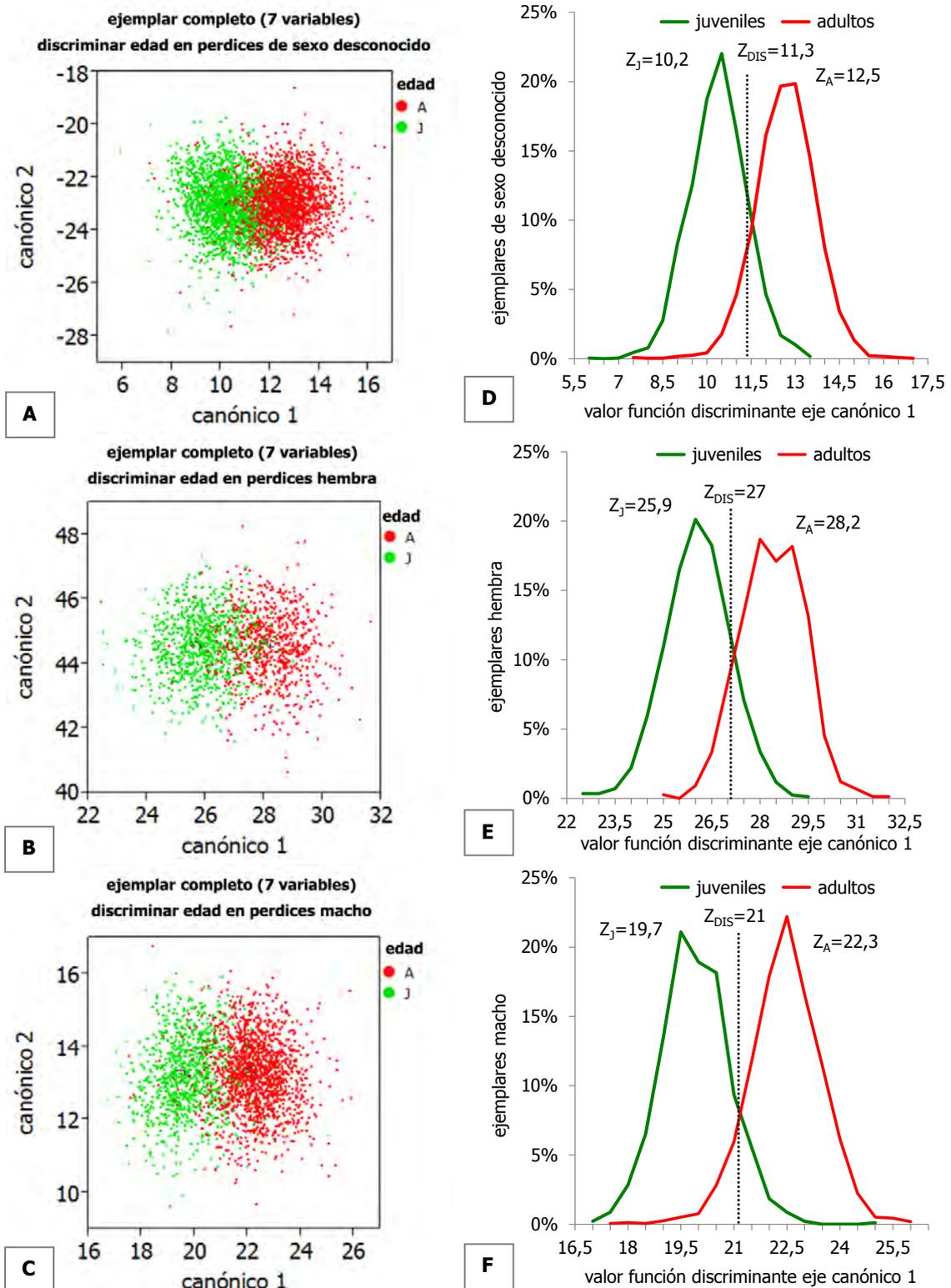


**Juv He** o **JH**: juvenil hembra; **Ad He** o **AH**: adulto hembra; **Juv Ma** o **JM**: juvenil macho; **Ad Ma** o **AM**: adulto macho

**Tabla 7:** Tasas de acierto de los análisis discriminantes de los dos grupos de edad en los tres modelos multivariantes y en los siete modelos de variable única, para perdices de sexo desconocido, hembras y machos.

<b>discriminar la edad en perdices de sexo desconocido</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>juveniles</b>		<b>adultos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
ejemplar (7)	2317	86%	1780	90%	4097	88%
ala y pata (5)	2544	87%	1987	90%	4531	89%
ala (4)	2840	89%	2574	89%	5414	89%
<b>1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
espolones	4200	62%	4268	60%	8468	61%
peso	4701	65%	5237	54%	9938	60%
Ltot	3793	60%	3736	63%	7529	62%
Lala	4123	65%	4595	56%	8718	61%
LP10	3446	77%	5204	57%	8650	69%
LP9	4313	82%	5145	65%	9458	74%
LP8	4639	62%	2954	65%	7593	64%
<b>discriminar la edad en perdices hembra</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>juveniles</b>		<b>adultos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
ejemplar (7)	754	89%	860	86%	1614	88%
ala y pata (5)	806	89%	974	85%	1780	87%
ala (4)	891	91%	1265	84%	2156	89%
<b>1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
espolones	1698	95%	2129	16%	3827	60%
peso	1933	81%	2635	38%	4568	63%
Ltot	1548	68%	1845	59%	3393	64%
Lala	1708	79%	2318	45%	4026	65%
LP10	1103	97%	2614	19%	3717	74%
LP9	1658	87%	2588	75%	4246	82%
LP8	1908	57%	1467	79%	3375	69%
<b>discriminar la edad en perdices macho</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>juveniles</b>		<b>adultos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
ejemplar (7)	1563	88%	920	94%	2483	91%
ala y pata (5)	1738	88%	1013	94%	2751	91%
ala (4)	1949	88%	1309	93%	3258	91%
<b>1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
espolones	2502	29%	2139	96%	4641	65%
peso	2768	63%	2602	70%	5370	66%
Ltot	2245	51%	1891	79%	4136	66%
Lala	2415	66%	2277	64%	4692	65%
LP10	2343	70%	2590	69%	4933	69%
LP9	2655	87%	2557	82%	5212	84%
LP8	2731	53%	1487	88%	4218	75%

**Figura 8:** Valores obtenidos por las dos primeras variables canónicas en el análisis discriminante de los dos grupos de edad utilizado en los ejemplares de sexo desconocido (A), de las hembras (B) y de los machos (C). Distribuciones de frecuencias de los valores de la función discriminante en los ejemplares de sexo desconocido (D), en las hembras (E) y en los machos (F). Para cada grupo se indica el valor medio de la función discriminante y el umbral de discriminación de la distribución ( $Z_J$ ,  $Z_A$  y  $Z_{DIS}$ ).



A: adulto; J: juvenil.

**Tabla 8:** Tasas de acierto de los análisis discriminantes de los dos grupos de sexo en los tres modelos multivariantes y en los siete modelos de variable única, para perdices de edad desconocida, juveniles y adultos.

<b>discriminar el sexo en perdices de edad desconocida</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>hembras</b>		<b>machos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
ejemplar (7)	2483	99%	1614	96%	4097	97%
ala y pata (5)	2751	97%	1780	96%	4531	96%
ala (4)	3258	93%	2156	94%	5414	94%
<b>1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
espolones	4641	95%	3827	85%	8468	90%
peso	5370	93%	4568	90%	9938	91%
Ltot	4136	85%	3393	85%	7529	85%
Lala	4692	88%	4026	91%	8718	90%
LP10	4933	84%	3717	94%	8650	90%
LP9	5212	82%	4246	84%	9458	83%
LP8	4218	88%	3375	89%	7593	89%

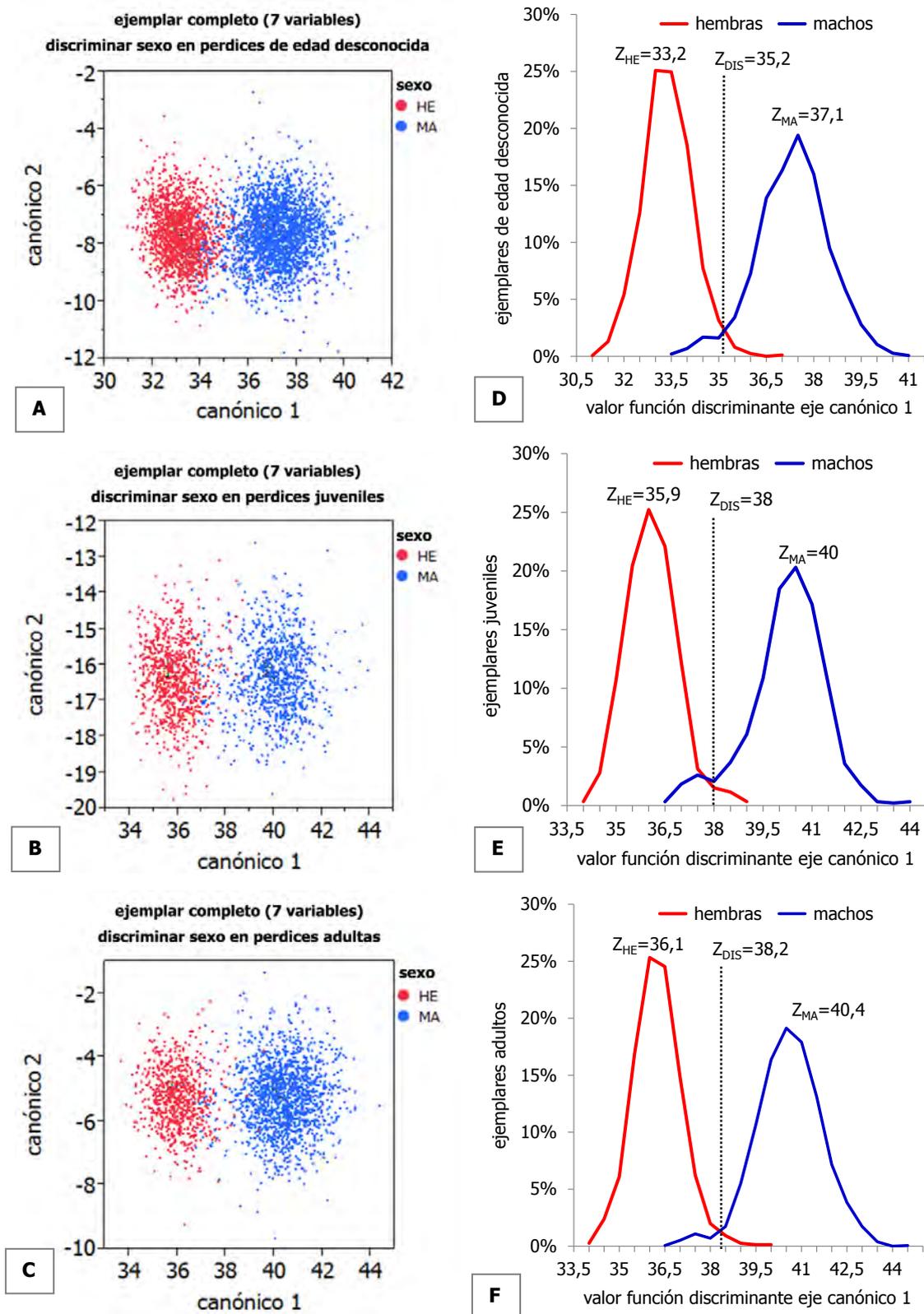
  

<b>discriminar el sexo en perdices juveniles</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>hembras</b>		<b>machos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
ejemplar (7)	920	98%	860	94%	1780	96%
ala y pata (5)	1013	97%	974	92%	1987	95%
ala (4)	1309	95%	1265	93%	2574	94%
<b>1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
espolones	2139	96%	2129	90%	4268	93%
peso	2602	93%	2635	90%	5237	91%
Ltot	1891	84%	1845	84%	3736	84%
Lala	2277	94%	2318	85%	4595	90%
LP10	2590	91%	2614	90%	5204	90%
LP9	2557	87%	2588	91%	5145	89%
LP8	1487	93%	1467	86%	2954	90%

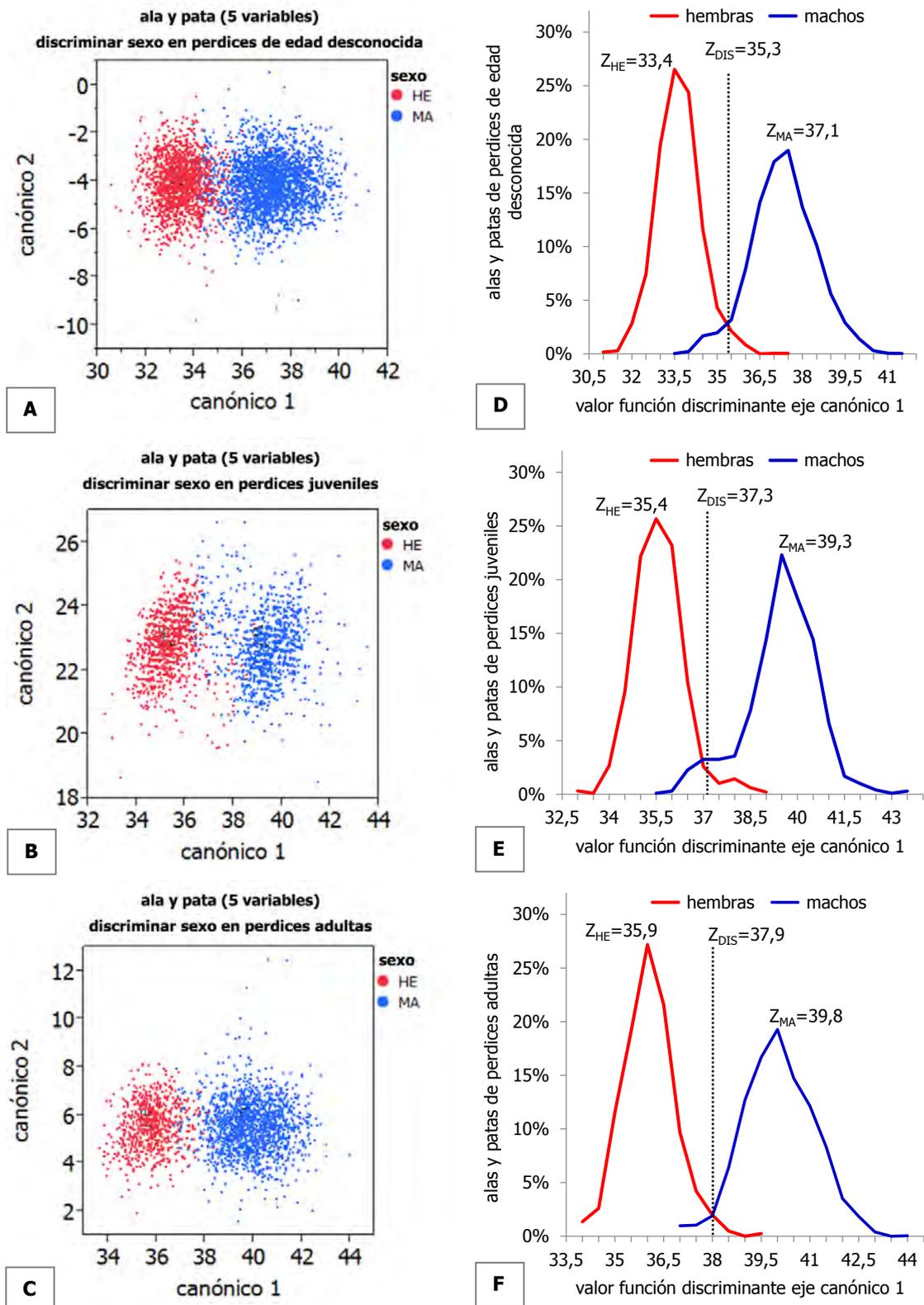
<b>discriminar el sexo en perdices adultas</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>hembras</b>		<b>machos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>MÁS DE 1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
ejemplar (7)	1563	99%	754	98%	2317	98%
ala y pata (5)	1738	98%	806	98%	2544	98%
ala (4)	1949	92%	891	97%	2840	95%
<b>1 VARIABLE BIOMÉTRICA</b>						
espolones	2502	93%	1698	96%	4200	95%
peso	2768	94%	1933	93%	4701	93%
Ltot	2245	82%	1548	91%	3793	87%
Lala	2415	90%	1708	95%	4123	93%
LP10	2343	81%	1103	95%	3446	90%
LP9	2655	83%	1658	95%	4313	91%
LP8	2731	91%	1908	94%	4639	92%

**Figura 9:** Valores obtenidos por las dos primeras variables canónicas en el análisis discriminante de los dos grupos de sexo utilizado en los ejemplares de edad desconocida (A), de los juveniles (B) y de los adultos (C). Distribuciones de frecuencias de los valores de la función discriminante en los ejemplares de edad desconocida (D), en los juveniles (E) y en los adultos (F). Para cada grupo se indica el valor medio de la función discriminante y el umbral de discriminación de la distribución ( $Z_{HE}$  y  $Z_{MA}$  y  $Z_{DIS}$ ).



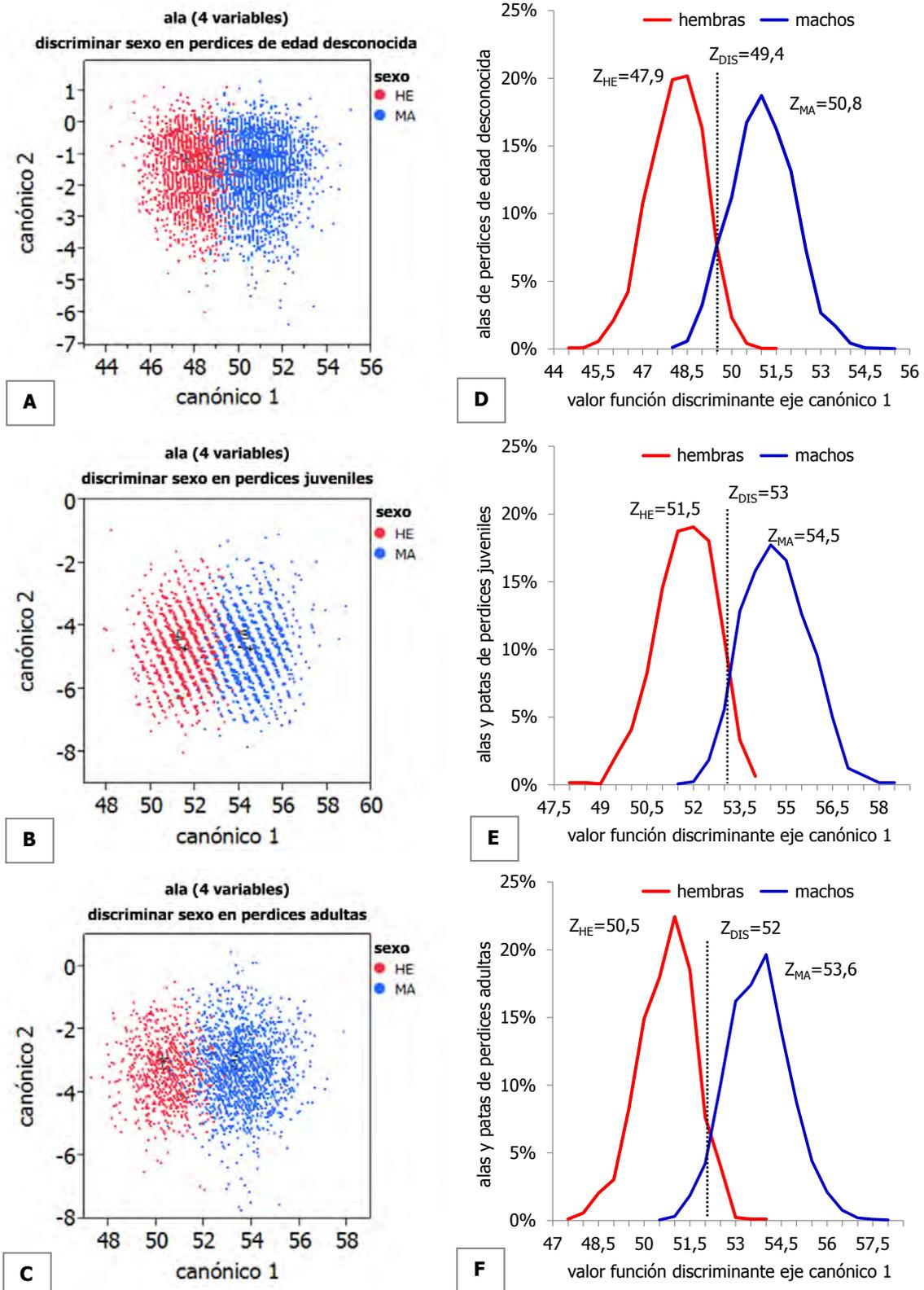
HE: hembra; MA: macho

**Figura 10:** Valores obtenidos por las dos primeras variables canónicas en el análisis discriminante de los dos grupos de sexo utilizado en las muestras de ala y pata de perdicés de edad desconocida (A), de los juveniles (B) y de los adultos (C). Distribuciones de frecuencias de los valores de la función discriminante en las alas y patas de perdicés de edad desconocida (D), juveniles (E) y adultos (F). Para cada grupo se indica el valor medio de la función discriminante y el umbral de discriminación de la distribución ( $Z_{HE}$  y  $Z_{MA}$  y  $Z_{DIS}$ ).



HE: hembra; MA: macho

**Figura 11:** Valores obtenidos por las dos primeras variables canónicas en el análisis discriminante de los dos grupos de sexo utilizado en las muestras biológicas de ala de perdices de edad desconocido (A), de los juveniles (B) y de los adultos (C). Distribuciones de frecuencias de los valores de la función discriminante en alas de perdices de edad desconocida (D), juveniles (E) y adultos (F). Para cada grupo se indica el valor medio de la función discriminante y el umbral de discriminación de la distribución ( $Z_{HE}$  y  $Z_{MA}$  y  $Z_{DIS}$ ).



**Tabla 9:** Valores promedio de las funciones discriminantes del primer eje canónico para machos y hembras, y umbrales de discriminación en los ejemplares y muestras biológicas de edad conocida y desconocida.

<b>modelo</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>	<b>umbral discriminación</b>
<b>EJEMPLAR</b>			
edad desconocida	33,18	37,13	35,16
juveniles	35,89	40,02	37,95
adultos	36,06	40,39	38,22
<b>ALA Y PATA</b>			
edad desconocida	33,45	37,13	35,29
juveniles	35,39	39,29	37,34
adultos	35,85	39,85	37,85
<b>ALA</b>			
edad desconocida	47,93	50,84	49,39
juveniles	51,53	54,48	53,01
adultos	50,54	53,55	52,05

**Tabla 10:** Tasas de acierto de los análisis discriminantes de los dos grupos de sexo en las adaptaciones de los tres modelos multivariantes originales, para perdices de edad desconocida con una o varias rémiges primarias en muda activa.

<b>discriminar el sexo en perdices de edad desconocida</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>hembras</b>		<b>machos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>EJEMPLAR CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	2294	98%	3164	95%	5458	96%
faltan LP8 y LP9	2398	98%	3264	94%	5662	96%
falta LP9	1702	98%	2566	95%	4268	96%
faltan LP9 y LP10	2224	99%	2861	95%	5085	96%
falta LP10	2034	99%	2758	96%	4792	97%
faltan LP8, LP9 y LP10	2938	98%	3570	94%	6508	95%
<b>PATA Y ALA CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	2630	97%	3576	94%	6206	95%
faltan LP8 y LP9	2752	97%	3691	93%	6443	95%
falta LP9	1882	97%	2845	95%	4727	96%
faltan LP9 y LP10	2501	97%	3184	94%	5685	96%
falta LP10	2285	97%	3070	95%	5355	96%
faltan LP8, LP9 y LP10	3401	97%	4044	92%	7445	94%
<b>ALA CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	3136	93%	4185	93%	7321	93%
faltan LP8 y LP9	3299	91%	4315	93%	7614	92%
falta LP9	2298	93%	3366	93%	5664	93%
faltan LP9 y LP10	2994	93%	3726	91%	6720	92%
falta LP10	2724	93%	3597	92%	6321	92%

**Tabla 11:** Tasas de acierto de los análisis discriminantes de los dos grupos de sexo en las adaptaciones de los tres modelos multivariantes originales, para perdices juveniles y adultas con una o varias rémiges primarias en muda activa.

<b>discriminar el sexo en perdices juveniles</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>hembras</b>		<b>machos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>EJEMPLAR CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	1534	97%	1582	94%	3116	96%
faltan LP8 y LP9	1576	97%	1618	94%	3194	96%
falta LP9	889	98%	943	94%	1832	96%
faltan LP9 y LP10	896	98%	950	94%	1846	96%
falta LP10	867	98%	927	94%	1794	96%
faltan LP8, LP9 y LP10	1593	97%	1631	93%	3224	95%
<b>PATA Y ALA CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	1816	97%	1814	92%	3630	94%
faltan LP8 y LP9	1865	97%	1855	92%	3720	94%
falta LP9	1007	97%	1037	92%	2044	95%
faltan LP9 y LP10	1015	97%	1045	92%	2060	95%
falta LP10	982	98%	1021	92%	2003	95%
faltan LP8, LP9 y LP10	1891	96%	1870	90%	3761	93%
<b>ALA CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	2236	94%	2211	92%	4447	93%
faltan LP8 y LP9	2290	94%	2259	92%	4549	93%
falta LP9	1303	95%	1339	93%	2642	94%
faltan LP9 y LP10	1312	95%	1347	92%	2659	93%
falta LP10	1274	95%	1317	92%	2591	94%
<b>discriminar el sexo en perdices adultas</b>						
<b>variable biométrica</b>	<b>hembras</b>		<b>machos</b>		<b>total</b>	
	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>	<b>N</b>	<b>aciertos</b>
<b>EJEMPLAR CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	760	98%	1582	98%	2342	98%
faltan LP8 y LP9	822	98%	1646	97%	2468	98%
falta LP9	813	98%	1623	97%	2436	98%
faltan LP9 y LP10	1328	99%	1911	97%	3239	98%
falta LP10	1167	99%	1831	97%	2998	98%
faltan LP8, LP9 y LP10	1345	99%	1939	97%	3284	98%
<b>PATA Y ALA CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	814	98%	1762	98%	2576	98%
faltan LP8 y LP9	887	98%	1836	97%	2723	97%
falta LP9	875	98%	1808	98%	2683	98%
faltan LP9 y LP10	1486	99%	2139	97%	3625	98%
falta LP10	1303	99%	2049	97%	3352	98%
faltan LP8, LP9 y LP10	1510	98%	2174	97%	3684	97%
<b>ALA CON UNA O VARIAS RÉMIGES PRIMARIAS EN MUDA ACTIVA</b>						
falta LP8	900	92%	1974	96%	2874	95%
faltan LP8 y LP9	1009	91%	2056	96%	3065	95%
falta LP9	995	92%	2027	97%	3022	95%
faltan LP9 y LP10	1682	93%	2379	96%	4061	95%
falta LP10	1450	93%	2280	96%	3730	95%

En todas las variables biométricas estudiadas, el análisis de varianza señala diferencias significativas entre los grupos de edad y sexo. Las pruebas *a posteriori* de Tukey-Kramer para la separación de medias, señalan cuatro grupos significativamente diferentes entre sí. En todas las variables, los valores de las hembras juveniles son inferiores a los de las hembras adultas, los de éstas son inferiores a los de los machos juveniles, y los de éstos son inferiores a los de los machos adultos (Tabla 12). Para cada variable biométrica se presentan los promedios, las desviaciones estándar y los rangos de cada uno de los grupos de edad y sexo (Figura 12).

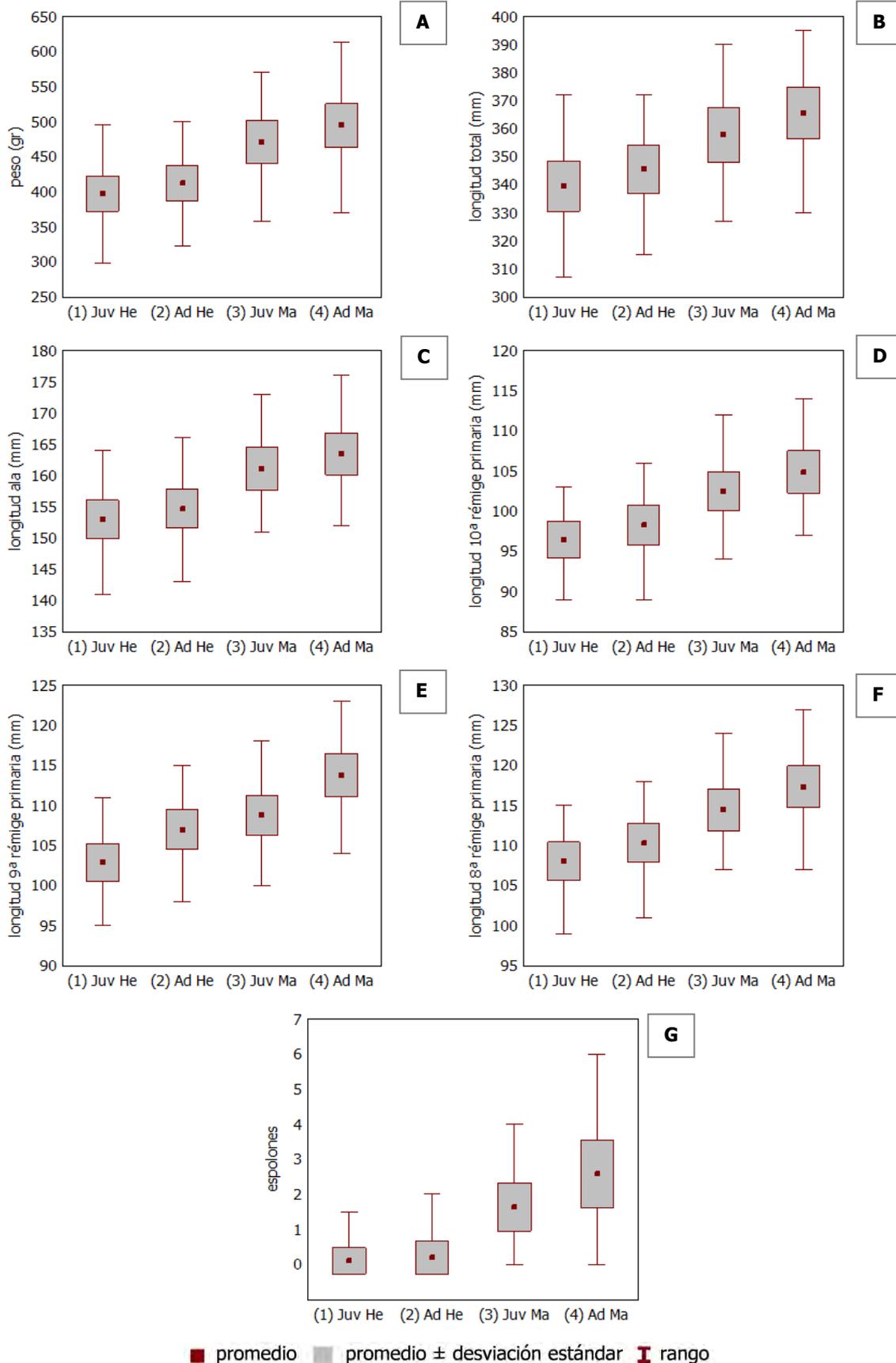
**Tabla 12:** Comparaciones y separaciones de medias de las variables biométricas entre los cuatro grupos de edad y sexo, estimadas por el análisis de varianza y la prueba de Tukey-kramer HSD.

variable biométrica	análisis de varianza				comparaciones de medias
	N	gl	F	prob>F	Tukey-Kramer HSD (alfa 0,05)
peso	9938	3	6828,26	<0,0001	
Ltot	7529	3	3248,71	<0,0001	
Lala	11539	3	7155,50	<0,0001	
LP10	11844	3	7725,50	<0,0001	Juv He < Ad He < Juv Ma < Ad Ma
LP9	13011	3	11651,75	<0,0001	
LP8	10696	3	7668,61	<0,0001	
espolones	8478	3	6564,50	<0,0001	

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

Con las pruebas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis y de Steel-Dwass se obtienen los mismos resultados que con las pruebas paramétricas. En todas las variables biométricas se detectan diferencias significativas entre los grupos, los cuatro se separan significativamente unos de otros. Para cada variable, los contrastes de las parejas se han ordenado de mayor a menor valor del estimador de Hodges-Lehman. En todas las variables biométricas estudiadas, los dos grupos que están más alejados entre sí son las hembras juveniles y los machos adultos. En el extremo contrario, los dos grupos que están más próximos son las hembras juveniles y las adultas, salvo en la variable LP9, en la que los dos grupos más próximos son las hembras adultas y los machos juveniles. El orden del resto de combinaciones entre parejas es el mismo en todas las variables: la separación entre hembras y machos adultos es mayor que la de hembras y machos juveniles, y ésta a su vez es mayor que la de hembras adultas y machos juveniles, que es superior a la de machos juveniles y adultos (Tabla 13). En las gráficas con las curvas de densidad de frecuencias de las variables biométricas, se puede apreciar el grado de separación entre los cuatro grupos de edad y sexo (Figura 13).

**Figura 12:** Gráficas de caja de las variables biométricas de los cuatro grupos de edad y sexo: peso (A), longitud total (B), longitud del ala (C), longitud de la 10ª, 9ª y 8ª rémige primaria (D, E y F), espolones (G).

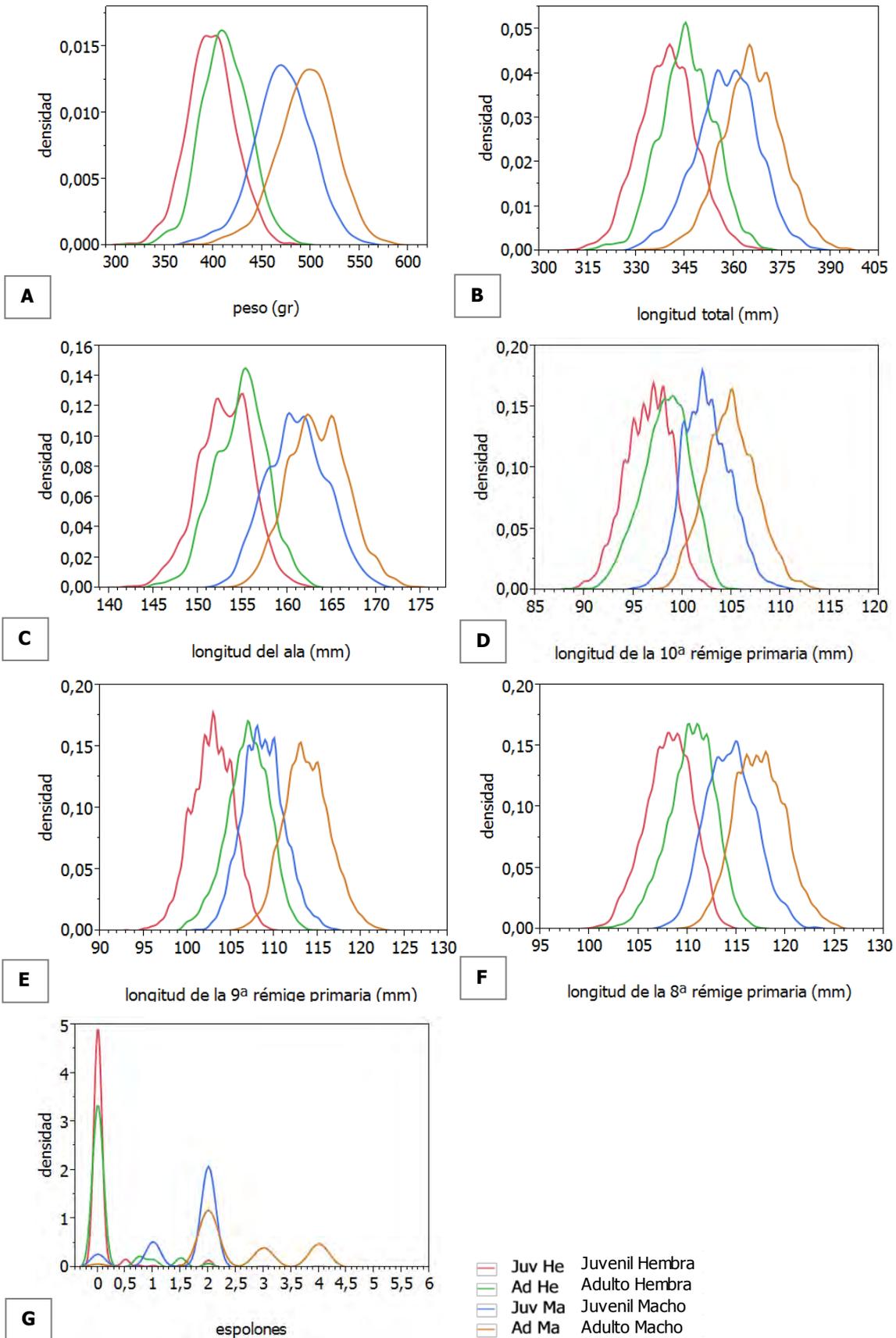


**Tabla 13:** Comparaciones y separaciones de medias de las variables biométricas entre los cuatro grupos de edad y sexo, estimadas por las pruebas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis y Steel-Dwass. Peso (A), longitud total (B), longitud del ala (C), longitud 10ª rémige primaria (D), longitud 9ª rémige primaria (E), longitud 8ª rémige primaria (F) y tamaño espolones (G).

<b>A prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>					<b>B prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>				
	<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>		<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>
	9938	3	6833,91	<0,0001		7529	3	4452,96	<0,0001
	<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>					<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>			
<b>peso</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>	<b>longitud total</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>
	Juv He<Ad Ma	62,00	<0,0001	98		Juv He<Ad Ma	52,45	<0,0001	26
	Ad He<Ad Ma	55,49	<0,0001	84		Ad He<Ad Ma	46,64	<0,0001	20
	Juv He<Juv Ma	58,24	<0,0001	74		Juv He<Juv Ma	44,02	<0,0001	18
	Ad He<Juv Ma	49,73	<0,0001	60		Ad He<Juv Ma	33,45	<0,0001	12
	Juv Ma<Ad Ma	27,71	<0,0001	24		Juv Ma<Ad Ma	24,48	<0,0001	8
	Juv He<Ad He	18,78	<0,0001	14		Juv He<Ad He	19,37	<0,0001	6
	<b>C prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>				<b>D prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>				
	<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>		<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>
	11539	3	7884,84	<0,0001		11844	3	8300,1171	<0,0001
	<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>					<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>			
<b>longitud del ala</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>	<b>longitud 10ª</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>
	Juv He<Ad Ma	67,42	<0,0001	10		Juv He<Ad Ma	70,67	<0,0001	8
	Ad He<Ad Ma	60,41	<0,0001	9		Ad He<Ad Ma	53,57	<0,0001	7
	Juv He<Juv Ma	62,59	<0,0001	8		Juv He<Juv Ma	68,03	<0,0001	6
	Ad He<Juv Ma	52,51	<0,0001	6		Ad He<Juv Ma	44,88	<0,0001	4
	Juv Ma<Ad Ma	25,67	<0,0001	2		Juv Ma<Ad Ma	36,41	<0,0001	2
	Juv He<Ad He	19,92	<0,0001	2		Juv He<Ad He	23,13	<0,0001	2
	<b>E prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>				<b>F prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>				
	<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>		<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>
	13011	3	9829,29	<0,0001		10696	3	7663,96	<0,0001
	<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>					<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>			
<b>longitud 9ª</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>	<b>longitud 8ª</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>
	Juv He<Ad Ma	73,61	<0,0001	11		Juv He<Ad Ma	63,17	<0,0001	9
	Ad He<Ad Ma	62,13	<0,0001	7		Ad He<Ad Ma	66,09	<0,0001	7
	Juv He<Juv Ma	66,80	<0,0001	6		Juv He<Juv Ma	52,81	<0,0001	6
	Juv Ma<Ad Ma	61,17	<0,0001	5		Ad He<Juv Ma	45,10	<0,0001	4
	Juv He<Ad He	49,80	<0,0001	4		Juv Ma<Ad Ma	36,88	<0,0001	3
	Ad He<Juv Ma	24,63	<0,0001	2		Juv He<Ad He	30,06	<0,0001	2
	<b>G prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis</b>								
	<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>p&gt;Chi2</b>					
	8478	3	6303,16	<0,0001					
	<b>comparaciones no paramétricas método Steel-Dwass (alfa 0,05)</b>								
<b>espolones</b>	<b>parejas</b>	<b>Z</b>	<b>valor p</b>	<b>H-L</b>					
	Juv He<Ad Ma	59,28	<0,0001	2					
	Ad He<Ad Ma	54,65	<0,0001	2					
	Juv He<Juv Ma	53,79	<0,0001	2					
	Ad He<Juv Ma	48,33	<0,0001	2					
	Juv Ma<Ad Ma	35,00	<0,0001	1					
	Juv He<Ad He	7,36	<0,0001	0					

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Figura 13:** Curvas de densidad de frecuencias de las variables biométricas de los cuatro grupos de edad y sexo: peso (A), longitud total (B), longitud del ala (C), longitud 10ª rémige primaria (D), longitud 9ª rémige primaria (E), longitud 8ª rémige primaria (F) y tamaño espolones (G).



## La asociación entre las variables biométricas

Todas las parejas de variables biométricas analizadas están correlacionadas significativamente. Los diagramas de dispersión señalan una asociación directamente proporcional. Las asociaciones se observan tanto en los promedios anuales de los cuatro grupos de edad y sexo, como en las observaciones individuales de las perdicés, aunque en éstas últimas los grados de asociación son menores (Tabla 14 y Tabla 15).

El análisis múltiple de correlación elaborado a partir de los promedios anuales de las variables, señala que del total de parejas de variables contrastadas, seis de ellas presentan un coeficiente de correlación superior a 0,975, otras diez tienen un índice comprendido entre 0,95-0,975 y las cinco restantes presentan un índice inferior a 0,95. El valor máximo obtenido es 0,99 para la pareja LP10-LP8, y el valor mínimo es 0,91, que corresponde a la pareja Ltot-espolones. Las variables biométricas que presentan los coeficientes de correlación más altos con el mayor número de variables son LP10 y LP8, les siguen el peso y Lala, y después espolones y Ltot. LP9 es la variable con los coeficientes de correlación más bajos (Tabla 14 y Figura 14).

El análisis múltiple de correlación elaborado a partir de las observaciones individuales de las perdicés, indica que del total de parejas de contrastadas, cuatro tienen un índice correlación superior al 0,85, otras tres parejas presentan un índice comprendido entre 0,75-0,85 y las 14 restantes lo tiene inferior a 0,75. El valor máximo obtenido es 0,94 para la pareja LP9-LP8 y el valor mínimo es 0,67 para la pareja Ltot-espolones. La variable que presenta los mayores coeficientes de correlación en más ocasiones es LP8, le siguen las otras dos longitudes de pluma (LP10 y LP9) y del ala (Lala). Después se sitúa el peso, y finalmente espolones y Ltot (Tabla 15 y Figura 15).

**Tabla 14:** Matriz de correlaciones elaborada a partir de los promedios anuales de cada grupo de edad y sexo. En la parte inferior de la diagonal se indican los coeficientes de correlación y en la superior el tamaño de muestra.

matriz de correlaciones a partir de los promedios anuales							
	peso	Ltot	Lala	LP10	LP9	LP8	espolones
peso	.	53	56	56	56	56	53
Ltot	0,95*	.	53	53	53	53	53
Lala	0,98*	0,95*	.	56	56	56	53
LP10	0,98*	0,96*	0,98*	.	56	56	53
LP9	0,92*	0,93*	0,92*	0,95*	.	56	53
LP8	0,97*	0,96*	0,98*	0,99*	0,97*	.	53
espolones	0,98*	0,93*	0,97*	0,97*	0,91*	0,96*	.

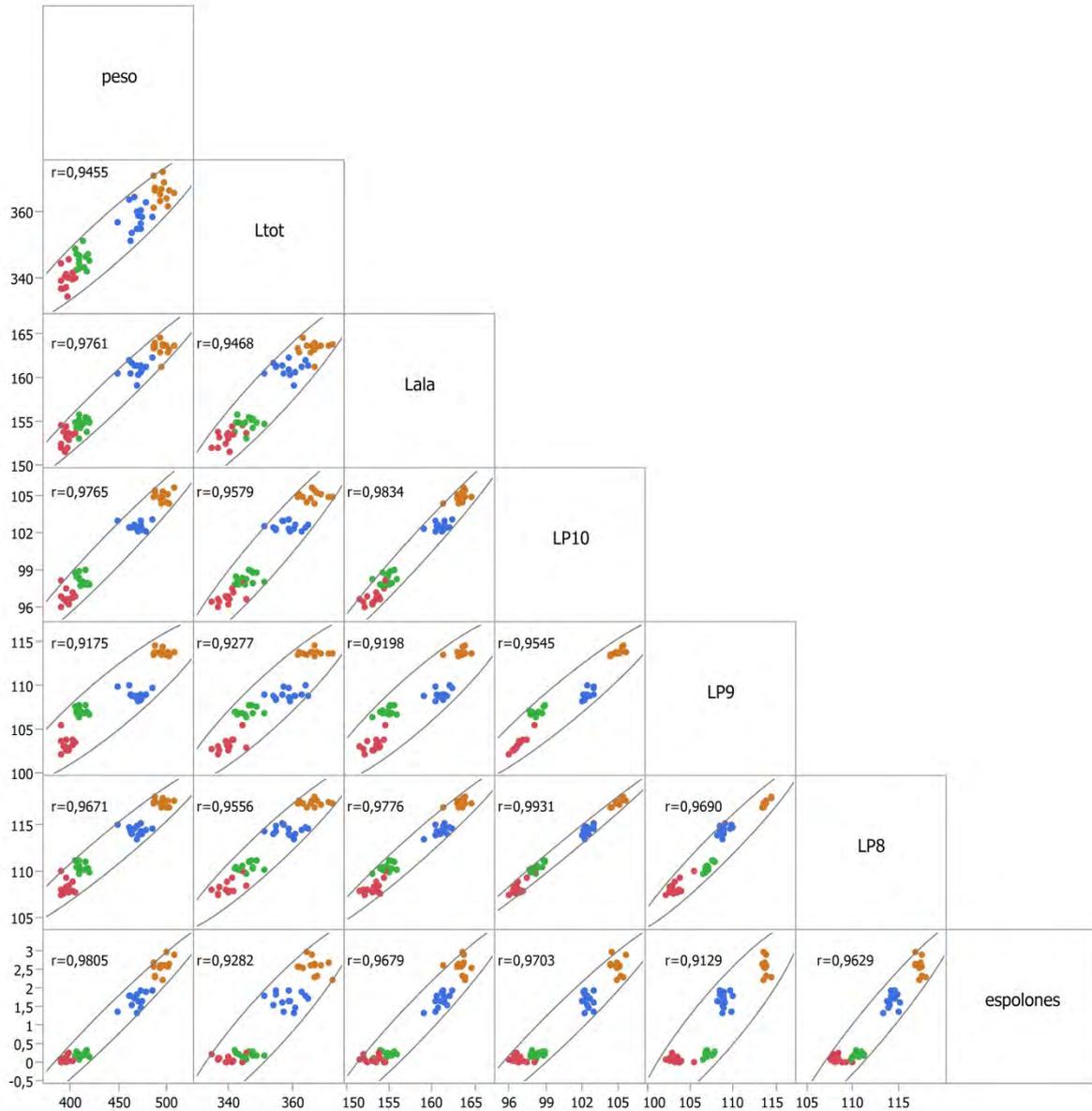
**Nota:** \* señala  $p < 0,0001$

**Tabla 15:** Matriz de correlaciones elaborada a partir de las variables de las observaciones individuales de las perdicés. En la parte inferior de la diagonal se indican los coeficientes de correlación y en la superior el tamaño de muestra.

matriz de correlaciones a partir de las observaciones individuales							
	peso	Ltot	Lala	LP10	LP9	LP8	espolones
peso	.	7491	8681	8613	9421	7560	8432
Ltot	0,78*	.	6658	6502	7142	5838	7346
Lala	0,77*	0,72*	.	9984	10879	8979	7453
LP10	0,73*	0,70*	0,84*	.	11334	8849	7278
LP9	0,72*	0,71*	0,83*	0,92*	.	10009	8042
LP8	0,73*	0,72*	0,88*	0,91*	0,94*	.	6348
espolones	0,75*	0,67*	0,70*	0,68*	0,68*	0,69*	.

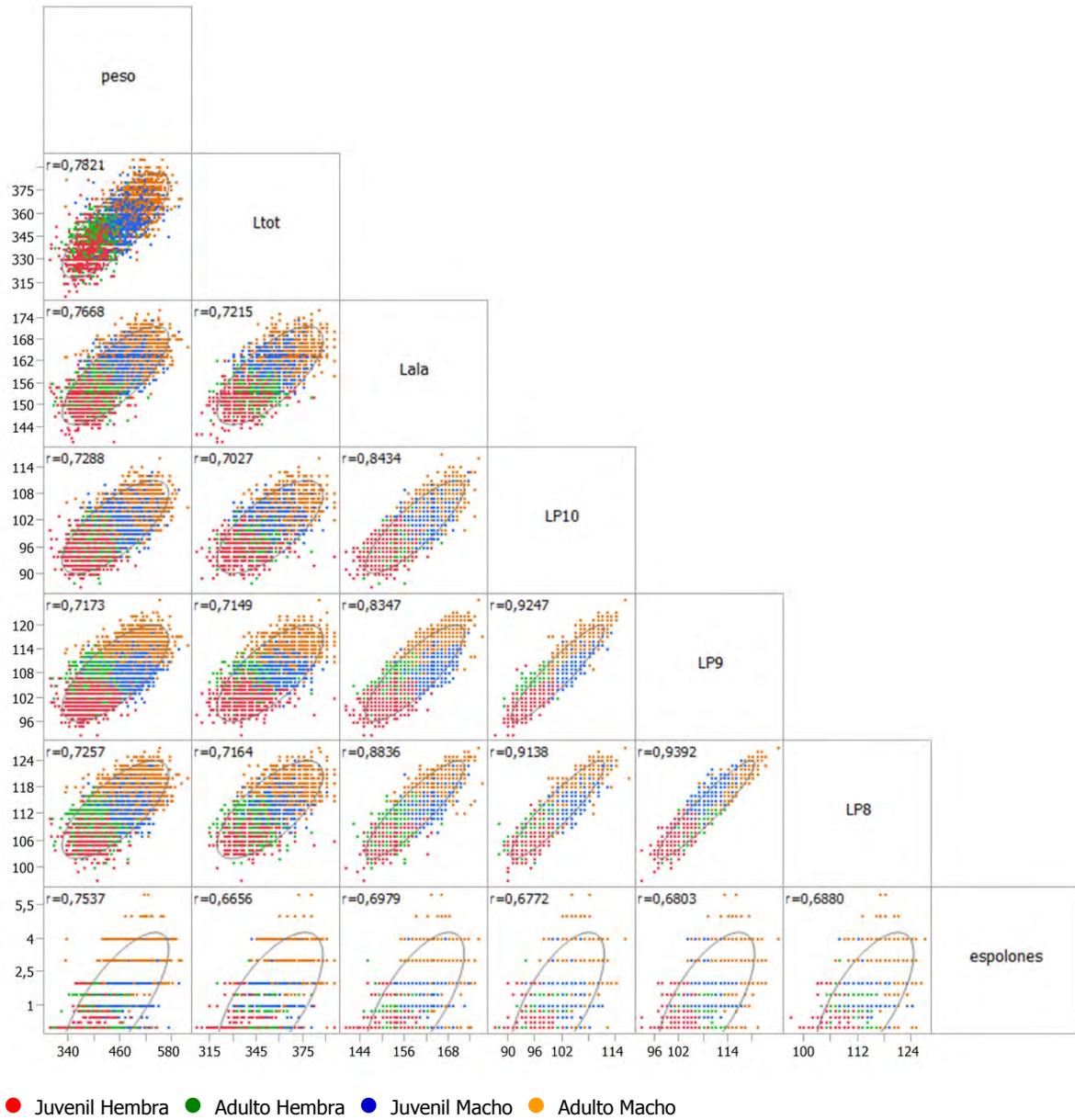
**Nota:** \* señala  $p < 0,0001$

**Figura 14:** Diagrama de dispersión matricial con las elipses de densidad del 95% y los coeficientes de correlación entre cada par de variables obtenidas a partir de los promedios anuales de los cuatro grupos de edad y sexo.



● Juvenil Hembra ● Adulto Hembra ● Juvenil Macho ● Adulto Macho

**Figura 15:** Diagrama de dispersión matricial con las elipses de densidad del 95% y los coeficientes de correlación entre cada par de variables obtenidas a partir de las observaciones individuales de las perdicés.



Los modelos completos de regresión múltiple estándar, elaborados a partir de los promedios anuales de las variables biométricas de los cuatro grupos de edad y sexo, presentan elevados coeficientes de determinación, todos ellos significativos. A excepción de Ltot, con un índice de 0,92, en el resto de variables biométricas los coeficientes de determinación superan el 0,95 y en el caso de LP10 y LP8 incluso se obtienen valores superiores a 0,99. Al utilizar un modelo de regresión múltiple de introducción progresiva de las variables, se obtienen coeficientes de determinación prácticamente idénticos a los proporcionados por el modelo completo, pero a partir de un número menor de variables. La variable dependiente Lala introduce cuatro variables independientes en el modelo reducido, las variables peso, LP10 y LP8 incorporan tres variables; en el caso de LP9 y espolones se escogen dos variables, y finalmente Ltot selecciona una única variable independiente (Tabla 16).

En las regresiones simples, la mayoría de las variables biométricas presentan los coeficientes de determinación más altos cuando emparejan con aquellas variables que habían sido seleccionadas por el modelo reducido de regresión múltiple de introducción progresiva. No obstante, hay algunas excepciones, en las que las variables biométricas independientes son determinantes cuando están combinadas con otras, pero dejan de serlo (o lo son menos) cuando están solas y viceversa. Por ejemplo, Ltot es determinante sobre el peso cuando se selecciona conjuntamente con Lala y espolones. Sin embargo, cuando es la única variable independiente, presenta uno de los coeficientes de determinación más bajos de todas las parejas en las que está presente el peso. Lo mismo sucede con el efecto de Lala sobre LP9 y viceversa. En seis de las parejas contrastadas se obtienen coeficientes de determinación iguales o superiores a 0,95. Las variables peso, Lala y LP10 están presentes en todas las parejas, ya sea combinadas entre sí, o combinadas con otras variables, concretamente con LP8 en el caso de Lala y LP10 y con espolones en el caso del peso (Tabla 17 y Figura 16).

**Tabla 16:** Modelo completo y modelo reducido (introducción progresiva) de regresión múltiple que estima el efecto de un conjunto de variables biométricas sobre la variable biométrica dependiente. Modelos elaborados a partir de los promedios anuales de las variables de los cuatro grupos de edad y sexo.

variable depend.	modelo completo					modelo reducido de introducción progresiva					var. seleccionadas
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	p	N	gl	R <sup>2</sup>	F	p	
peso	53	6	0,98	303,17	<0,0001	53	3	0,97	615,3	<0,0001	espolones-Ltot-Lala
Ltot	53	6	0,92	93,19	<0,0001	53	1	0,92	554,57	<0,0001	LP10
Lala	53	6	0,98	317,83	<0,0001	56	4	0,98	559,85	<0,0001	peso-LP10-LP9-LP8
LP10	53	6	0,99	847,31	<0,0001	56	3	0,99	1936,82	<0,0001	peso-Lala-LP8
LP9	53	6	0,96	162,95	<0,0001	56	2	0,96	573,08	<0,0001	Lala-LP8
LP8	53	6	0,99	933,34	<0,0001	56	3	0,99	2233,67	<0,0001	Lala-LP10-LP9
espolones	53	6	0,97	216,88	<0,0001	53	2	0,96	677,21	<0,0001	peso-LP10

**Tabla 17:** Matriz de regresiones simples de cada pareja de variables, contrastadas a partir de los promedios anuales de cada grupo de edad y sexo. En la parte inferior de la diagonal se indican los coeficientes de determinación y en la superior el tamaño de muestra (N=53; N=56).

regresiones simples a partir de los promedios anuales							
	peso	Ltot	Lala	LP10	LP9	LP8	espolones
peso	.	53	56	56	56	56	53
Ltot	0,89*	.	53	53	53	53	53
Lala	0,95*	0,89*	.	56	56	56	53
LP10	0,95*	0,92*	0,97*	.	56	56	53
LP9	0,84*	0,86*	0,85*	0,91*	.	56	53
LP8	0,94*	0,91*	0,96*	0,99*	0,94*	.	53
espolones	0,96*	0,86*	0,93*	0,94*	0,83*	0,93*	.

**Nota:** \* señala p<0,0001

En los modelos completos de regresión múltiple estándar, elaborados a partir de las observaciones individuales de las perdices, los coeficientes de determinación obtenidos oscilan entre 0,62 (espolones) y 0,92 (LP8), resultando todos ellos altamente significativos. Al utilizar los modelos reducidos de introducción progresiva de variables, los valores de los índices se mantienen o incluso aumentan ligeramente. Las variables dependientes Lala y LP8 no excluyen ninguna variable independiente de sus modelos, LP10 incorpora cuatro variables independientes al modelo reducido, y el resto de variables dependientes, seleccionan cinco variables independientes en sus modelos (Tabla 18).

En las regresiones simples, las parejas con los coeficientes de determinación más bajos, corresponden básicamente a aquellas que incluyen a una de las variables independientes que no había sido seleccionada por el modelo reducido de regresión múltiple de introducción progresiva. Aunque hay variables, como la del tamaño de los espolones que pese a estar presente en casi todos los modelos reducidos, cuando está sola como variable independiente, obtiene los coeficientes de determinación más bajos de todas las parejas de variables. En el otro extremo, los coeficientes de determinación más altos, como era de suponer, corresponden a las tres parejas en las que intervienen las longitudes de las tres rémiges; seguidos de las tres parejas en las que interviene la longitud del ala y la longitud de cualquiera de las tres plumas (Tabla 19 y Figura 17).

**Tabla 18:** Modelo completo y reducido (introducción progresiva) de regresión múltiple que estima el efecto de un conjunto de variables biométricas sobre la variable biométrica dependiente. Modelos elaborados a partir de las variables de las observaciones individuales de las perdices.

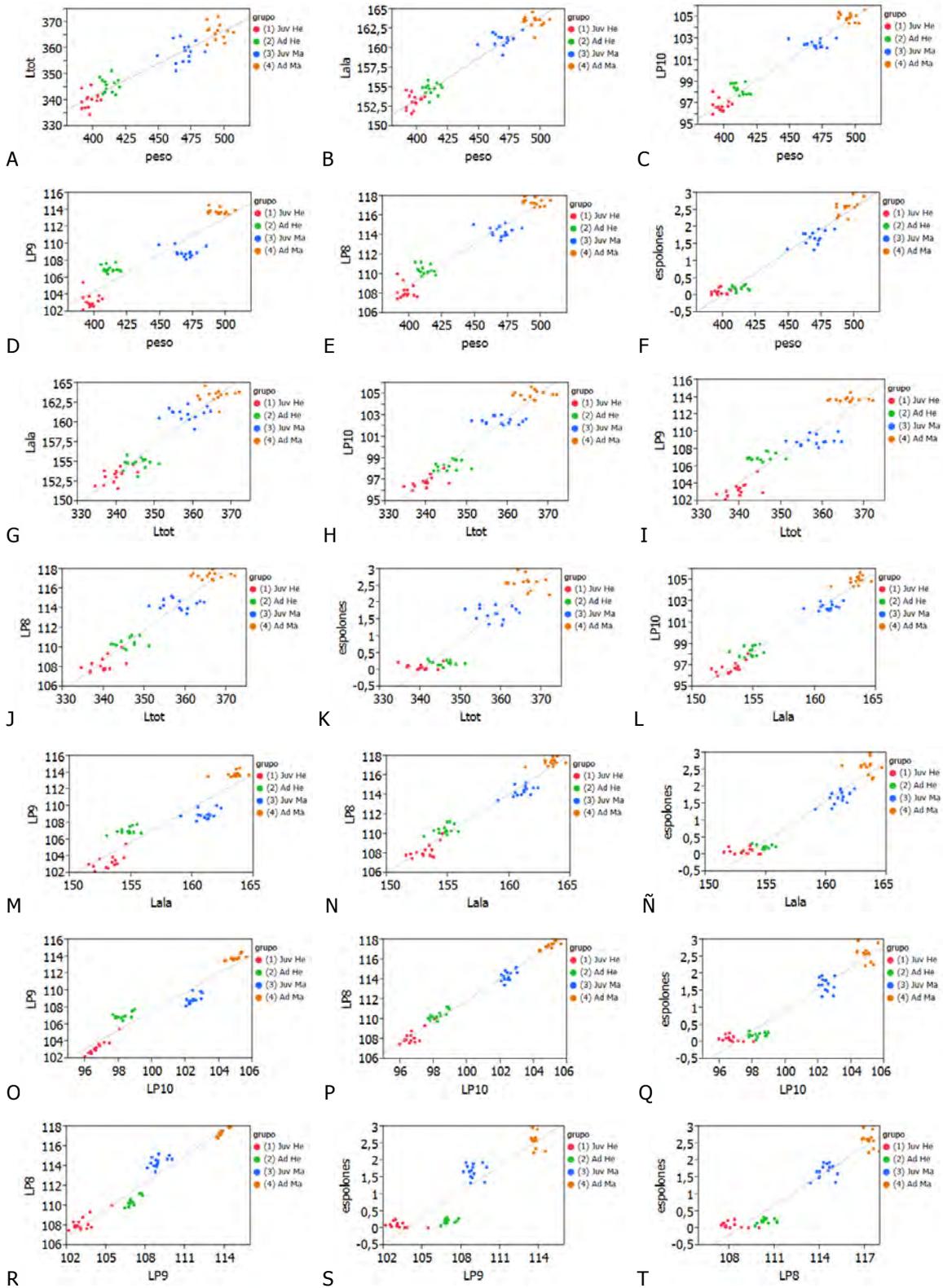
variable depend.	modelo completo					modelo reducido de introducción progresiva					
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	p	N	gl	R <sup>2</sup>	F	p	var. no selecc.
peso	4099	6	0,74	1981,7	<0,0001	4270	5	0,75	2496,14	<0,0001	LP9
Ltot	4099	6	0,67	1412,86	<0,0001	4794	5	0,67	1952,03	<0,0001	LP10
Lala	4099	6	0,82	3107,28	<0,0001	4099	6	0,82	3107,28	<0,0001	ninguna
LP10	4099	6	0,87	4663,63	<0,0001	5384	4	0,88	9564,86	<0,0001	espol - Ltot
LP9	4099	6	0,91	7183,41	<0,0001	4129	5	0,91	8663,7	<0,0001	peso
LP8	4099	6	0,92	8005,38	<0,0001	4099	6	0,92	8005,38	<0,0001	ninguna
espolones	4099	6	0,62	1097,91	<0,0001	4794	5	0,62	1532,98	<0,0001	LP10

**Tabla 19:** Matriz de regresiones simples de cada pareja de variables, contrastadas a partir de las observaciones individuales de las perdices. En la parte inferior de la diagonal se indican los coeficientes de determinación y en la superior el tamaño de muestra.

regresiones simples a partir de las observaciones individuales							
	peso	Ltot	Lala	LP10	LP9	LP8	espolones
peso	.	7491	8681	8613	9421	7560	8432
Ltot	0,61*	.	6658	6502	7142	5838	7346
Lala	0,59*	0,52*	.	9984	10879	8979	7453
LP10	0,53*	0,49*	0,71*	.	11334	8849	7278
LP9	0,51*	0,51*	0,70*	0,86*	.	10009	8042
LP8	0,53*	0,51*	0,78*	0,84*	0,88*	.	6384
espolones	0,57*	0,44*	0,49*	0,46*	0,46*	0,47*	.

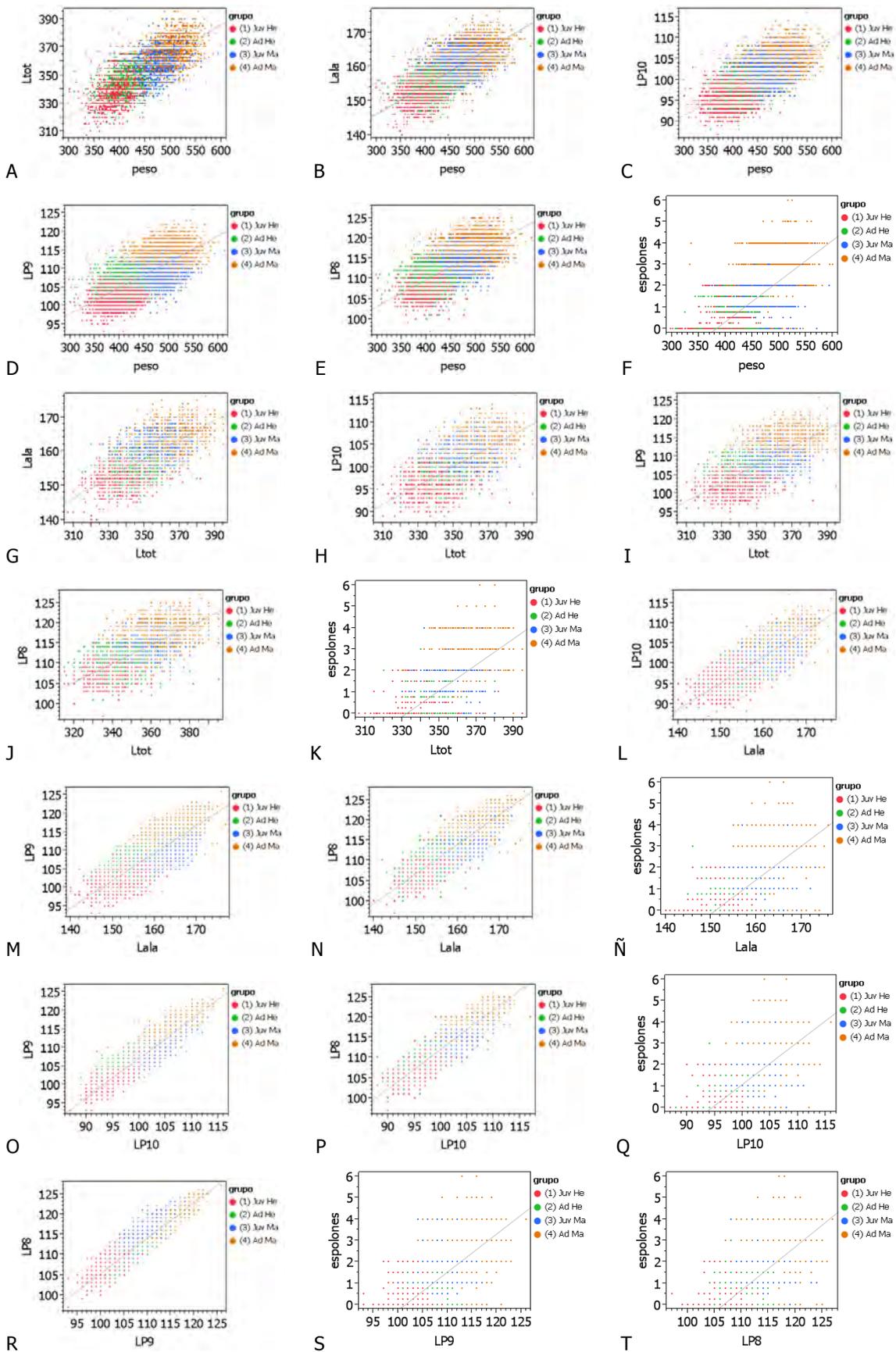
**Nota:** \* señala  $p < 0,0001$

**Figura 16:** Gráficas de dispersión con las líneas de regresión de cada pareja de variables contrastadas a partir de los promedios anuales de los cuatro grupos de edad y sexo (valores en Tabla 17).



**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho

**Figura 17:** Gráficas de dispersión con las líneas de regresión de cada pareja de variables contrastadas a partir de las observaciones individuales de las perdices (valores en Tabla 19).



**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho

## La variabilidad interanual de las variables biométricas

Los promedios de las variables biométricas oscilan anualmente, aumentando o disminuyendo según los años. Las diferencias anuales resultan significativas en las siete variables analizadas para cada uno de los grupos de edad y sexo (Tabla 20).

**Tabla 20:** Comparaciones de medias de las variables biométricas entre los 14 años de estudio en los cuatro grupos de edad y sexo, estimadas por el análisis de varianza y por la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

variable biométrica	grupo	N	gl	análisis de varianza		Wilcoxon/Kruskal-Wallis	
				F	prob>F	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
peso	Juv He	2635	13	5,11	<0,0001	63,74	<0,0001
	Juv Ma	2602	13	7,92	<0,0001	97,43	<0,0001
	Ad He	1933	13	5,12	<0,0001	61,21	<0,0001
	Ad Ma	2768	13	5,96	<0,0001	77,28	<0,0001
Ltot	Juv He	1844	12	18,26	<0,0001	193,74	<0,0001
	Juv Ma	1891	13	24,23	<0,0001	258,80	<0,0001
	Ad He	1548	12	13,98	<0,0001	138,31	<0,0001
	Ad Ma	2244	12	22,79	<0,0001	223,05	<0,0001
Lala	Juv He	2986	13	13,29	<0,0001	147,08	<0,0001
	Juv Ma	3025	13	9,76	<0,0001	127,28	<0,0001
	Ad He	2244	13	9,02	<0,0001	111,38	<0,0001
	Ad Ma	3284	13	11,62	<0,0001	143,55	<0,0001
LP10	Juv He	3487	13	4,49	<0,0001	52,79	<0,0001
	Juv Ma	3501	13	3,98	<0,0001	46,54	<0,0001
	Ad He	1566	13	3,63	<0,0001	46,63	<0,0001
	Ad Ma	3290	13	4,36	<0,0001	51,18	<0,0001
LP9	Juv He	3456	13	9,77	<0,0001	110,70	<0,0001
	Juv Ma	3459	13	8,03	<0,0001	90,51	<0,0001
	Ad He	2312	13	3,57	<0,0001	47,91	<0,0001
	Ad Ma	3785	13	3,48	<0,0001	45,83	<0,0001
LP8	Juv He	2042	13	4,97	<0,0001	55,90	<0,0001
	Juv Ma	2117	13	5,19	<0,0001	64,29	<0,0001
	Ad He	2647	13	5,35	<0,0001	71,33	<0,0001
	Ad Ma	3890	13	4,52	<0,0001	55,44	<0,0001
espolones	Juv He	2132	13	5,77	<0,0001	49,99	<0,0001
	Juv Ma	2142	13	12,25	<0,0001	239,36	<0,0001
	Ad He	1705	13	2,77	0,001	27,50	0,0066
	Ad Ma	2505	13	5,93	<0,0001	65,68	<0,0001

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

Los resultados proporcionados por los análisis de medias (ANOM) y los análisis de medias con rasgos transformados (ANOM-TR) coinciden en el 96% de los casos. El 69% de las discrepancias observadas corresponden a promedios anuales cercanos al límite superior de decisión, que ANOM considera que no presentan diferencias significativas respecto al promedio conjunto, pero ANOM-TR considera que sí las presentan. El 31% restante corresponden a la situación inversa. Para la interpretación de los resultados, se ha optado por la versión más conservadora, en este caso ANOM.

Considerando el conjunto de las siete variables biométricas, los machos juveniles son los que presentan variaciones interanuales con mayor frecuencia y las hembras adultas las que lo hacen en menos ocasiones. Los machos adultos y las hembras juveniles se encuentran en posiciones intermedias y

bastante similares. En cualquier caso, en ninguno de los cuatro grupos, la proporción de promedios anuales significativamente diferentes al promedio general, alcanza a representar un tercio del total de los promedios anuales: 31% en machos juveniles, 24% en machos adultos, 23% en hembras juveniles y 21% en hembras adultas.

Al evaluar individualmente las variables de cada grupo, se aprecia que en las hembras juveniles, la mayor frecuencia de variabilidad interanual se observa en Lala y la menor en LP10. En las hembras adultas, Ltot es la que presenta más promedios anuales diferentes al promedio conjunto, y LP10 la que menos. En los machos juveniles, el mayor número de oscilaciones interanuales se detecta en las variables Ltot, Lala y espolones, y el menor en LP10. En los machos adultos, el peso y Ltot son las variables que presentan el mayor número de promedios anuales diferentes y LP9 el menor (Figura 18 a Figura 24).

Examinando globalmente los cuatro grupos de edad y sexo, se observa que en las siete variables biométricas, el número de promedios anuales superiores o inferiores al promedio conjunto oscila entre un mínimo de 8 un máximo de 20. Esto representa el 14% en LP10, el 21% en LP8, el 23% en LP9, el 24% en espolones, el 25% en peso, el 30% en Lala y el 36% en Ltot. En las variables Ltot y Lala, la mayoría de las variaciones de un mismo año afectan a los cuatro grupos de edad y sexo por igual (Figura 19 y Figura 20). Sin embargo, en el resto de variables no se ha observado el mismo patrón. En el peso se detecta variabilidad interanual con más frecuencia en los machos que en las hembras; y en cada sexo, más en los adultos que en los juveniles (Figura 18). En LP10 y LP8 el número de promedios anuales diferentes al promedio conjunto es más elevado en machos que en hembras e idéntico en las dos edades (Figura 21 y Figura 23). En LP9, la frecuencia de la variabilidad interanual es mayor en los juveniles que en los adultos, y similar en los dos sexos (Figura 22). En el tamaño de los espolones, la variabilidad de los machos es más frecuente que la de las hembras; y en los dos sexos, la de los juveniles supera a la de los adultos (Figura 24).

En ninguna de las variables biométricas de los cuatro grupos, se observa que haya más de dos años consecutivos que presenten promedios inferiores o promedios superiores al promedio conjunto. De hecho, lo más habitual es que después promedios anuales diferentes al promedio conjunto, aparezcan promedios que no presentan diferencias. A un promedio anual inferior al promedio conjunto, le sucede un promedio anual no diferente en el 78% de los casos, otro promedio inferior en el 12% de las ocasiones, y un promedio superior en el 10% restante. A un promedio anual superior al promedio general, le sigue otro superior en el 13% de los casos, uno inferior en el 19% y uno sin diferencias en el 68% restante.

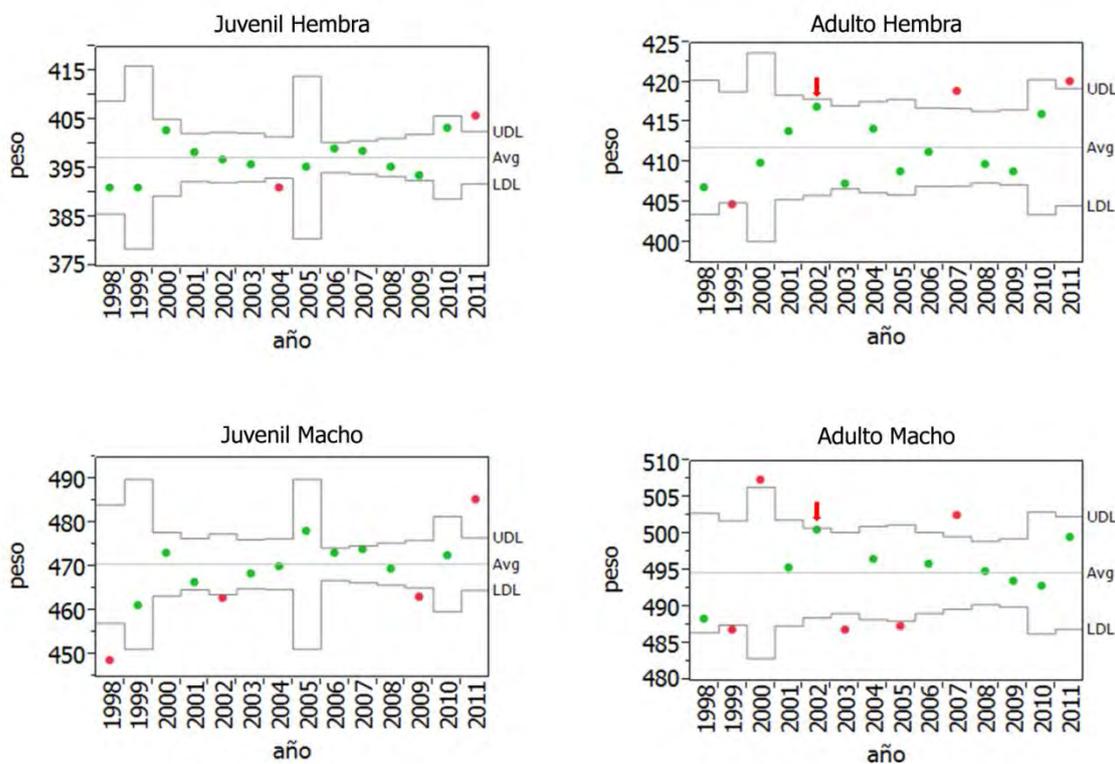
Cuantitativamente, los promedios anuales diferentes al promedio conjunto no se alejan demasiado de éste. En el peso, las diferencias máximas obtenidas son del 2%-2,1% en las hembras adultas y juveniles, del 2,6% en los machos adultos y del 4,6% en los machos juveniles. La variación máxima observada en la longitud total de los cuatro grupos oscila entre 1,6%-1,9%, y la de la longitud del ala entre 1-1,3%. En la décima rémige primaria las hembras juveniles presentan diferencias máximas del 1,7%, mientras que en los otros tres grupos son del 0,6%-0,7%. En las otras dos rémiges, las hembras juveniles también presentan la variación más alta, con valores de 2,5% en LP9 y de 1,8% en LP8, frente a los rangos de 0,7%-1,1% y 0,5%-0,9% de los otros tres grupos. El tamaño de los espolones es el que presenta una variabilidad más grande y más diferente entre los dos sexos, mientras en los machos juveniles y adultos es del 3,3%-3,7%, en las hembras la diferencia máxima alcanza el 11% en las adultas y el 67% en las juveniles.

**Figura 18:** Años con promedios del peso significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 años de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	años de estudio														nº de años con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He							■						■		1	1
Ad He		■								■			■		1	2
Juv Ma	■				■							■	■		3	1
Ad Ma		■	■			■		■		■					3	2

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.



**UDL:** límite superior de decisión; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** límite inferior de decisión.

Los promedios anuales que están dentro de los límites se marcan en verde y los que están fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los límites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los límites cuando no las detecta.

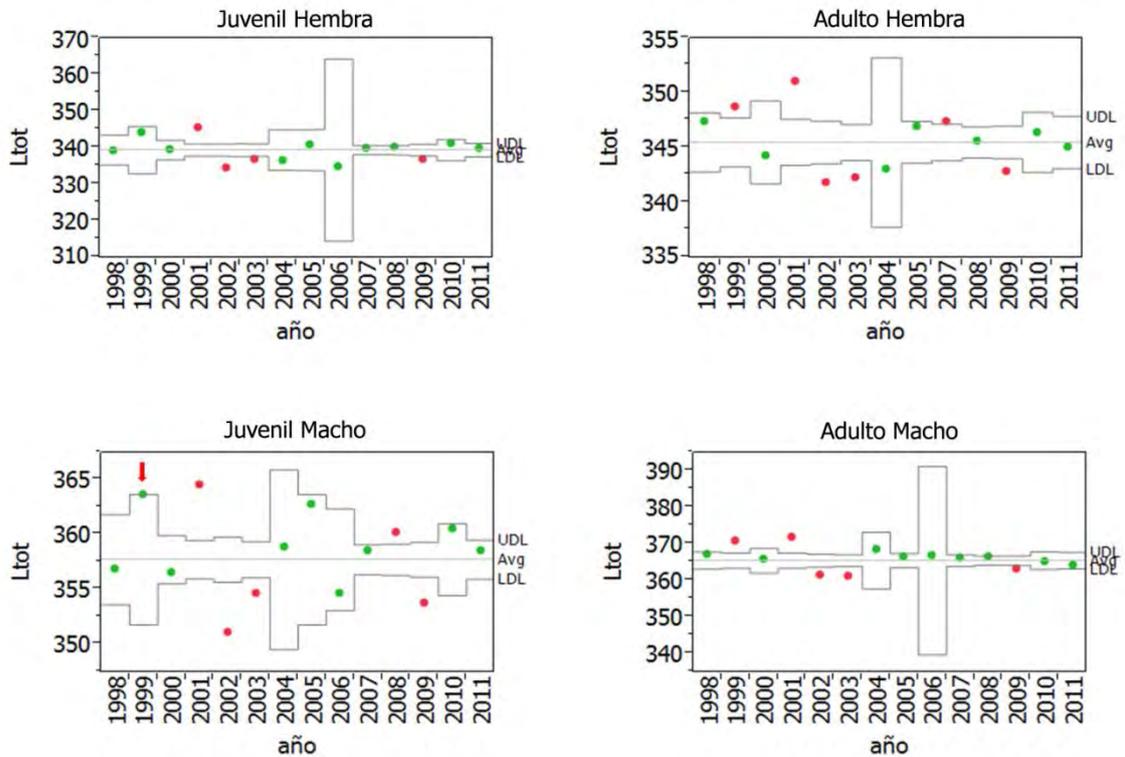
**Figura 19:** Años con promedios de la longitud total significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 años de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	años de estudio														nº de años con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He				■	■	■						■			3	1
Ad He		■		■	■	■			*	■		■			3	3
Juv Ma				■	■	■					■	■			3	2
Ad Ma	■			■	■	■						■			3	2

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.

\* En las hembras adultas no se dispone del promedio anual del 2006.



**UDL:** límite superior de decisión; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** límite inferior de decisión.

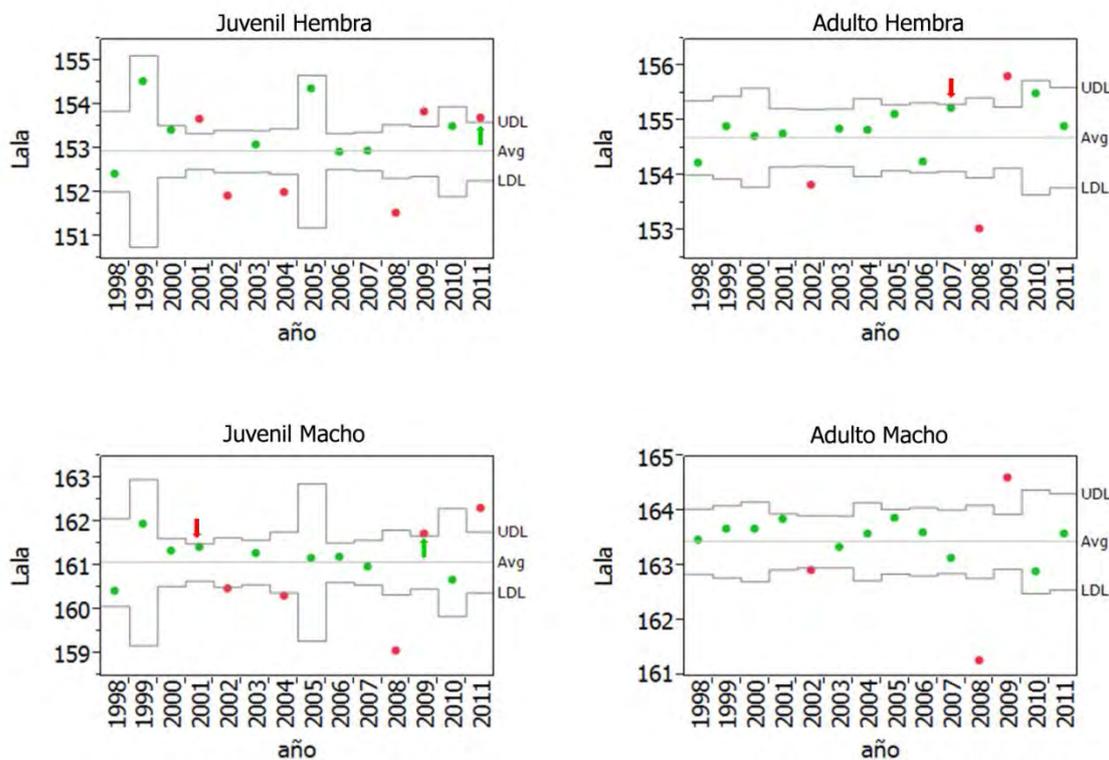
Los promedios anuales que están dentro de los límites se marcan en verde y los que están fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los límites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los límites cuando no las detecta.

**Figura 20:** Años con promedios de la longitud del ala (Lala) significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 años de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	años de estudio														nº de años con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He				■	■		■				■	■		■	3	3
Ad He					■						■	■			2	1
Juv Ma					■		■				■	■		■	3	2
Ad Ma					■						■	■			2	1

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.



**UDL:** límite superior de decisión; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** límite inferior de decisión.

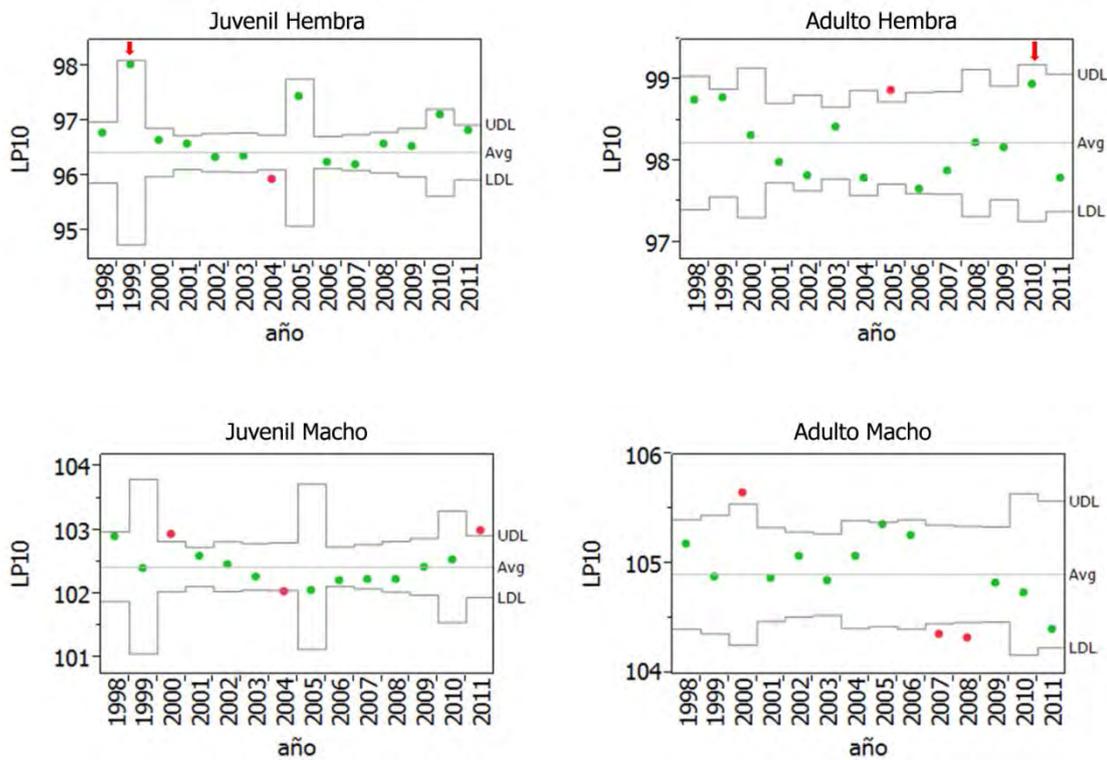
Los promedios anuales que están dentro de los límites se marcan en verde y los que están fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los límites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los límites cuando no las detecta.

**Figura 21:** Años con promedios de la longitud de la décima rémige primaria (LP10) significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 años de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	años de estudio														nº de años con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He							■								1	0
Ad He								■	■						0	1
Juv Ma			■	■			■						■		1	2
Ad Ma			■	■						■	■				2	1

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.



**UDL:** límite superior de decisión; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** límite inferior de decisión.

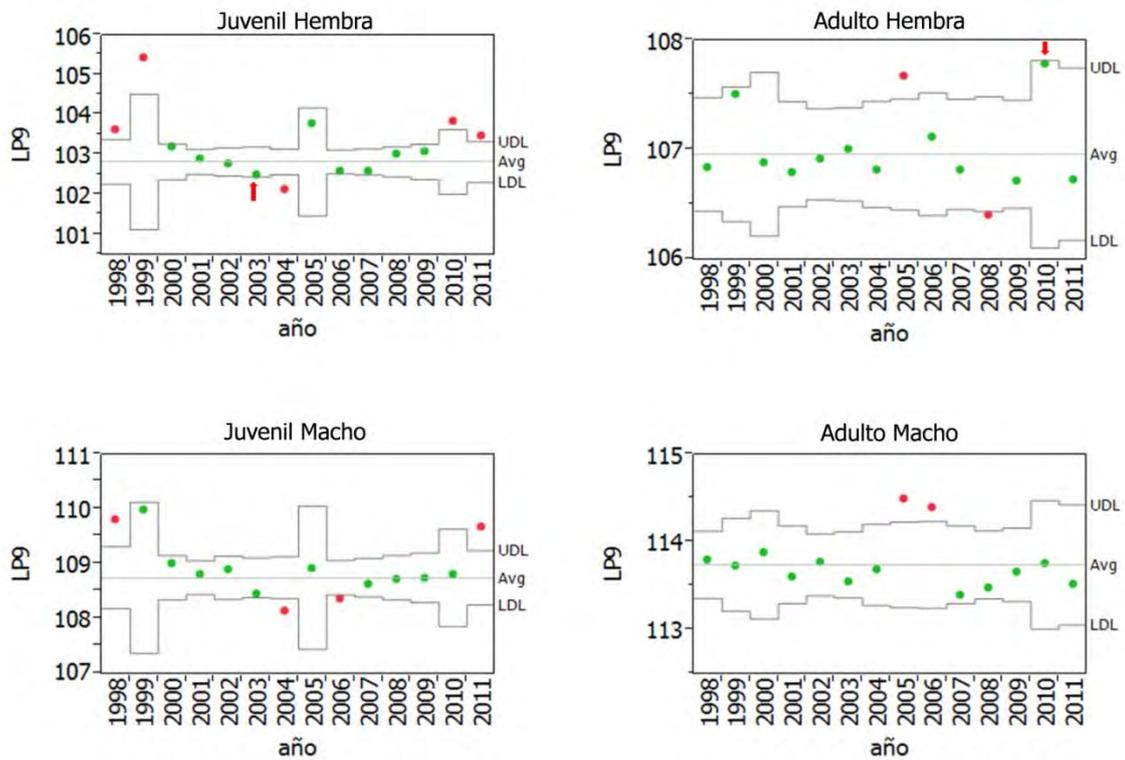
Los promedios anuales que están dentro de los límites se marcan con verde y los que están fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los límites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los límites cuando no las detecta.

**Figura 22:** Años con promedios de la longitud de la novena rémige primaria (LP9) significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 años de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	años de estudio														nº de años con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He	■	■					■						■	■	1	4
Ad He								■			■				1	1
Juv Ma	■						■		■				■		2	2
Ad Ma								■	■						0	2

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.



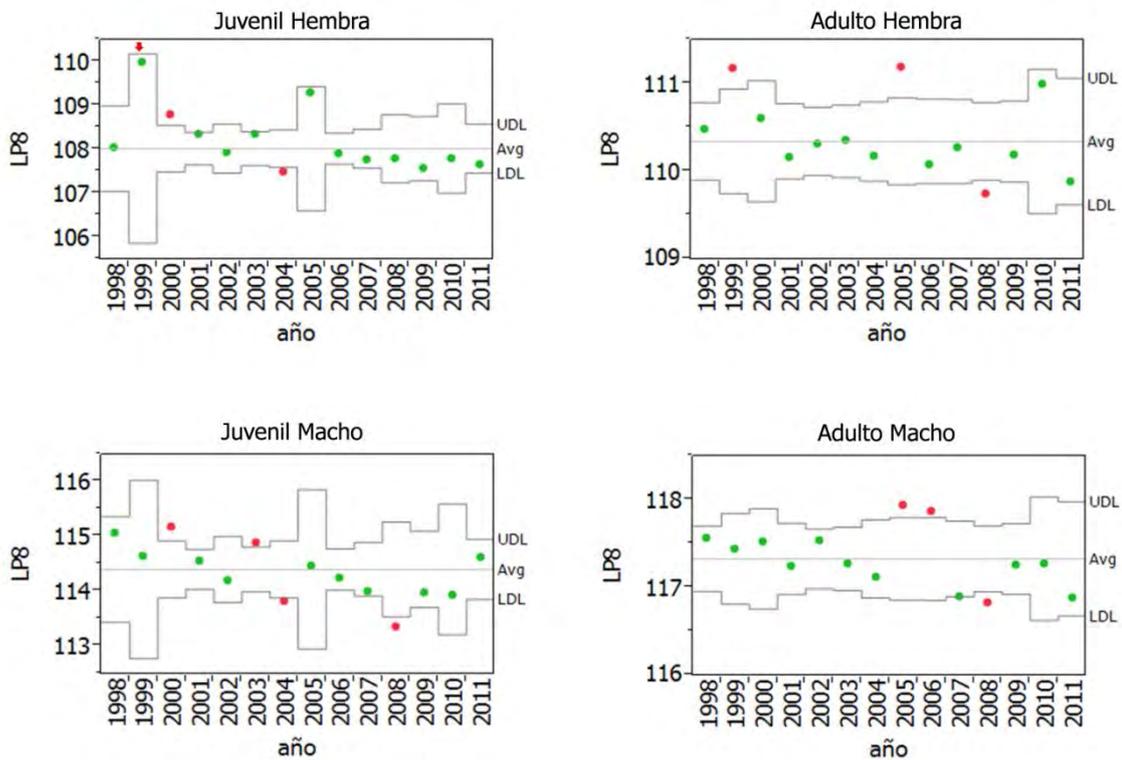
**UDL:** límite superior de decisión; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** límite inferior de decisión. Los promedios anuales que están dentro de los límites se marcan en verde y los que están fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los límites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los límites cuando no las detecta.

**Figura 23:** Años con promedios de la longitud de la octava r mige primaria (LP8) significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 a os de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	a�os de estudio														n� de a�os con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He			■				■				■				1	1
Ad He		■						■			■				1	2
Juv Ma			■			■	■				■				2	2
Ad Ma							■	■	■		■				1	2

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombrear se alan que el promedio del a o no difiere significativamente del promedio general de los 14 a os de estudio y las celdas sombreadas se alan que s  difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del a o es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.



**UDL:** l mite superior de decisi n; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** l mite inferior de decisi n.

Los promedios anuales que est n dentro de los l mites se marcan en verde y los que est n fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los l mites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los l mites cuando no las detecta.

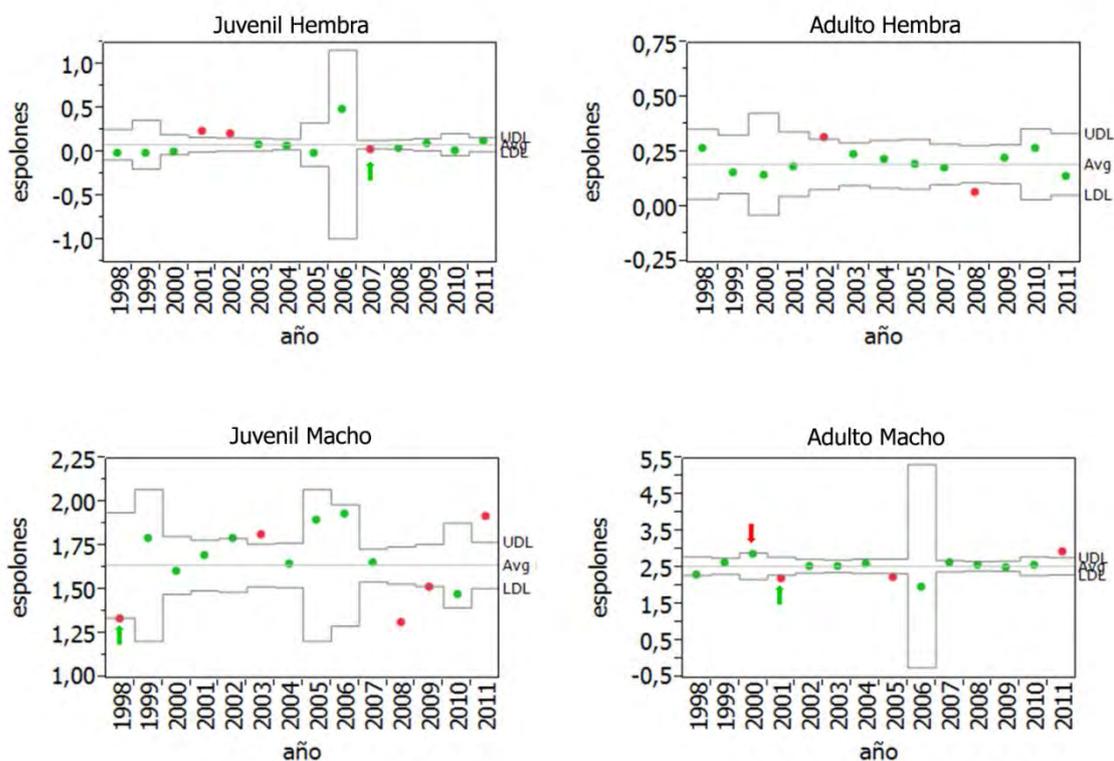
**Figura 24:** Años con promedios del tamaño de espolones significativamente inferiores y superiores (alfa 0,05) al promedio general de los 14 años de estudio, en cada grupo de edad y sexo.

grupo de edad y sexo	años de estudio														nº de años con	
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	promedio inferior	promedio superior
Juv He				■	■					■					1	2
Ad He					■				*		■				1	1
Juv Ma	■					■					■	■		■	3	2
Ad Ma				■				■						■	2	1

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en negro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las celdas sombreadas en gris que es significativamente inferior.

\* En las hembras adultas no se dispone del promedio anual del 2006.



**UDL:** límite superior de decisión; **Avg:** promedio conjunto; **LDL:** límite inferior de decisión.

Los promedios anuales que están dentro de los límites se marcan en verde y los que están fuera en rojo. Las discrepancias obtenidas por el ANOM respecto al ANOM-TR se marcan con flechas: en rojo y fuera de los límites cuando ANOM-TR detecta diferencias respecto al promedio conjunto, en verde y dentro de los límites cuando no las detecta.

## La asociación entre la biometría y las condiciones meteorológicas anuales

Los promedios anuales de las variables biométricas están relacionados significativamente con las variables meteorológicas, concretamente con las precipitaciones mensuales de abril, mayo y junio, con las precipitaciones acumuladas de enero a abril y de enero a mayo, y con las temperaturas máximas registradas durante el periodo de abril a mayo (Tabla 21).

**Tabla 21:** Modelos de regresión múltiple de introducción progresiva que estiman el efecto conjunto del grupo de edad y sexo y las condiciones meteorológicas seleccionadas, sobre cada una de las variables biométricas. En la parte derecha de la tabla se muestra el efecto parcial de las variables seleccionadas para cada modelo reducido.

variable dependiente	modelo reducido de introducción progresiva					efecto de las variables independientes seleccionadas			
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	var. indep.	gl	F	prob>F
peso	52	8	0,98	317,13	<0,0001	grupo	3	840,36	<0,0001
						prec I-V	1	1,13	0,2930
						prec IV	1	4,86	0,0328
						prec V	1	0,07	0,7931
						prec VI	1	2,73	0,1061
						T <sup>a</sup> max IV-V	1	5,17	0,0280
Ltot	49	6	0,97	200,66	<0,0001	grupo	3	380,27	<0,0001
						prec I-V	1	11,69	0,0014
						prec V	1	49,57	<,0001
						T <sup>a</sup> max IV-V	1	8,48	0,0057
Lala	56	5	0,98	506,15	<0,0001	grupo	3	833,37	<0,0001
						prec IV	1	13,09	0,0007
						T <sup>a</sup> max IV-V	1	8,50	0,0053
LP10	52	4	0,99	979,22	<0,0001	grupo	3	1300,68	<0,0001
						prec I-IV	1	14,86	0,0004
LP9	52	5	0,99	833,51	<0,0001	grupo	3	1377,94	<0,0001
						prec I-IV	1	18,52	<0,0001
						prec VI	1	3,61	0,0637
LP8	52	4	0,99	853,51	<0,0001	grupo	3	1130,09	<0,0001
						prec I-IV	1	23,78	<0,0001

**prec:** precipitaciones; **T<sup>a</sup>:** temperatura; los meses del año se indican en números romanos

Cuanto más elevada es la precipitación de abril, los promedios anuales de peso aumentan y las longitudes de ala disminuyen. Si se trata de la precipitación de mayo, se observa que cuando ésta aumenta, también lo hacen los promedios de longitud total. Lo mismo sucede con la precipitación de junio y la longitud de la novena rémige primaria. En las tres plumas se observa un descenso de la longitud cuando las precipitaciones acumuladas de enero a abril son abundantes. Cuanto más elevadas son las temperaturas máximas absolutas de los meses de abril y mayo, mayores son las longitudes totales y las longitudes de ala de las perdices (Tabla 22 y Figura 25).

El efecto de las variables meteorológicas sobre las variables biométricas no es el mismo en los cuatro grupos de edad y sexo. En el caso del peso y la longitud total, el valor de las precipitaciones sólo afecta significativamente a los machos adultos. La longitud del ala está influenciada por la precipitación en los dos sexos de los juveniles y en los machos adultos; y por la temperatura máxima en las hembras, aunque en ningún grupo el coeficiente de determinación es demasiado elevado. El efecto de las precipitaciones acumuladas de enero a abril sobre las longitudes de la décima y octava rémiges sólo se aprecia en las hembras, y en el caso de la novena también en los machos juveniles. La influencia de las precipitaciones de junio sobre la longitud de la novena rémige primaria sólo se aprecia en los juveniles (Tabla 23 y Figura 26). En resumen, las hembras juveniles son el grupo más afectado por la influencia de las condiciones meteorológicas sobre las variables biométricas, seguidas por las hembras adultas y por los machos de las

dos edades. La meteorología afecta en mayor medida a la biometría de las hembras que a la de los machos, y a la de los juveniles que a la de los adultos (Figura 27).

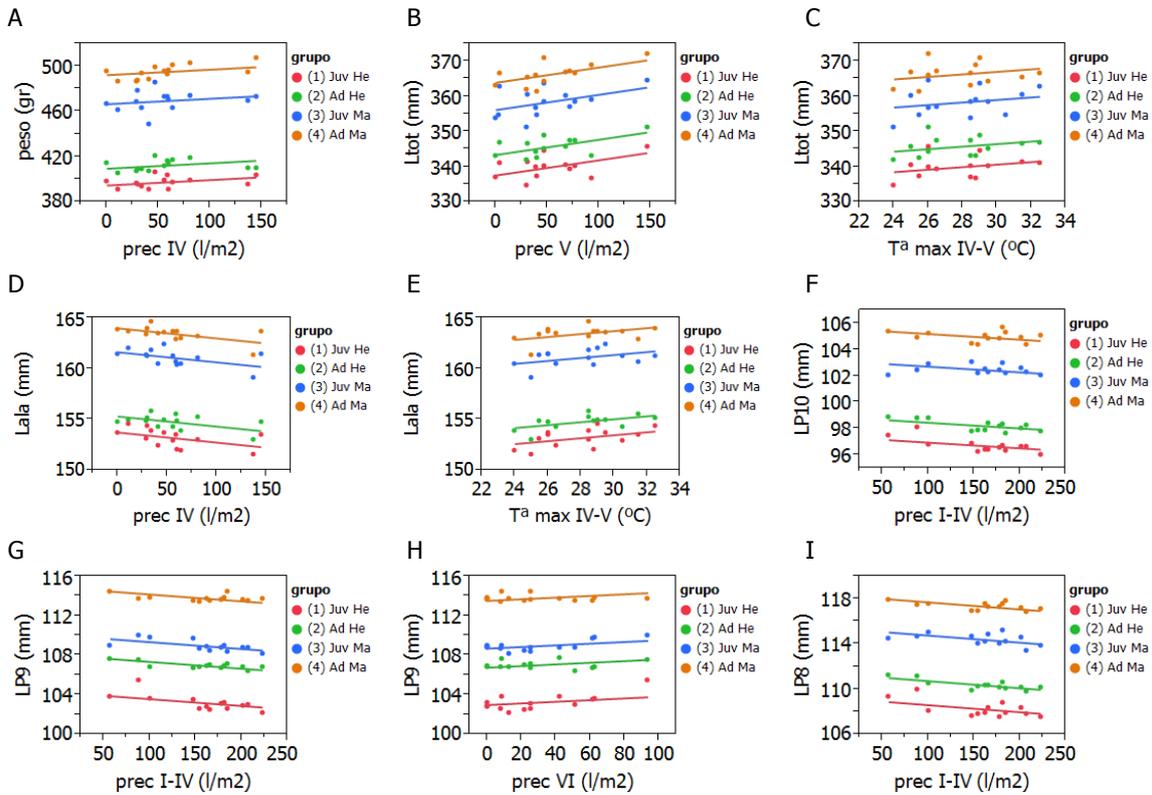
**Tabla 22:** Modelos de regresión múltiple que estiman el efecto conjunto del grupo de edad y sexo y las condiciones meteorológicas significativas sobre cada una de las variables biométricas.

variable depend.	modelo completo					efecto variables independientes				leyenda Figura 25
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	variable	gl	F	prob>F	
peso	56	4	0,98	623,97	<0,0001	grupo	3	830,03	<0,0001	A
						prec IV	1	5,79	0,0198	
	56	4	0,98	570,92	<0,0001	grupo	3	760,88	<0,0001	
						T <sup>a</sup> max IV-V	1	1,06	0,3087	
Ltot	53	4	0,94	180,06	<0,0001	grupo	3	235,19	<0,0001	B
						prec V	1	17,73	0,0001	
	49	4	0,91	117,85	<0,0001	grupo	3	156,54	<0,0001	
						prec I-IV	1	2,21	0,1444	
	53	4	0,92	140,13	<0,0001	grupo	3	185,10	<0,0001	C
						T <sup>a</sup> max IV-V	1	4,06	0,0496	
Lala	56	4	0,98	549,68	<0,0001	grupo	3	726,47	<0,0001	D
						prec IV	1	19,29	<0,0001	
	56	4	0,98	508,76	<0,0001	grupo	3	673,62	<0,0001	E
						T <sup>a</sup> max IV-V	1	14,18	0,0004	
LP10	52	4	0,99	979,22	<0,0001	grupo	3	1300,68	<0,0001	F
						prec I-IV	1	14,86	0,0004	
LP9	52	4	0,99	986,23	<0,0001	grupo	3	1305,47	<0,0001	G
						prec I-IV	1	28,50	<0,0001	
	56	4	0,98	814,28	<0,0001	grupo	3	1081,65	<0,0001	H
						prec VI	1	12,18	0,0010	
LP8	52	4	0,99	853,51	<0,0001	grupo	3	1130,09	<0,0001	I
						prec I-IV	1	23,78	<0,0001	

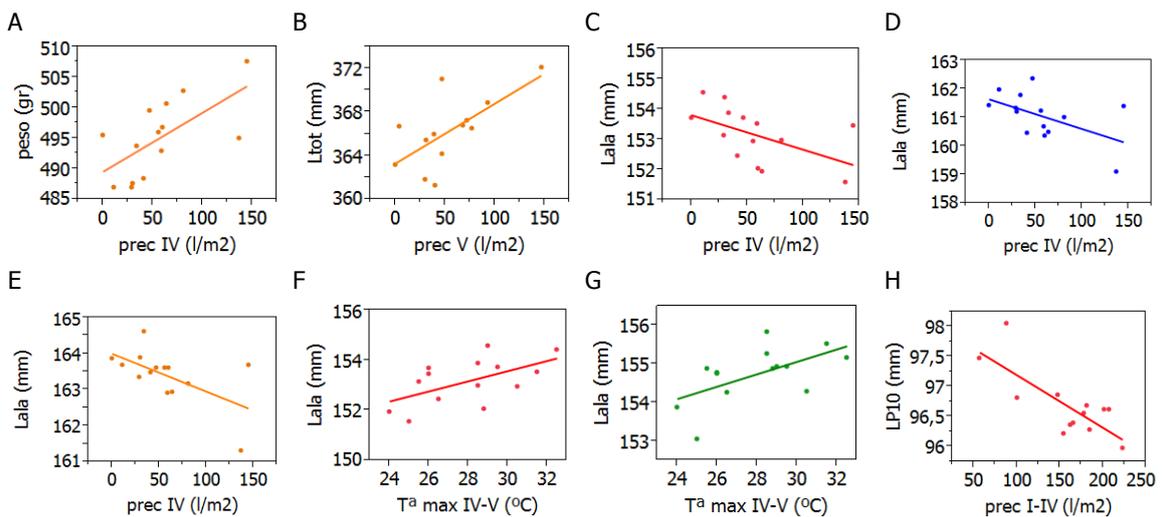
**Tabla 23:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de las variables meteorológicas sobre cada una de las variables biométricas en los cuatro grupos de edad y sexo.

variable biométrica dependiente	variable meteorológica independiente	grupo de edad y sexo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	leyenda Figura 26
peso	prec IV	Ad Ma	14	1	0,42	8,58	0,0126	A
Ltot	prec V	Ad Ma	13	1	0,44	8,74	0,0131	B
Lala	prec IV	Juv He	14	1	0,28	4,58	0,0537	C
		Juv Ma	14	1	0,28	4,76	0,0497	D
		Ad Ma	14	1	0,35	6,36	0,0268	E
	T <sup>a</sup> max IV-V	Juv He	14	1	0,32	5,75	0,0337	F
		Ad He	14	1	0,34	6,29	0,0275	G
LP10	prec I-IV	Juv He	13	1	0,60	16,80	0,0018	H
		Ad He	13	1	0,55	13,56	0,0036	I
LP9	prec I-IV	Juv He	13	1	0,54	12,68	0,0045	J
		Ad He	13	1	0,55	13,58	0,0036	K
		Juv Ma	13	1	0,43	8,33	0,0148	L
	prec VI	Juv He	14	1	0,51	12,55	0,0041	M
		Juv Ma	14	1	0,50	11,89	0,0048	N
LP8	prec I-IV	Juv He	13	1	0,43	8,46	0,0142	Ñ
		Ad He	13	1	0,62	17,82	0,0014	O

**Figura 25:** Representación gráfica de los modelos de regresión múltiple que estiman el efecto conjunto del grupo de edad y sexo y las condiciones meteorológicas significativas sobre cada una de las variables biométricas (ver leyenda en Tabla 22).

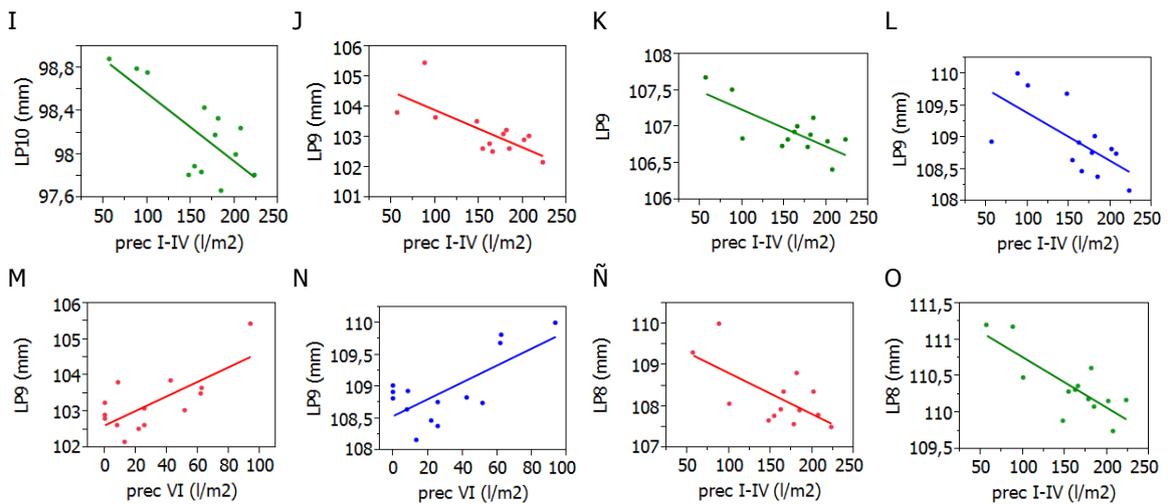


**Figura 26:** Representación gráfica de los modelos de regresión simple significativos que estiman el efecto individual de las variables meteorológicas sobre cada una de las variables biométricas en los cuatro grupos de edad y sexo (ver leyenda en Tabla 23).



Variables biométricas de los grupos: ● Juvenil Hembra ● Adulto Hembra ● Juvenil Macho ● Adulto Macho

Continuación **Figura 26**



Variables biométricas de los grupos: ● Juvenil Hembra ● Adulto Hembra ● Juvenil Macho ● Adulto Macho

**Figura 27:** Resumen de las regresiones simples significativas entre las variables meteorológicas y las variables biométricas en los cuatro grupos de edad y sexo.

variable biométrica	variable meteorológica	grupo de edad y sexo			
		Juv He	Ad He	Juv Ma	Ad Ma
peso	prec IV				
Ltot	prec V				
Lala	prec IV				
	T <sup>a</sup> max IV-V				
LP10	prec I-IV				
LP9	prec I-IV				
	prec VI				
LP8	prec I-IV				

**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho

**Nota:** las celdas sombreadas en negro indican regresión significativa ( $p \leq 0,05$ ) y las sombreadas en gris no significativa.

## La variabilidad espacial de la biometría

Los promedios de las variables biométricas varían según el lugar de procedencia de las perdices estudiadas (Figura 28). Las diferencias regionales resultan significativas en todas las variables analizadas para cada uno de los grupos de edad y sexo (Tabla 24). Aunque las diferencias regionales de las variables biométricas obtenidas no siempre coinciden en los cuatro grupos de edad y sexo, sí se observan pautas comunes (Figura 29 y Figura 30). Las perdices de Cuenca son las que presentan los pesos más elevados de las áreas estudiadas en la zona del Centro-Sur peninsular. Esto sucede en los cuatro grupos de edad y sexo. En contraposición, los pesos más pequeños corresponden a las perdices de Badajoz, sobre todo los de las hembras adultas. En los cuatro grupos de edad y sexo, las longitudes totales mayores se han registrado en las perdices procedentes de Albacete y Badajoz, y las menores en las originarias de Las Ensanchas y Cuenca. En el caso particular de los adultos, las perdices de Ciudad Real y Cuenca también presentan longitudes totales significativamente menores. Por lo general, en los cuatro grupos de edad y sexo las perdices de las áreas de la zona Centro-Sur peninsular, sobre todo Badajoz y Albacete, presentan longitudes del ala y de las plumas más largas que las de las perdices de las provincias de la zona Norte. Las perdices de las poblaciones de Huesca son las que poseen las longitudes alares más pequeñas y significativamente inferiores a las del resto de áreas. En todos los grupos de edad y sexo, las perdices de Huesca presentan las longitudes de las tres rémiges primarias significativamente más cortas que las de las otras áreas; y las perdices de Badajoz, significativamente más largas. El resto de áreas de estudio se encuentran en posiciones intermedias. En ocasiones, las áreas están más cercanas a los máximos de Badajoz, como en el caso de las hembras juveniles de Cuenca para la LP10 y la LP9. En otros casos, las áreas están más próximas a los mínimos de Huesca, como sucede con la LP10 de los juveniles de Albacete, o con la LP8 de los juveniles de Cuenca. En el caso particular de los machos adultos, las longitudes de las tres plumas registradas en Albacete y Las Ensanchas son significativamente superiores a las de Ciudad Real. Además la LP9 de las Ensanchas también es superior a la de Soria; y la LP8 superior a la de Soria, Burgos y Cuenca. Las regresiones logísticas nominales confirman que la probabilidad de que las perdices procedan de una determinada área de estudio, varía en función de los valores de las variables biométricas de las perdices. En todas las variables biométricas analizadas para los cuatro grupos de edad y sexo se han obtenido diferencias regionales significativas (Tabla 25 y Figura 31).

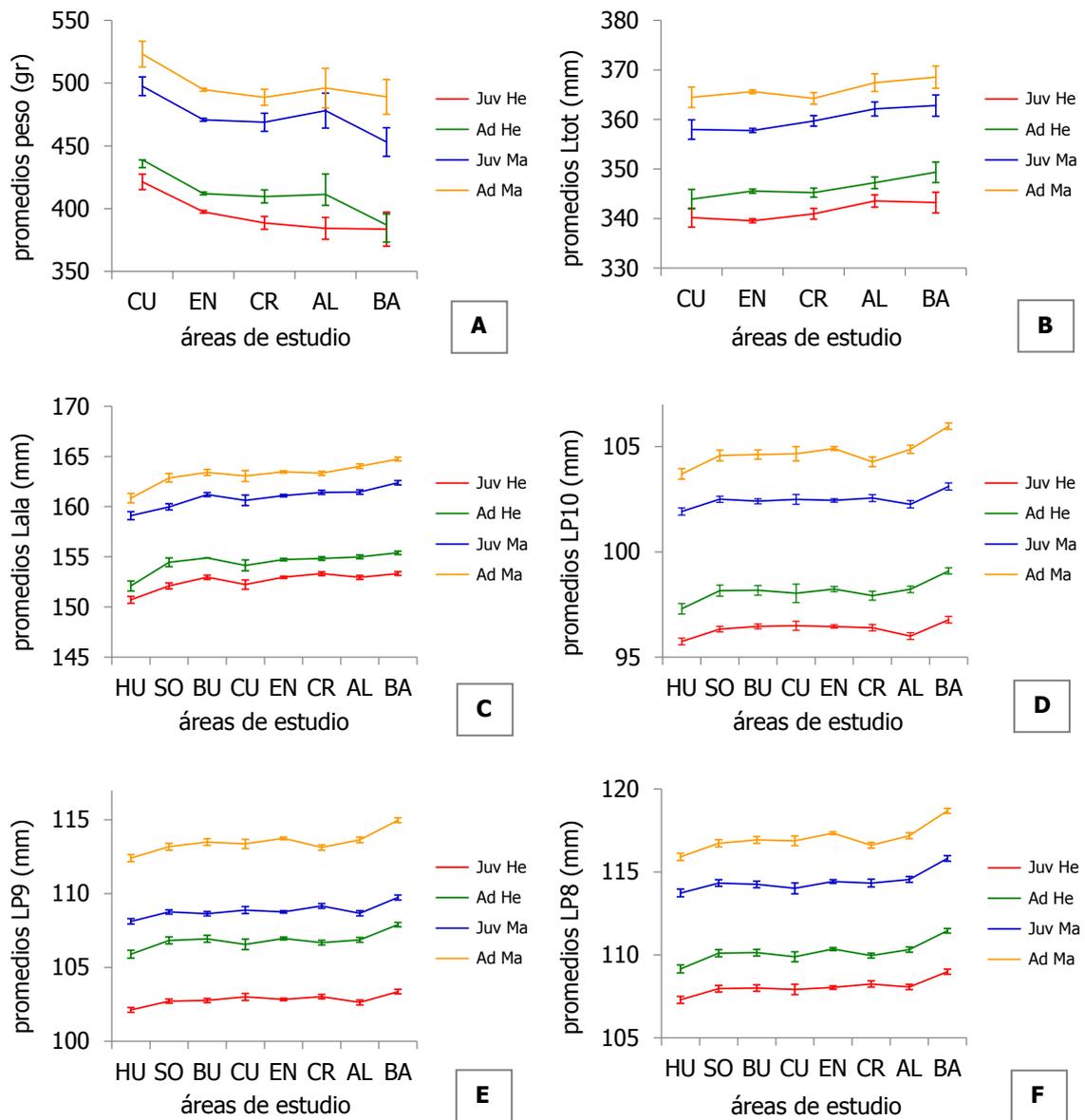
Cuantitativamente, las diferencias máximas entre los promedios de las distintas áreas son bastante pequeñas. El peso es la variable que presenta una variabilidad espacial más grande y más diferente entre los grupos, las diferencias obtenidas son del 12,6% en las hembras adultas, del 9,4%-9,5% en los machos y hembras juveniles y del 6,9% en los machos adultos. En el caso de la longitud total, las hembras adultas tienen un rango máximo de variación regional del 1,6%, los machos juveniles del 1,4% y los otros dos grupos poblacionales del 1,2%. La longitud del ala presenta una diferencia máxima del 2,4% en los machos adultos, del 2%-2,1% en los machos juveniles y las hembras adultas y del 1,7% en las hembras juveniles. En la longitud de la décima rémige primaria, las hembras y machos juveniles presentan una variación máxima del 1,1%-1,2% y las hembras y machos adultos del 1,8%-2,2%. En el caso de la novena rémige primaria los rangos son del 1,2%-1,5% en hembras y machos juveniles y del 1,9%-2,3% en las hembras y machos adultos. En la octava rémige primaria, al igual que en las dos anteriores, hay mayor variabilidad entre edades que entre sexos, las diferencias máximas entre promedios zonales son del 1,6%-1,8% en hembras y machos juveniles, y del 2,1%-2,4% en hembras y machos adultos.

**Tabla 24:** Comparaciones de medias de las variables biométricas entre las áreas de estudio en los cuatro grupos de edad y sexo, estimadas por el análisis de varianza y por la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

variable biométrica	grupo	N	gl	análisis de varianza		Wilcoxon/Kruskal-Wallis	
				F	prob>F	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
peso	Juv He	2870	4	22,9369	<0,0001	83,56	<0,0001
	Ad He	2154	4	19,6672	<0,0001	67,30	<0,0001
	Juv Ma	2838	4	19,5089	<0,0001	69,17	<0,0001
	Ad Ma	3016	4	12,3986	<0,0001	49,41	<0,0001
Ltot	Juv He	2423	4	11,0473	<0,0001	45,42	<0,0001
	Ad He	2207	4	5,7203	0,0001	25,85	<0,0001
	Juv Ma	2506	4	15,0555	<0,0001	58,34	<0,0001
	Ad Ma	2832	4	4,8373	0,0007	19,88	0,0005
Lala	Juv He	7260	7	36,2509	<0,0001	221,89	<0,0001
	Ad He	5867	7	27,7635	<0,0001	156,58	<0,0001
	Juv Ma	7454	7	40,0328	<0,0001	264,52	<0,0001
	Ad Ma	7390	7	43,3212	<0,0001	269,69	<0,0001
LP10	Juv He	9465	7	16,325	<0,0001	105,75	<0,0001
	Ad He	4691	7	25,5284	<0,0001	175,30	<0,0001
	Juv Ma	9560	7	14,7811	<0,0001	94,28	<0,0001
	Ad Ma	7441	7	44,7432	<0,0001	278,01	<0,0001
LP9	Juv He	8913	7	18,4894	<0,0001	128,59	<0,0001
	Ad He	5969	7	33,0877	<0,0001	219,42	<0,0001
	Juv Ma	8995	7	29,5827	<0,0001	184,19	<0,0001
	Ad Ma	8411	7	62,5751	<0,0001	372,46	<0,0001
LP8	Juv He	5914	7	27,6811	<0,0001	175,99	<0,0001
	Ad He	6823	7	52,7573	<0,0001	349,67	<0,0001
	Juv Ma	6007	7	44,3029	<0,0001	267,54	<0,0001
	Ad Ma	8751	7	85,206	<0,0001	509,33	<0,0001

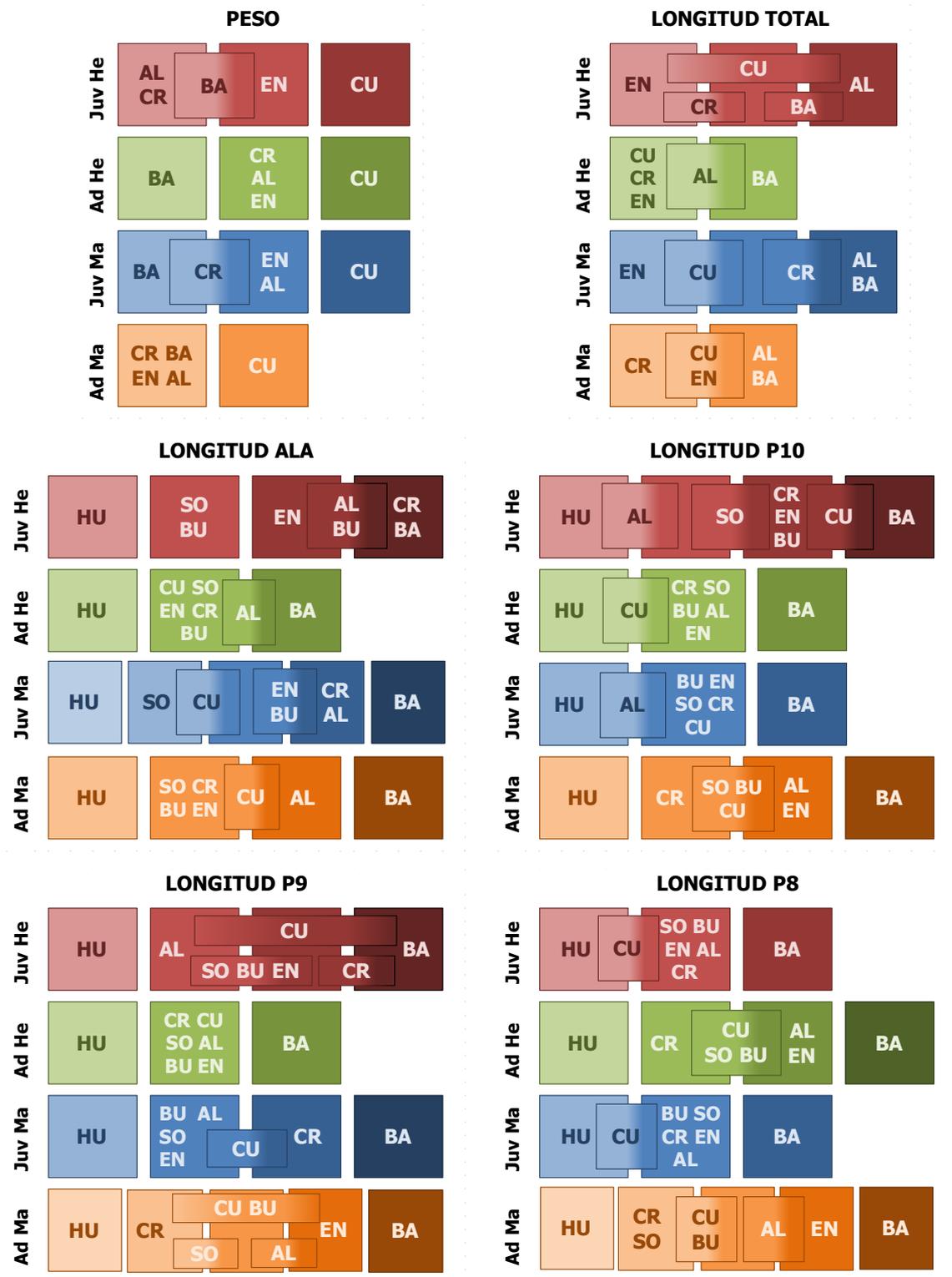
**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho

**Figura 28:** Promedios  $\pm$  intervalos de confianza del 95% de las variables biométricas en las diferentes áreas de estudio. Variables biométricas: peso (A), longitud total (B), longitud del ala (C), longitud de la 10ª, 9ª y 8ª rémige primaria (D, E y F).



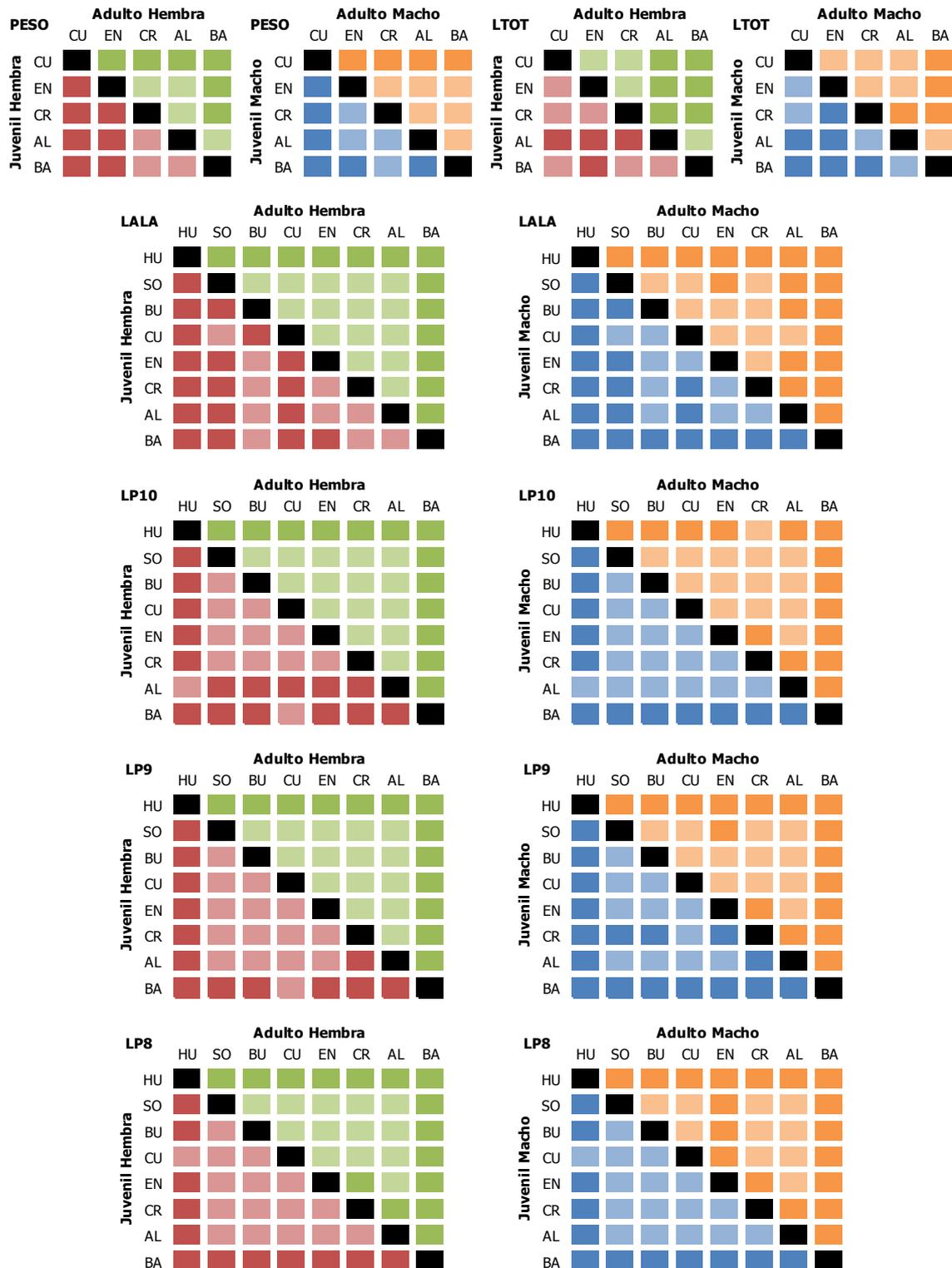
**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho  
**HU:** Huesca; **SO:** Soria; **BU:** Burgos; **CU:** Cuenca; **EN:** Ensanchas; **CR:** Ciudad Real; **AL:** Albacete; **BA:** Badajoz

**Figura 29.** Representación gráfica de los resultados obtenidos en la prueba de Tukey para la comparación de medias de las variables biométricas de las diferentes áreas de estudio, para cada grupo de sexo y edad. Las cajas no conectadas entre sí son estadísticamente diferentes ( $p < 0,05$ ). Las cajas se han ordenado de manera creciente, en la izquierda las áreas con promedios inferiores y a la derecha, las de promedios superiores.



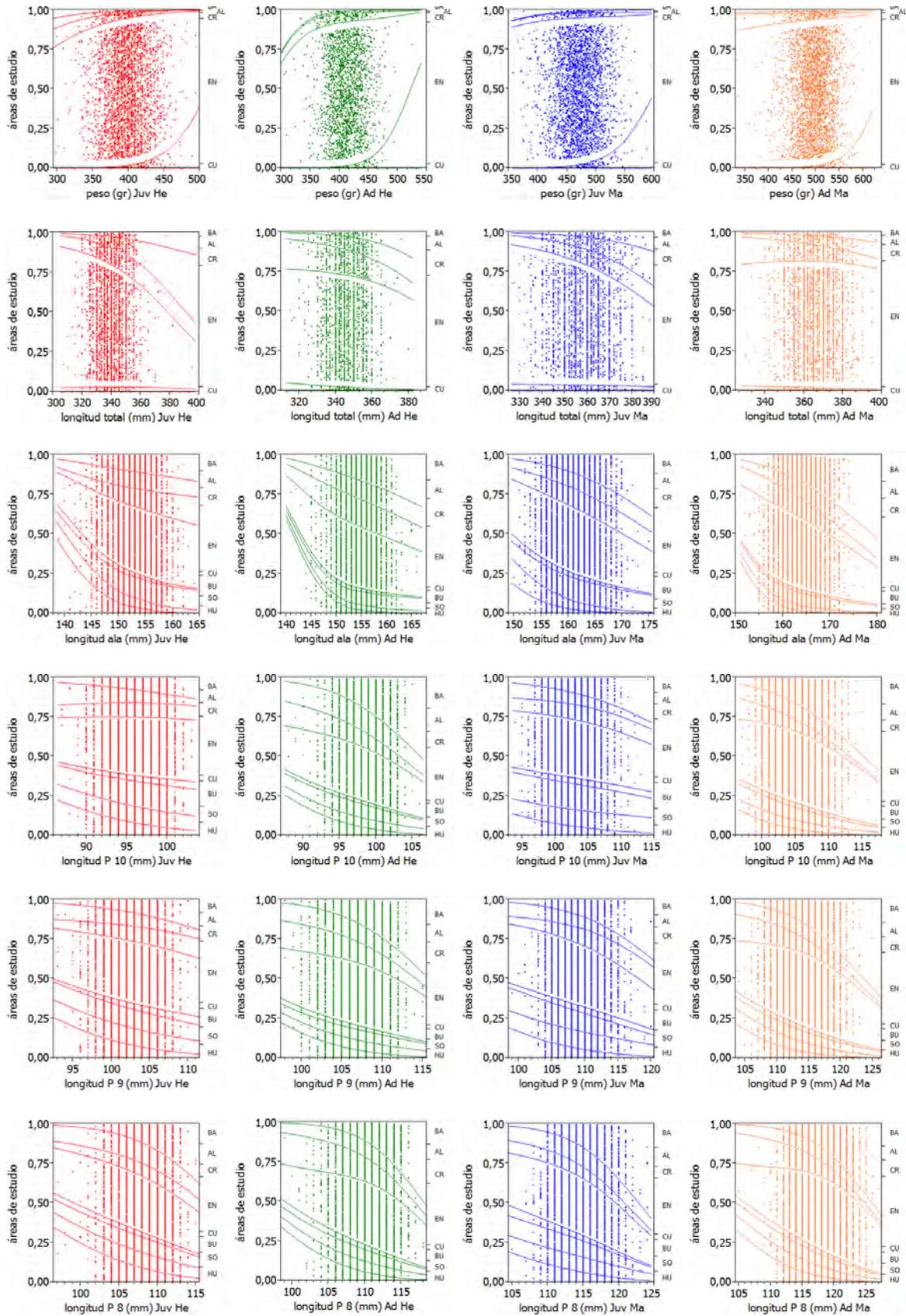
**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho  
**HU:** Huesca; **SO:** Soria; **BU:** Burgos; **CU:** Cuenca; **EN:** Ensanchas; **CR:** Ciudad Real; **AL:** Albacete; **BA:** Badajoz

**Figura 30:** Representación gráfica de los resultados obtenidos en las pruebas de Steel-Dwass para las comparaciones no paramétricas de todos los pares de las variables biométricas de las diferentes áreas de estudio. En cada matriz, se presentan los resultados de las perdices del mismo sexo, los de los juveniles en la parte inferior de la diagonal y los de los adultos en la superior. Cuando las parejas de áreas contrastadas no presentan diferencias significativas, las celdas se han sombreado en color claro y cuando sí las presentan ( $p < 0,05$ ), se han sombreado en color oscuro.



**HU:** Huesca; **SO:** Soria; **BU:** Burgos; **CU:** Cuenca; **EN:** Ensanhas; **CR:** Ciudad Real; **AL:** Albacete; **BA:** Badajoz

**Figura 31:** Probabilidad de que las perdices procedan de una determinada área de estudio, en función de los valores de las variables biométricas de los animales examinados.



HU: Huesca; SO: Soria; BU: Burgos; CU: Cuenca; EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; AL: Albacete; BA: Badajoz

**Tabla 25:** Modelo de regresión logística que estima el efecto de las variables biométricas sobre el área de origen de las perdices examinadas, en los cuatro grupos de edad y sexo.

<b>variable biométrica</b>	<b>grupo de edad y sexo</b>	<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>Chi<sup>2</sup></b>	<b>prob&gt;Chi<sup>2</sup></b>
peso	Juv He	2870	4	88,31	<0,0001
	Ad He	2154	4	74,08	<0,0001
	Juv Ma	2838	4	77,83	<0,0001
	Ad Ma	3016	4	52,63	<0,0001
Ltot	Juv He	2423	4	43,03	<0,0001
	Ad He	2207	4	22,98	0,0001
	Juv Ma	2506	4	60,63	<0,0001
	Ad Ma	2832	4	19,39	0,0007
Lala	Juv He	7260	7	237,74	<0,0001
	Ad He	5867	7	180,78	<0,0001
	Juv Ma	7454	7	277,72	<0,0001
	Ad Ma	7390	7	302,69	<0,0001
LP10	Juv He	9465	7	112,17	<0,0001
	Ad He	4691	7	177,10	<0,0001
	Juv Ma	9560	7	102,12	<0,0001
	Ad Ma	7441	7	305,26	<0,0001
LP9	Juv He	8913	7	128,06	<0,0001
	Ad He	5969	7	229,90	<0,0001
	Juv Ma	8995	7	201,89	<0,0001
	Ad Ma	8411	7	424,12	<0,0001
LP8	Juv He	5914	7	193,76	<0,0001
	Ad He	6823	7	367,01	<0,0001
	Juv Ma	6007	7	295,56	<0,0001
	Ad Ma	8751	7	571,71	<0,0001

**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho

## DISCUSIÓN

### La idoneidad de las variables a seleccionar

Una correcta determinación de la edad y el sexo es el primer paso a la hora de realizar cualquier estudio sobre la estructura y dinámica de una población. Larson y Taber (1980), citados por Nadal (1994), al sintetizar los procesos de determinación de la edad y el sexo en las especies cinegéticas norteamericanas, aconsejan que las técnicas empleadas cumplan cuatro requisitos: que sean independientes de la nutrición irregular y de las variaciones fisiológicas, que separen de manera objetiva las clases de edad y sexo, que sean idóneas para su utilización con los animales vivos y que resulten fáciles de aplicar.

En la perdiz roja, la determinación de las clases de edad resulta menos problemática que la diferenciación entre sexos. En los muestreos realizados durante el periodo de caza, todos los autores utilizan el criterio de la secuencia de muda para distinguir entre juveniles y adultos, prestando especial atención a la forma y color de los extremos de la 10ª y 9ª rémiges primarias. Sin embargo, a la hora de determinar el sexo, no aplican un criterio común y cada autor utiliza las variables que considera más adecuadas (Tabla 26). Calderón (1983) recomienda la utilización de caracteres cuantitativos y señala sus ventajas sobre los criterios cualitativos: objetividad del observador, evaluación del nivel de confianza del sexado y posibilidad de utilización de una gran variedad de caracteres biométricos. No obstante, los resultados de numerosos estudios, evidencian que no debe despreciarse la utilidad y eficacia de los criterios cualitativos para el sexado de la perdiz (Bureau 1913, Bump 1958, Lucas & Laroche 1960, Birkan 1977a, Pépin & Contant 1981, Ricci 1981, Pépin 1985, Magalhães *et al.* 2001).

No hay que olvidar que pese a que la determinación de la edad y el sexo se puede hacer con bastante aproximación a la realidad, se necesita bastante experiencia y dominio de la técnica para trabajar con un error pequeño (Nadal 1998). El problema está en que en la mayoría de los cotos y fincas españolas no se cuenta con la presencia de un técnico capacitado para realizar las determinaciones de edad y sexo de las perdices capturadas; y en las escasas ocasiones en las que ésta se realiza, se delega en la guardería de caza, que utiliza únicamente criterios cualitativos y en muchas ocasiones de manera inapropiada, como por ejemplo, considerar que la presencia de espolón es exclusiva de los machos.

Por eso, para poder realizar estudios dotados de rigor y fiabilidad, es necesario que el investigador examine personalmente los animales. Esto implica que debe desplazarse a los cotos y fincas para estudiar los ejemplares. Aunque esta sería la opción más deseable, pues permitiría obtener la máxima cantidad información fiable, en realidad es un procedimiento muy poco habitual, ya que implica un coste económico muy elevado en conceptos de kilometraje, horas de muestreo y evaluación de los ejemplares. Existe una opción alternativa e igualmente válida, que resulta menos costosa, y que consiste en que los guardas o los propios cazadores extraigan muestras biológicas de las piezas capturadas y las envíen debidamente identificadas al investigador. Lo más común es trabajar con las alas y patas, a partir de las cuales el investigador puede obtener variables cuantitativas y cualitativas de gran utilidad, tanto para la determinación de la edad como la del sexo (longitud del ala, la longitud, forma y color de las rémiges primarias, así como el número, tamaño y forma de los espolones). Aunque también pueden utilizarse otros tipos de muestras biológicas que resultarían muy útiles, como por ejemplo la cabeza, su uso no está generalizado, pues su obtención, envío y conservación es más costosa. Además los cazadores son más reacios a cortar la cabeza que a hacerlo con el ala y la pata.

**Tabla 26:** Variables biométricas citadas por la bibliografía para el sexado de la perdiz roja.

<b>variables biométricas</b>		<b>autores</b>
ejemplar completo	peso	b, d, g, h, i, j, k
	longitud total	e, g, j, k
	longitud de la cola	i, k
	envergadura	g, j, k
	botón peneal	c, e, h
ala	longitud del ala plegada	d, f, g, i, j, k
	longitud de la 10ª rémige primaria	i
	longitud de la 9ª rémige primaria	i
	longitud de la 8ª rémige primaria	i
	longitud de la 9ª cobertora primaria	i
	longitud de la 8ª cobertora primaria	i
pata	longitud del tarso	d, g, h, i, j, k
	anchura del tarso	g, j, k
	anchura del tarso a la altura del espolón	i, k
	longitud del dedo externo	g, k
	longitud del dedo medio	g, k
	longitud del dedo interno	g, k
	presencia, número y/o forma espolones	a, b, e, g, j, k
cabeza	dimensión del collar negro	e
	dimensión del punto negro en la base del pico	e
	dimensión de la lista superciliar	e
	dimensión de la lista supra-auricular	e
	altura de la cabeza	d, g, h, j, k
	anchura de la cabeza	g, h, j, k
	longitud del pico desde el cúlmen	i
	longitud del pico desde la cera	i
	longitud del pico desde la narina	i
	altura del pico al nivel de las narinas	i, k
	anchura del pico al nivel de las narinas	i, k
profundidad del pico	k	

**a:** Bureau 1913; **b:** Bump 1958; **c:** Lucas & Laroche 1960; **d:** Vizeu-Pinheiro 1970; **e:** Birkan 1977a; **f:** Treussier & Fouquet 1978; **g:** Pépin & Contant 1981; **h:** Ricci 1981; **i:** Calderón 1983; **j:** Pépin 1985; **k:** Magalhães *et al.* 2001

Es obvio que el hecho de trabajar con ejemplares completos o con muestras biológicas parciales, condiciona directamente el número de variables que se pueden obtener en cada caso. Nadal (1994) señala que la selección de los criterios de determinación debe realizarse en función de dos variables: (1) el grado de exactitud que los objetivos del estudio van a exigir a la información resultante y (2) las posibilidades económicas para aplicarlos. El grado de exactitud a exigir está condicionado por la importancia de las decisiones de gestión que van a tomarse en base a los resultados obtenidos, así como por la aplicabilidad de las conclusiones extraídas de éstos. La inversión económica varía en función de la tipología del área de estudio, pues la dificultad para muestrear las poblaciones depende, entre otros factores, de la densidad de perdices de la zona y del grado de organización cinegética de los cotos y fincas. Resulta mucho más fácil estudiar una población de alta densidad de un coto o una finca con gran tradición y organización cinegética, que hacerlo en un área de baja densidad poblacional, en cotos sin guardería de caza y con cazadores que van en solitario. Así pues, atendiendo a las limitaciones económicas y logísticas concretas de cada estudio, deberá optarse por la estrategia que consiga un mayor equilibrio entre la calidad de la información obtenida y el precio que cuesta conseguirla.

Si se decide trabajar con la perdiz entera se podrán obtener todas las variables descritas por la bibliografía. Aunque lo más práctico es seleccionar un número bastante menor, pues de lo contrario habría que invertir demasiado tiempo por ejemplar. Además llega un momento en que el incremento del número de variables apenas mejora los resultados del sexado. De hecho, en los análisis discriminantes realizados por Calderón (1983), se observa que de las ocho y once variables iniciales de entrada de los modelos de juveniles y adultos, finalmente sólo se mantienen cuatro y ocho variables.

Si por el contrario, se opta por trabajar con muestras biológicas, debe decidirse cuál es la más idónea para cada estudio concreto. Para ello, no sólo hay que valorar la cantidad y calidad de la información que aporta la muestra biológica, sino también el esfuerzo que le va a suponer al guarda o al cazador facilitar dicha muestra. Si el esfuerzo es demasiado grande la colaboración será mínima y apenas se conseguirán muestras. Es preferible trabajar sólo con el ala, si eso significa que vamos a poder estudiar muchas más perdices que si trabajásemos con el ala y la pata. El esfuerzo de obtención de las muestras biológicas varía según la modalidad de captura y el número de perdices que se han abatido cada jornada. Cuando el número de perdices capturadas en un día de caza es pequeño, el hecho de ir cortando y guardando las alas y patas en sobres individualizados que indiquen la zona y fecha de captura, no supone una excesiva molestia para el cazador o el guarda. Aunque hemos comprobado que en muchas ocasiones, las muestras procedentes de perdices abatidas en un mismo día se mezclan en un único sobre, o lo que es peor se intercambian las alas y patas de varias perdices en diferentes sobres. Además, ya sea por olvido o por desmotivación, el grado de colaboración de los cazadores va disminuyendo a medida que se suceden los días de la temporada. Cuando el número de piezas cobradas en un sólo día es muy elevado, tal y como sucede en los ojeos de fincas de alta densidad, es necesario disponer de un mínimo equipo humano y logístico que permita independizar todas las muestras (ala/s y pata/s de cada ejemplar se guardan en un sobre individual). Esto supone una inversión que la mayoría de cotos y fincas no pueden o no están dispuestos a permitirse. En estos casos, la mejor opción es recoger únicamente el ala, que permite obtener, con un reducido esfuerzo por parte de la guardería u otro personal de la finca (se pueden guardar todas las alas del mismo lugar y fecha juntas), una serie de variables que si bien no son las mejores, permiten realizar la determinación de la edad y el sexo con un elevado porcentaje de aciertos.

Si se dispone del ala y la pata, se pueden extraer más de una decena de variables, que conviene reducir, seleccionando aquellas variables que son más fáciles y rápidas de obtener. Cuando tan sólo se puede examinar el ala, el número de variables se reduce considerablemente, aunque sigue siendo suficiente como para garantizar que la determinación se realiza con un margen aceptable de error. No sucede lo mismo al trabajar sólo con las patas y/o la cabeza, pues se pierde la mejor variable para asignar la edad, que viene dada por el ala.

## La eficacia de las variables biométricas seleccionadas

El PESO es una de las variables de la bibliografía utilizadas con más éxito a la hora de determinar la edad y el sexo. Los resultados de Pépin & Contant (1981), Calderón (1983) y Pépin (1985) señalan que el peso permite distinguir entre los dos grupos de edades en el caso los machos, pero no en el de las hembras. A su vez, es capaz de diferenciar entre machos y hembras, tanto en perdices de edad desconocida (Pépin & Contant 1981, Magalhães *et al.* 2001) como en juveniles y adultos, presentando éstos últimos diferencias mayores (Calderón 1983, Pépin 1985). En el presente estudio, el peso todavía es capaz de afinar más los resultados. Además de detectar diferencias significativas entre los promedios de los dos grupos de edades (en machos, en hembras y en perdices de sexo desconocido  $p < 0,0001$ ) y entre los dos grupos de sexos (en juveniles, en adultos y en perdices de edad desconocida  $p < 0,0001$ ), también lo hace entre los promedios de cuatro los grupos de edades y sexos (Tabla 12). Las diferencias entre sexos son mayores que las diferencias entre edades y en éste último caso, las de los machos son mayores que las de las hembras (Tabla 13 y Figura 13). Las tasas de acierto obtenidas por el peso en los análisis discriminantes de una única variable, son mucho más elevadas en este estudio, que las señaladas por Calderón (1983) para el área total de distribución (Tabla 27).

**Tabla 27:** Tasas de acierto citadas por la bibliografía y obtenidas en el presente estudio, al utilizar el peso como única variable discriminadora del sexo.

tasas de acierto del análisis discriminante con el peso				
edad	Calderón 1983		presente estudio	
	hembras	machos	hembras	machos
desconocida	10-25%	25-50%	93%	90%
juveniles	10-25%	25-50%	93%	90%
adultos	25-50%	25-50%	94%	93%

La LONGITUD TOTAL es otra variable típica de la bibliografía clásica, aunque no tan utilizada como el peso. Señala diferencias significativas entre los dos grupos de edades, en los machos y en las hembras (Pépin 1985). También entre los dos sexos, en perdices de edad desconocida (Pépin & Contant 1981, Magalhães *et al.* 2001), así como en juveniles y adultos, presentando éstos últimos diferencias mayores (Pépin 1985). En este estudio, la longitud total evidencia diferencias significativas entre los promedios de los dos grupos de edades ( $p < 0,0001$ ), de los dos grupos de sexos ( $p < 0,0001$ ) y de los cuatro grupos de edades y sexos (Tabla 12). Los análisis discriminantes identifican correctamente el sexo del 84% de juveniles y del 87% de adultos, valores muy similares a los obtenidos por Pépin (1985) para las poblaciones de Aude y Hérault (Tabla 28).

**Tabla 28:** Tasas de acierto citadas por la bibliografía y obtenidas en el presente estudio, al utilizar la longitud total como única variable discriminadora del sexo.

tasas de acierto del análisis discriminante con la longitud total						
edad	Pépin 1985			presente estudio		
	hembras	machos	total	hembras	machos	total
desconocida	80%	84%	82%	85%	85%	85%
juveniles	77%	83%	80%	84%	84%	84%
adultos	87%	85%	86%	82%	91%	87%

La LONGITUD DEL ALA es una variable ampliamente utilizada en la determinación de la edad y que generalmente ofrece muy buenos resultados. Permite detectar diferencias entre juveniles y adultos de sexo desconocido (Treussier & Fouquet 1978) o conocido, en algunos trabajos sólo en los machos (Pépin & Contant 1981, Calderón 1983) y en otros, en machos y hembras (Pépin 1985). También señala diferencias entre machos y hembras del mismo grupo de edad (Treussier & Fouquet 1978 sólo en adultos, Calderón 1983, Pépin 1985 en juveniles y en adultos) o de edad desconocida (Vizeu-Pinheiro 1970, Pépin & Contant 1981, Magalhães *et al.* 2001). En el presente estudio, la longitud del ala detecta diferencias significativas entre los promedios de los dos grupos de edades ( $p < 0,0001$ ), de los dos grupos de sexos ( $p < 0,0001$ ) y de los cuatro los grupos de edades y sexos (Tabla 12). De nuevo, las diferencias entre machos y hembras son mayores que las de juveniles y adultos; y las que hay entre machos juveniles y

adultos, mayores que las existentes entre hembras y juveniles adultas (Tabla 13 y Figura 13). A su vez, los análisis discriminantes obtienen tasas de acierto más elevadas que las de estudios anteriores (Tabla 29).

**Tabla 29:** Tasas de acierto citadas por la bibliografía y obtenidas en el presente estudio, al utilizar la longitud del ala como única variable discriminadora del sexo.

<b>tasas de acierto del análisis discriminante con la variable longitud del ala</b>									
edad	Vizeu-P 1970	Pépin & Contant 1981			Calderón 1983		presente estudio		
	total	HE	MA	total	HE	MA	HE	MA	total
desconocida	87%	77%	83%	80%	25-50%	25-50%	88%	91%	90%
juveniles					10-25%	25-50%	94%	85%	90%
adultos					50-80%	50-80%	90%	95%	93%

**HE:** Hembra; **MA:** Macho; **total:** HE+MA

El análisis de las RÉMIGES PRIMARIAS no sólo permite distinguir los grupos de edades, a través del criterio de la forma y color del ápice de la décima y novena rémiges primarias. También es capaz de diferenciar edades y sexos a partir de la longitud de las plumas. A diferencia de las tres variables anteriores, apenas se han utilizado en estudios previos, sólo tenemos constancia del trabajo de Calderón (1983). Él observa que la longitud de la décima y novena rémiges primarias señalan diferencias significativas entre juveniles y adultos del mismo sexo, y entre machos y hembras del mismo grupo de edad. No ofrece resultados para la octava rémige primaria. En este estudio, las longitudes de las tres rémiges permiten distinguir entre los promedios de los dos grupos de edades ( $p < 0,0001$ ), de los dos grupos de sexos ( $p < 0,0001$ ) y de los cuatro los grupos de edades y sexos (Tabla 12). Al igual que en los resultados de Calderón (1983), las diferencias entre machos y hembras adultos son más acusadas que las de los juveniles (Tabla 13 y Figura 13). Las tasas de acierto obtenidas en los análisis discriminantes de este estudio son mucho mayores que las obtenidas por él para el área total de distribución (Tabla 30).

**Tabla 30:** Tasas de acierto citadas por la bibliografía y obtenidas en el presente estudio, al utilizar la longitud de la décima, novena u octava rémige primaria como única variable discriminadora del sexo.

<b>tasas de acierto del análisis discriminante con la longitud de la 10ª, 9ª 8ª rémiges primarias (de manera individual)</b>				
edad	Calderón 1983		presente estudio	
	hembras	machos	hembras	machos
<b>LONGITUD 10ª RÉMIGE PRIMARIA</b>				
desconocida	10-25%	10-25%	84%	94%
juveniles	0-10%	10-25%	91%	90%
adultos	25-50%	10-25%	81%	95%
<b>LONGITUD 9ª RÉMIGE PRIMARIA</b>				
desconocida	0-10%	10-25%	82%	84%
juveniles	.	25-50%	87%	91%
adultos	10-25%	25-50%	83%	95%
<b>LONGITUD 8ª RÉMIGE PRIMARIA</b>				
desconocida	.	.	88%	89%
juveniles	.	.	93%	86%
adultos	.	.	91%	94%

La ausencia o presencia de ESPOLONES es una de las primeras variables utilizados para el sexado de la perdiz. Inicialmente, todos los ejemplares de más de tres meses que no presentaban espolón, se consideraban hembras (Bureau 1913). Sin embargo, en estudios posteriores se ha observado que no todas las hembras están desprovistas de espolón, ni todos los machos están dotados de él (Tabla 31).

**Tabla 31:** Tasas de ejemplares provistos de espolón citadas por la bibliografía y obtenidas en el presente estudio.

<b>tasa de ejemplares provistos de uno o varios espolones</b>					
	N	Juv He	Ad He	Juv Ma	Ad Ma
Pépin & Contant 1981	242	1,4%	7,5%	64,1%	100%
Calderón 1983 <sup>a</sup>	778	3,0%	19,1%	80,4%	96,6%
Calderón, 1983 <sup>b</sup>	778	8,9%	24,8%	81,3%	97,5%
Pépin 1985	741	0,4%	9,0%	46,3%	99,3%
presente estudio <sup>a</sup>	8480	5,2%	16,5%	73,7%	96,7%
presente estudio <sup>b</sup>	8480	9,1%	16,9%	90,7%	96,8%

**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho

**a:** se considera presencia de espolón sólo cuando las protuberancias son claramente visibles; **b:** se considera presencia de espolón cuando se detecta alguna protuberancia, aunque ésta sólo sea incipiente o detectable al tacto.

La ausencia o presencia de espolón no es un criterio suficientemente preciso (Lucas & Laroche 1960 en Birkan 1997a). Debe prestarse atención a otros aspectos como la forma (Birkan 1977a, Pépin & Contant 1981), el número de espolones en cada pata y el diámetro de los mismos (Nadal 1997). Tan sólo los machos presentan más de un espolón por pata, siendo de mayor tamaño y de forma más redondeada que los de las hembras. En el presente estudio, se ha observado que el 41,5% de los machos adultos presentan más de un espolón por pata, mientras que en los machos juveniles esto tan sólo sucede en el 1,5% de los ejemplares, y en las hembras en ninguno. Estas proporciones son superiores a las observadas por Calderón (1983) en los machos adultos (21,3%) y en los machos juveniles (0,4%).

La variable espolones utilizada en este estudio, cuantifica de manera combinada el número, el tamaño y la forma de los espolones de las dos patas. Si bien no es directamente comparable con la anchura del tarso a nivel del espolón utilizada por otros autores, aporta información similar, pues cuanto mayor es el tamaño del espolón, mayor es el diámetro del tarso a esa altura de la pata. Esta variable detecta diferencias significativas entre juveniles y adultos, tanto en los machos como en las hembras (Calderón 1983). También lo hace entre machos y hembras, ya sean de edad desconocida (Magalhães *et al.* 2001) o conocida, tanto en juveniles como en adultos (Calderón 1983). El diámetro del tarso, aunque no sea en su medida máxima al nivel del espolón, también permite distinguir entre edades en el caso de los machos (Pépin 1985) y entre sexos (Pépin & Contant 1981, Pépin 1985, Magalhães *et al.* 2001). En el presente estudio, el espolón detecta diferencias significativas entre los promedios los dos grupos de edades ( $<0,0001$ ), de los dos grupos de sexos ( $p<0,0001$ ) y de los cuatro los grupos de edades y sexos (Tabla 12). Al igual que en las variables anteriores, las diferencias halladas entre los dos sexos son mayores que las encontradas entre juveniles y adultos; y las que hay entre machos juveniles y adultos, son mayores que las que existen entre hembras y juveniles adultas (Tabla 13 y Figura 13).

En los análisis discriminantes realizados por Calderón (1983), la anchura del tarso es la variable con mayor fuerza de entrada en los modelos de los adultos y de las perdices de edad desconocida, y la tercera en los modelos de los juveniles. En los adultos, combinada con cualquier otra variable obtiene tasas de acierto iguales o superiores al 90%, y utilizada en solitario, iguales o superiores al 80%. Las tasas de acierto en los juveniles son inferiores, aunque en los machos son del 50-80%. Estos porcentajes son inferiores a los obtenidos en este estudio con la variable espolones, que proporciona tasas de acierto del 93% en juveniles y del 95% en adultos (Tabla 8).

En resumen, las siete variables analizadas no sólo son capaces de diferenciar entre los promedios de los dos grupos de edad del mismo sexo y los dos grupos de sexo de la misma edad, tal y como señala la bibliografía, sino que también lo hacen entre los dos grupos de edad de distinto sexo y entre los dos grupos de sexo de distinta edad (Tabla 32).

**Tabla 32:** Capacidad de las variables biométricas para diferenciar entre los grupos de edades y sexos, según los resultados de la bibliografía y del presente estudio.

variables biométricas	diferencias entre juveniles y adultos			diferencias entre hembras y machos			diferencias entre los 4 grupos de edades y sexos
	en HE+MA	en HE	en MA	en Juv+Ad	en Juv	en Ad	
peso	g	g	c, d, e, g	c, f, g	d, e, g	d, e	g
Ltot	g	e, g	e, g	c, f, g	e, g	e	g
Lala	b, g	c, d, e, g	c, d, g	a, c, f, g	d, e, g	b, d, e	g
LP10	g	d, g	d, g	g	d, g	d, g	g
LP9	g	d, g	d, g	g	d, g	d, g	g
LP8	g	g	g	g	g	g	g
ancho tarso <sup>a</sup>		d	d	f	d	d	
ancho tarso <sup>b</sup>				c, e, f			
espolones	g	g	g	g	g	g	g

**Ltot:** longitud total; **Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria; **ancho tarso<sup>a</sup>:** anchura del tarso a nivel del espolón; **ancho tarso<sup>b</sup>:** diámetro del tarso; **Juv:** juvenil; **Ad:** adulto; **HE:** hembra; **MA:** macho

**a:** Vizeu-Pinheiro 1970; **b:** Treussier & Fouquet 1978; **c:** Pépin & Contant 1981; **d:** Calderón 1983; **e:** Pépin 1985; **f:** Magalhães *et al.* 2001; **g:** presente estudio

Si bien en todas las variables existen diferencias significativas entre los promedios de los cuatro grupos de edad y sexo, los rangos y las curvas de densidad de frecuencias de las variables de los grupos contiguos se solapan (Figura 12 y Figura 13). Sin embargo, cuando se asigna previamente la edad, el solapamiento se reduce considerablemente, por lo que resulta mucho más fácil distinguir entre machos y hembras, utilizando los valores de las variables biométricas. Sucede exactamente lo mismo con los análisis discriminantes de una única variable. Cuando se intenta discriminar entre los cuatro grupos de edades y sexos, ninguna de las siete variables proporciona tasas de acierto superiores al 68%. Pero cuando se intenta discriminar el sexo de perdices de edad conocida, las tasas de cierto de las variables individuales oscilan entre 84-93% en juveniles y 87-95% en adultos (Tabla 8). Así pues, primero debe determinarse la edad, y después asignar el sexo.

Pese a los excelentes resultados individuales obtenidos en los análisis discriminantes del sexo de las siete variables, las tasas de aciertos son inferiores al 95%, salvo en el caso de los espolones de los adultos. Por ello, y con objeto de trabajar con un margen de error lo más pequeño posible (igual o inferior al 5%), se recomienda trabajar con las variables de manera combinada, lo que aumenta la tasa de aciertos al 94-98%. Los resultados de los análisis discriminantes de este estudio ofrecen tasas de aciertos similares o superiores a las obtenidas por otros autores, utilizando en la mayoría de casos, menos variables que ellos (Tabla 33 y Tabla 34).

**Tabla 33:** Resultados de los principales análisis discriminantes del sexo citados por la bibliografía y obtenidos en el presente estudio.

<b>análisis discriminante del sexo</b>					
<b>autores</b>	<b>edad</b>	<b>N</b>	<b>nº variables</b>	<b>% de aciertos</b>	<b>mejor/es variables</b>
Vizeu-Pinheiro 1970	Juv+Ad	202	4	90%	longitud ala
Pépin & Contant 1981	Juv+Ad	259	11	95%	longitud ala y peso
			7	95%	longitud ala y peso
			6	93%	longitud ala y peso
Calderón 1983	Juv	212	4	89%	altura pico
	Ad	475	8	92%	anchura tarso y longitud ala
	Juv+Ad	725	6	90%	anchura tarso y longitud ala
Pépin 1985	Juv	491	8	93%	
	Ad	253	8	96%	
	Juv+Ad	744	8	94%	
presente estudio	Juv	1780	7	96%	espolones y peso
		1987	5	95%	espolones y longitud ala
		2574	4	94%	longitud ala
	Ad	2317	7	98%	espolones y peso
		2544	5	98%	espolones y longitud ala
		2840	4	95%	longitud ala
		4097	7	97%	espolones y peso
	Juv+Ad	4531	5	96%	espolones y longitud ala
		5414	4	94%	longitud ala

Edad: **J**: juveniles; **A**: adultos

**Tabla 34:** Resultados de los principales análisis discriminantes del sexo y la edad citados por la bibliografía y obtenidos en el presente estudio.

<b>análisis discriminante de los cuatro grupos de edades y sexos</b>				
<b>autores</b>	<b>N</b>	<b>nº variables</b>	<b>% de aciertos</b>	<b>mejor/es variables</b>
Calderón 1983		9	72%	anchura tarso y longitud ala
		8	69%	anchura tarso y longitud ala
presente estudio	4097	7	87%	longitud 9ª rémige primaria y espolones
	4531	5	87%	longitud 9ª rémige primaria y espolones
	5414	4	85%	longitud 9ª rémige primaria

En resumen, los resultados obtenidos confirman que las variables biométricas nos permiten evaluar con un margen de error más que aceptable, la proporción de machos y hembras de una población, siempre y cuando se disponga de una muestra representativa de ésta. Además, no es indispensable examinar el ejemplar completo, pues las muestras biológicas permiten obtener las variables para asignar la edad y el sexo con las suficientes garantías. Por otra parte, el hecho de trabajar en un área de estudio homogénea y reducida, permite a las técnicas de discriminación ofrecer resultados más precisos y consistentes que los obtenidos en otros estudios, tal y como ya sugería Calderón (1983) y confirmaba Pépin (1985) en sus estudios de las poblaciones de Aude y Hérault.

## La asociación entre las variables biométricas

El mayor o menor grado de asociación entre las variables biométricas, se ha estudiado en diversas especies de galliformes. Ménoni & Novoa (1987) citados por Junco (2002), observaron que en el urogallo (*Tetrao urogallus*) existe una fuerte correlación entre la altura del pico y la longitud de la cabeza, además utilizaron esas dos variables para determinar la edad de los ejemplares. Junco (2002), al estudiar ejemplares de perdiz pardilla (*Perdix perdix hispaniensis*) de la Reserva Regional de Caza de Fuentes Carrionas (Norte de Palencia), detectó una correlación positiva entre la longitud del ala y la altura del pico ( $r=0,52$ ;  $N=15$ ;  $p=0,05$ ), la longitud del tarso y la altura del pico ( $r=0,54$ ;  $N=15$ ;  $p=0,04$ ) y las longitudes del tarso y del pico ( $r=0,58$ ;  $N=15$ ;  $p=0,02$ ).

También se han analizado este tipo de asociaciones en la perdiz roja. Ricci (1981) estudió cuatro variables biométricas en perdices de granja y obtuvo correlaciones significativas en todas las parejas de variables, con coeficientes que oscilaban entre 0,5-0,77. Pépin & Contant (1981) trabajaron con once variables y detectaron correlaciones significativas en 45 de las 55 parejas resultantes de las combinaciones dos a dos. Junco (2002) evaluó seis variables y obtuvo correlaciones significativas en 3 de las 15 parejas. En el presente estudio, se ha trabajado con siete variables biométricas y se han obtenido correlaciones altamente significativas en las 21 parejas de variables contrastadas, todas ellas con coeficientes de correlación superiores a 0,66.

Al comparar los resultados de este estudio con los disponibles en la bibliografía, se aprecia que el valor del coeficiente de correlación entre el peso y la longitud del ala es muy similar al calculado a partir de los datos proporcionados por Vizeu-Pinheiro (1970) y al obtenido por Junco (2002). Los valores presentados por Pépin & Contant (1981) no son directamente comparables, pues los coeficientes corresponden a la matriz de correlaciones residuales. Globalmente, el peso presenta las correlaciones más elevadas con un mayor número de variables biométricas (Tabla 35). En el presente estudio, las tres parejas de variables que presentan los coeficientes de correlación más elevados son las que combinan las longitudes de la décima, novena y octava rémiges primarias, todas con valores superiores a 0,91 (Tabla 15). No es de extrañar, dado que se trata de tres plumas contiguas del ala. Tal y como sucedía con la longitud del dedo externo y del dedo medio, o con la altura y anchura de la cabeza, que eran las dos parejas que presentaban los mayores coeficientes de correlación de entre todas las parejas contrastadas por Pépin & Contant (1981).

**Tabla 35:** Coeficientes de correlación entre variables biométricas, citados por la bibliografía y obtenidos en el presente estudio.

		coeficientes de correlación entre variables biométricas					
variables biométricas		Vizeu-P 1970	Ricci 1981 granja a granja b		Pépin & Cont. 1981*	Junco 2002	presente estudio
peso	longitud total				0,31 ***		0,78 ****
	longitud ala	0,75 ***			0,33 ***	0,76 **	0,77 ****
	longitud tarso	0,51 ***	0,72 **	0,76 **	0,34 ***	ns	
	diámetro tarso				0,29 ***		
	espolones				0,29 ***		0,75 ****
	anchura cabeza				0,46 ***		
	altura cabeza	0,73 ***			0,34 ***		
	altura pico		0,61 **	0,63 **		0,54 *	
	anchura pico		0,65 **	0,60 **		ns	
	longitud cola					0,65 **	
longitud total	longitud ala				0,35 ***		0,72 ****
	longitud tarso				0,27 ***		
	diámetro tarso				0,18 **		
	espolones						0,67 ****
	anchura cabeza				0,18 **		
	altura cabeza				ns		
longitud ala	longitud tarso	0,49 ***			0,23 ***	ns	
	diámetro tarso				0,13 *		
	espolones						0,70 ****
	anchura cabeza				0,20 **		
	altura cabeza	0,56 ***			ns		
	altura pico					ns	
	anchura pico					ns	
	longitud cola					ns	

**\*Nota:** los valores de Pépin & Contant 1981 corresponden a los coeficientes de correlación de los residuos.  
ns: no significativo; \* p<0,05; \*\* p<0,01; \*\*\* p<0,001; \*\*\*\* p<0,0001

## La variabilidad espacial e interanual de las variables biométricas

La mayoría de los autores que han estudiado la biometría de poblaciones de perdiz procedentes de diferentes áreas de estudio han detectado variaciones zonales. No sucede lo mismo con las variaciones interanuales, que se han evaluado en muy pocos trabajos y a partir de series temporales muy cortas (dos o tres años).

Treussier & Fouquet (1978) analizaron la longitud del ala plegada durante tres temporadas consecutivas de caza (1973-74-75), en cuatro regiones de Francia (Loire en el Norte, Massif Central en el Centro, Région aquitaine en el Suroeste y Aude-Hérault en el Sureste). Señalaron que en el caso de los adultos, la población era homogénea, y no existían diferencias entre las regiones y tampoco entre los años de estudio. Sin embargo, en el caso de los juveniles, observaron diferencias entre los ejemplares del Norte y del Sur, presentando éstos últimos alas de menor longitud.

Pépin & Contant (1981) estudiaron las poblaciones de perdiz de Aude y Hérault (ambas en el Sureste francés) durante una única temporada de caza (1979). Detectaron diferencias regionales significativas en cinco de las once variables biométricas estudiadas: el peso, la longitud del tarso y la longitud del dedo externo, del medio y del interno. Las perdices de Aude, independientemente del sexo presentaban valores significativamente mayores que los de las perdices de Hérault. Los autores también señalaron que el año de muestreo no parecía influir en los resultados, siempre y cuando se trabajase en los mismos sectores de caza. Aunque para realizar esa afirmación, se basaron en la recopilación de datos complementarios que no llegaron a especificar.

Calderón (1983) para evaluar la posible influencia de la procedencia de los ejemplares, comparó las distribuciones de frecuencias de los valores de la función discriminante del sexo en sus tres áreas principales de estudio: Doñana (Huelva), Osuna (Sevilla) y Sierra Nevada (Granada). Las distribuciones de frecuencias correspondientes a Doñana y Osuna presentaban diferencias significativas, tanto para los machos ( $p < 0,005$ ) como para hembras ( $p < 0,001$ ). Las distribuciones de Doñana estaban desplazadas hacia la zona de tamaños más pequeños. En el extremo contrario y desplazadas hacia la zona de tamaños más grandes, parecían encontrarse las distribuciones de Sierra Nevada, aunque no se pudieron contrastar estadísticamente, a causa de su reducido tamaño de muestra. Al comparar las distribuciones obtenidas a partir de todos los ejemplares con las distribuciones de Doñana, las diferencias continuaban siendo significativas. No sucedía lo mismo al realizar la comparación con Osuna, desapareciendo las diferencias significativas, tanto en machos como en hembras. Respecto a la influencia temporal, el autor evaluó las variaciones de algunas variables biométricas a lo largo de los meses del año. Pero no analizó, para un periodo concreto del año, las posibles variaciones entre diferentes años de estudio.

Pépin (1985) continuó su estudio de las poblaciones de Aude y Hérault, aunque en esta ocasión trabajó con menos variables y con más ejemplares, capturados a lo largo de tres temporadas de caza (1979-80-81). No evaluó las posibles diferencias entre las tres temporadas de caza, pero sí entre las dos regiones de estudio. Detectó diferencias regionales significativas en siete de las ocho variables biométricas estudiadas. La mayor diferencia entre las perdices de Aude y Hérault, tanto en machos como en hembras, se registró en el peso, sobre todo en el de los adultos; le seguían el diámetro y la longitud del tarso. También detectó diferencias significativas en la longitud del ala (en machos y hembras juveniles y en hembras adultas), en la envergadura de las hembras, en la longitud total de las hembras juveniles y en la anchura de la cabeza de los machos adultos. En todos los casos excepto en el diámetro del tarso, las perdices de Aude eran mayores que las de Hérault. La única variable en la que no se observó influencia del área de estudio fue la altura de la cabeza. Tampoco se apreciaron diferencias en la proporción de perdices que presentaban espolón.

Magalhães *et al.* (2001) estudiaron 16 variables biométricas de tres poblaciones de perdices del Centro (Pernes-Santarém) y del Norte (Lamego y Vimioso) de Portugal. Los ejemplares analizados correspondían a única temporada de caza (1992), por lo que no pudieron evaluar las posibles variaciones biométricas entre diferentes años de estudio. Pero sí contrastaron la influencia del área de origen de los ejemplares. Observaron que apenas existían diferencias entre las dos poblaciones del Norte, sólo en la longitud de la cola de los machos (inferior en Vimioso) y en la anchura de la cabeza de las hembras (inferior en

Lamego). Sin embargo, al comparar las dos poblaciones del Norte con la del Centro, detectaron diferencias significativas en muchas de las variables biométricas, más en la comparación con Lamego (en diez variables en las hembras y en cuatro en los machos) que con la comparación con Vimioso (una variable en las hembras y cinco en los machos). La longitud del tarso y de los tres dedos de las perdices del Centro eran inferiores a las de las perdices Norte, mientras que la longitud de la cola y el ancho del tarso eran superiores. Además, en el caso particular de las hembras de Lamego, se detectaron valores significativamente inferiores a las del Centro en el peso, la longitud total, la altura y anchura de la cabeza, la longitud del pico y la anchura del tarso.

Junco (2002) realizó un análisis comparativo anual del peso de las perdices capturadas en la Reserva Regional de Caza de Fuentes Carrionas (Norte de Palencia) durante tres temporadas de caza (1994-96-97). No obtuvo diferencias significativas entre los pesos de los tres años.

En este estudio se han detectado diferencias significativas entre áreas de estudio en las seis variables estudiadas. El peso y la longitud total sólo se han podido contrastar en las cinco áreas del Centro-Sur peninsular y el resto de variables en todas las áreas. Los resultados no revelan una tendencia común para todas las variables, es decir que las perdices de una determinada zona pueden presentar los valores mayores de una variable, pero no de las demás. Es el caso de las perdices de Cuenca, que presentan los pesos más altos pero no las longitudes del ala ni de las plumas. Aunque en el caso de las longitudes del ala y de las tres rémiges sí se observan pautas comunes, las perdices de la provincia de Huesca presentan los valores mínimos, y las de Badajoz los máximos. Se observa además, que las variaciones regionales de una misma variable no son exactamente las mismas para los cuatro grupos de edades y sexos (Tabla 24 y Figura 28 a Figura 31).

La mayoría de resultados de los estudios anteriores no son directamente comparables con los del presente estudio, en el que se trabaja con un tamaño de muestra mucho más elevado ( $N=36430$ ) y se compara un mayor número de áreas de estudio y temporadas de caza, 8 y 14 respectivamente (Tabla 3). Además, el hecho de que algunos autores no separen los sexos (Treussier & Fouquet 1978) o las edades (Pépin & Contant 1981, Magalhães *et al.* 2001), o ninguno de ellos (Junco 2002) puede sesgar considerablemente sus resultados acerca de la posible influencia regional y anual sobre las variables biométricas.

Pese a todo, la mayoría de los autores coinciden en la existencia de la variabilidad regional de las variables biométricas de la perdiz roja, así como en los mecanismos que probablemente la provocan. La ONC (1986) señala la existencia un gradiente Norte-Sur, en el que los valores de las variables biométricas decrecen a medida que avanzamos hacia el Sur. Sin embargo, no se ha observado esa tendencia en prácticamente ninguno de los resultados de perdiz roja evaluados. De hecho, las diferencias biométricas regionales detectadas entre las poblaciones del Sureste francés, señalaban en todas ellas (excepto en el diámetro del tarso) valores mayores para las perdices de la región de Aude, con latitud ligeramente inferior a la de Hérault. En el caso de Portugal, de las doce variables biométricas que prestaban diferencias significativas entre las poblaciones de las regiones del Norte y del Centro, sólo en cinco de ellas los valores del Norte eran superiores a los del centro, y todas ellas se limitaban al pico (anchura) y a las extremidades (longitud del tarso y de los tres dedos). En el presente estudio, las poblaciones de las regiones del Norte peninsular presentan, para la mayoría de las variables biométricas, promedios significativamente inferiores a los de las poblaciones de las regiones del Centro-Sur.

El muestreo realizado en este estudio no se ha diseñado para contrastar adecuadamente la hipótesis del gradiente latitudinal, y lo mismo sucede con los estudios anteriores. Pero a raíz de los resultados obtenidos en todos ellos, no parece que la perdiz roja cumpla el gradiente latitudinal característico descrito en las reglas ecogeográficas. Dichas reglas son regularidades observadas en características biológicas de individuos, poblaciones o especies, que responden a un gradiente geográfico. Dos de las más conocidas son la regla de Bergmann (1847), reformulada posteriormente por Mayr (1956), ambos citados por James (1970), y la regla de Allen (1877), que hacen referencia al tamaño y a las proporciones corporales en animales homeotermos. El tamaño de las especies de un taxón o de las poblaciones de una especie que habitan en climas fríos es mayor que el de climas cálidos (regla de Bergmann). Sucede lo contrario con el tamaño relativo de las partes periféricas (extremidades, cola, pico, hocico, orejas, etc), que en los climas cálidos es mayor que en los en los climas fríos (regla de Allen). De manera que en los climas más fríos, los

animales presentan tallas más grandes y cuerpos más compactos que en los climas cálidos. Las dos reglas se basaban en la termorregulación. El menor cociente superficie/volumen de los animales grandes supone una ventaja para conservar el calor en los climas fríos, mientras que la mayor relación superficie/volumen de los animales más pequeños, favorece la disipación del calor en climas cálidos y húmedos. De la misma manera, los apéndices cortos conservan mejor el calor y los apéndices más largos son más eficaces a la hora de disiparlo. Las definiciones recientes de la regla de Bergmann han tendido a generalizar su aplicación en homeotermos a todos los animales, y además han sustituido las declaraciones sobre la variación del tamaño corporal entre los climas más fríos y más cálidos, por declaraciones acerca de la variación del tamaño corporal a través de la latitud. Y aunque a gran escala existe una correlación entre la latitud y el clima, ésta puede ser mucho más débil a pequeña escala (Blackburn *et al.* 1999).

Sin embargo, tampoco es de extrañar que los resultados obtenidos no sigan la pauta de las reglas ecogeográficas, pues su validez ha sido y continúa siendo cuestionada por muchos autores. Tanto la generalidad de los patrones geográficos como sus mecanismos subyacentes siguen resultando controvertidos. James (1982) en su revisión sobre la morfología ecológica de las aves, prestó especial atención a las variaciones intraespecíficas, cuestionando que los gradientes geográficos de variación de un carácter fuesen enteramente el resultado de un equilibrio entre la selección natural y el flujo genético. Así mismo, señaló la influencia de efectos no genéticos como la alimentación y el entorno físico sobre la morfología de las aves silvestres. Geist (1987) consideró inválida la regla de Bergmann y sostuvo la hipótesis de que el tamaño del cuerpo seguía la tendencia de la productividad anual, de modo que éste dependía de la disponibilidad de nutrientes y de la energía disponible durante los períodos de crecimiento. Más recientemente, Olson *et al.* (2009) en su trabajo sobre la biogeografía y ecología global del tamaño corporal en las aves, tras analizar los pesos de 8270 especies (recogidos de 434 fuentes bibliográficas) señalaron que aunque la predicción de Bergmann, en términos fisiológicos es considerablemente exacta, está muy lejos de proporcionar una imagen completa. Acabaron concluyendo que los patrones globales del tamaño corporal en las aves vienen dados por las interacciones entre las demandas fisiológicas del medio ambiente, la disponibilidad de recursos, la riqueza de especies y la rotación taxonómica entre linajes.

Los estudios realizados en Tetraónidos señalan tendencias latitudinales y climáticas distintas según las especies (Brenot *et al.* 2005). En algunos casos como el del urogallo de Canadá (*Dendragapus canadensis*), los animales de las poblaciones del Norte tienden a tener dimensiones corporales mayores que las de las aves de las poblaciones del Sur. En Francia, sucede lo mismo con el urogallo y la perdiz gris. Las poblaciones de urogallo de las cadenas montañosas de Vosgos y Jura (*Tetrao urogallus major*) son mayores que las de los Pirineos (*Tetrao urogallus aquitanicus*) y las poblaciones de perdiz pardilla de las llanuras del Norte (*Perdix perdix perdix*) son mayores que las de los Pirineos (*Perdix perdix hispaniensis*). En otras especies, la tendencia latitudinal es en sentido contrario. Es el caso del grévol engolado (*Bonasa umbellus*) en Norteamérica, o de la perdiz nival (*Lagopus mutus*), donde las poblaciones de los Pirineos (*Lagopus mutus pyrenaicus*) presentan pesos mayores que las de las Alpes franceses e italianos (*Lagopus mutus helveticus*). Las diferencias regionales no pueden deberse a una simple cuestión de la temperatura porque en los Pirineos, generalmente el clima es más frío que en las llanuras del Norte de Francia, pero menor que en los Alpes.

Así pues, la variabilidad regional detectada en los estudios de la perdiz roja, tal vez se debe a otro tipo de factores, más o menos ligados con la latitud y/o el clima, que pueden incidir en mayor o menor medida en el crecimiento de los animales. Pépin *et al.* (1988) señalaron que la variación geográfica en los tamaños de las perdices de Aude y Hérault, se debía probablemente a una combinación de factores ambientales y genéticos, éstos últimos a causa de las sueltas de aves de granja de diversos orígenes. También Magalhães *et al.* (2001) sugirieron la influencia del clima, el tipo de suelo, la vegetación, y eventualmente la herencia genética de los individuos. En una especie cinegética como la perdiz, de elevado interés económico, es relativamente frecuente que las poblaciones estén gestionadas, con objeto de optimizar su rendimiento. En esos casos, también debería evaluarse la posible influencia de las medidas de gestión cinegética, especialmente las destinadas a la mejora de la calidad del hábitat y al aporte artificial de agua y comida suplementaria. Pues estas medidas favorecen que los animales puedan disponer durante más tiempo de más recursos, tanto en forma de alimento como de refugio.

Los promedios de las variables biométricas obtenidas en las diferentes áreas de estudio de este trabajo (Figura 28), no pueden contrastarse estadísticamente con los descritos en la bibliografía para otras áreas de estudio (Tabla 36 a Tabla 39). Además, las comparaciones directas con algunos autores no son posibles, pues éstos no siempre separan los grupos de edad. No obstante, sí pueden apreciarse las variaciones regionales, que para algunas variables resultan más grandes entre dos áreas próximas (Aude y Hérault) que entre dos más alejadas (Hérault y Sur de España).

**Tabla 36:** Valores del peso en diferentes zonas del área de distribución de la perdiz roja citadas por la bibliografía.

<b>peso (gr) de la perdiz roja en diferentes zonas de su área de distribución</b>				
<b>área de estudio</b>	<b>N</b>	<b>edad</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>
Inglaterra <sup>d</sup>		A	441	534
Francia <sup>a</sup>		A	(340-435)	(380-630)
Aude, Sureste F <sup>e</sup>	24 ♀ 22 ♂ 13 ♂	J+A J A	419,2±75,2 (360-460)	489±27,5 (440-550) 518,1±20,4 (490-550)
Aude, Sureste F <sup>g</sup>	42 ♀+34 ♂ 16 ♀+27 ♂	J A	407,7±20,6 (365-440) 429,1±23,0 (395-460)	492,4±23,3 (440-550) 523,1±21,8 (475-560)
Hérault, Sureste F <sup>e</sup>	91 ♀+109 ♂	J+A	389,2±27,4 (320-470)	468±28,5 (370-520)
Hérault, Sureste F <sup>g</sup>	118 ♀+179 ♂ 188 ♀+111 ♂	J A	381,4±30,3 (320-490) 398,2±22,1 (325-460)	468,3±28,9 (350-535) 481,1±28,7 (410-550)
Pernes, Centro P <sup>h</sup>	30 ♀+39 ♂	J+A	410,2±18,9 (365-445)	469,7±33,5 (395-535)
Lamego, Norte P <sup>h</sup>	17 ♀+4 ♂	J+A	374,6±34,5	478,7±31,72
Vimioso, Norte P <sup>h</sup>	7 ♂	J+A		470,0±11,9
Sur Portugal <sup>c</sup>	47 ♀+44 ♂	J+A	395,4 (308-501)	483,6 (368-596)
Palencia <sup>i</sup>	27 ♀+19 ♂ 40 ♀+55 ♂	J A	404,1± 32,9 (300-460) 413,6±28,8 (350-500)	457,6±42,0 (380-500) 485,3±52,8 (380-700)
Salamanca <sup>b</sup>	50 ♀+50 ♂	J+A	401	458
Ciudad Real <sup>b</sup>	42 ♀+40 ♂	J+A	376	434
Sur de España <sup>d</sup>	247	J A	396 405	464 483
área de distribución europea <sup>f</sup>	592	J A	396,1 406,4	467,5 480,3

**Edad:** J: juveniles; A: adultos

**Área de estudio:** Francia se abrevia F y Portugal se abrevia P. Los superíndices señalan a los autores de los estudios. **a:** Penot 1956 (citado por e); **b:** Bump 1958; **c:** Vizeu-Pinheiro 1970; **d:** Coles 1977 (citado por e); **e:** Pépin & Contant 1981; **f:** Calderón 1983; **g:** Pépin 1985; **h:** Magalhães *et al.* 2001; **i:** Junco, 2002

**Nota valores:** se indica el promedio, el promedio ± desviación estándar, el rango (), o alguna combinación de los anteriores.

**Tabla 37:** Valores de la longitud total en diferentes zonas del área de distribución de la perdiz roja citadas por la bibliografía.

<b>longitud total (mm) de la perdiz roja en diferentes zonas de su área de distribución</b>				
<b>área de estudio</b>	<b>N</b>	<b>edad</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>
Aude+Hérault, Sureste F <sup>a</sup>	112 ♀+141 ♂	J+A	342,6±11,9 (312-376)	361,1±12,6 (315-391)
Aude+Hérault, Sureste F <sup>b</sup>	196 ♀+264 ♂	J	341,2±10,9 (312-375)	358,5±10,4 (325-383)
	116 ♀+142 ♂	A	345,7±10,2 (318-376)	366,3±11,4 (315-391)
Pernes-Santarém, centro P <sup>c</sup>	30 ♀+33 ♂	J+A	335,8±7,2 (323-350)	351,0±11,0 (322-367)
Lamego, Norte P <sup>c</sup>	16 ♀+4 ♂	J+A	329,3±13,2	355,7±12,7
Vimioso, Norte P <sup>c</sup>	3 ♀+11 ♂	J+A	340,3±15,0	353,5±12,4

**Edad:** **J:** juveniles; **A:** adultos

**Área de estudio:** Francia se abrevia **F** y Portugal se abrevia **P**. Los superíndices señalan a los autores de los estudios. **a:** Pépin & Contant 1981; **b:** Pépin 1985; **c:** Magalhães *et al.* 2001

**Nota valores:** se indica el promedio, el promedio ± desviación estándar, el rango (), o alguna combinación de los anteriores.

**Tabla 38:** Valores de la longitud del ala en diferentes zonas del área de distribución de la perdiz roja citadas por la bibliografía.

<b>longitud del ala (mm) de la perdiz roja en diferentes zonas de su área de distribución</b>				
<b>área de estudio</b>	<b>N</b>	<b>edad</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>
Francia <sup>a</sup>		J+A	(150-166)	(164-171)
Francia <sup>b</sup>		A	(142-166)	(155-173)
Aude+Hérault, Sureste F <sup>d</sup>	113 ♀+143 ♂	J+A	153,6±4,4 (142-167)	162±4,3 (151-172)
Aude, Sureste F <sup>f</sup>	42 ♀+ 41 ♂	J	153,8±3,4 (147-161)	162,6±3,9 (153-175)
	16 ♀	A	156,7±4,0 (150-164)	
Hérault, Sureste F <sup>f</sup>	196 ♀+219 ♂	J	152,6±4,7 (142-167)	160,5±3,9 (150-174)
	99 ♀	A	153,7±4,2 (141-163)	
Aude+Hérault, Sureste F <sup>f</sup>	142 ♂	A		164,0±4,0 (151-172)
Pernes, centro P <sup>g</sup>	30 ♀+39 ♂	J+A	151,2±3,0 (146-160)	158,2±4,4 (147-170)
Lamego, Norte P <sup>g</sup>	17 ♀+4 ♂	J+A	150,3±4,9	160,0±4,1
Vimioso, Norte P <sup>g</sup>	3 ♀+11 ♂	J+A	153,3±1,53	160,7±4,5
Sur Portugal <sup>c</sup>	59 ♀+58 ♂	J+A	149,9±4,55 (139-160)	160,1±4,55 (150-173)
Palencia <sup>h</sup>	10 ♀+11 ♂	J+A	157	162
área de distribución europea <sup>e</sup>	980	J	150,7	158,1
		A	151,5	160,4

**Edad:** **J:** juveniles; **A:** adultos

**Área de estudio:** Francia se abrevia **F** y Portugal se abrevia **P**. Los superíndices señalan a los autores de los estudios. **a:** Bureau 1913 (citado por d); **b:** Penot 1956 (citado por d); **c:** Vizeu-Pinheiro 1970; **d:** Pépin & Contant 1981; **e:** Calderón 1983; **f:** Pépin 1985; **g:** Magalhães *et al.* 2001; **h:** Junco 2002

**Nota valores:** se indica el promedio, el promedio ± desviación estándar, el rango (), o alguna combinación de los anteriores

**Tabla 39:** Valores de las longitudes de las rémiges primarias en diferentes zonas del área de distribución de la perdiz roja citadas por la bibliografía.

<b>longitud rémiges primarias (mm) de la perdiz roja en diferentes zonas de su área de distribución</b>				
<b>área de estudio</b>	<b>N</b>	<b>edad</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>
<b>10ª RÉMIGE PRIMARIA</b>				
área de distribución europea <sup>a</sup>	980	Juv	95,9	100,5
		Ad	96,9	102,6
<b>9ª RÉMIGE PRIMARIA</b>				
área de distribución europea <sup>a</sup>	980	Juv	103,3	107,7
		Ad	105,5	111,6

**Edad: J:** juveniles; **A:** adultos

Área de distribución europea <sup>a</sup>: Calderón 1983

Respecto a la variabilidad interanual, no se han hallado estudios similares que evalúen las variables biométricas de las poblaciones de perdiz roja a lo largo de una serie temporal larga. Por ello, se ha optado por comparar los resultados obtenidos en el área principal de estudio, con los de las otras áreas de referencia de este trabajo. En las áreas de referencia del Centro-Sur peninsular se ha trabajado con menos años que en las áreas del Norte, pero en cualquier caso, sus tamaños de muestra permiten realizar el contraste (Tabla 40).

**Tabla 40:** Tamaño de muestra y número de años contrastados de cada variable biométrica en las diferentes áreas de estudio.

<b>tamaño de muestra y nº de años contrastados en las diferentes áreas de estudio</b>														
<b>área</b>	<b>peso</b>		<b>Ltot</b>		<b>Lala</b>		<b>LP10</b>		<b>LP9</b>		<b>LP8</b>		<b>espolones</b>	
	<b>Nm</b>	<b>Na</b>	<b>Nm</b>	<b>Na</b>	<b>Nm</b>	<b>Na</b>	<b>Nm</b>	<b>Na</b>	<b>Nm</b>	<b>Na</b>	<b>Nm</b>	<b>Na</b>	<b>Nm</b>	<b>Na</b>
EN	9938	14	7529	14	11539	14	11844	14	13011	14	10696	14	8480	14
HU	.	.	.	.	889	15	1947	15	2053	15	1796	15	1469	15
SO	.	.	.	.	1309	11	2668	11	2848	11	2154	11	3266	11
BU	.	.	.	.	3085	15	4065	15	3119	10	2315	10	4893	15
CU	269	2	270	2	681	7	1028	7	1108	7	874	7	1150	7
CR	450	3	1153	4	3619	6	2777	6	3350	6	2833	6	1286	4
AL	.	.	718	3	2932	3	2915	3	2903	3	2919	3	740	3
BA	.	.	298	3	3917	3	3913	3	3895	3	3908	3	301	3

Área principal de estudio: **EN:** Ensanchas

Áreas de referencia: **HU:** Huesca; **SO:** Soria; **BU:** Burgos; **CU:** Cuenca; **CR:** Ciudad Real; **AL:** Albacete; **BA:** Badajoz  
**Nm:** número de muestras; **Na:** número de años contrastados

En todas las áreas de referencia se han detectado diferencias significativas entre años, para al menos tres de las variables biométricas estudiadas. Las provincias de Huesca y Cuenca son las que presentan menos casos de variabilidad interanual, probablemente a causa de su menor tamaño de muestra, que hace que resulte más difícil detectar las posibles diferencias. Dado que el tamaño corporal está relacionado con las condiciones durante el período de crecimiento y estas condiciones varían de un año a otro, la posibilidad de discernir un cambio temporal en el tamaño corporal se relacionaría positivamente con el lapso de tiempo de las muestras examinadas; además, cuanto mayor sea la muestra, más probabilidades hay de que las variaciones sean detectadas (Yom-Tov & Geffen 2011). En el extremo contrario están las provincias de Burgos, Soria y Badajoz, donde todas las variables señalan cambios anuales al menos en alguno de los cuatro grupos de edad, aunque la mayoría lo hacen en tres o cuatro grupos. En todas las variables biométricas evaluadas se han detectado diferencias significativas interanuales en varias áreas de referencia, tanto en las del Norte, como en las del Centro-Sur peninsular. La longitud del ala es el parámetro que registra un mayor número de casos de variabilidad y el parámetro espolones el que menos (Figura 32).

Así pues, queda demostrado que los cambios interanuales de las variables biométricas observados en el área de estudio principal, no es un hecho aislado y característico de esa población, sino que también tiene lugar en otras poblaciones peninsulares. Estos resultados sugieren que las poblaciones presentan cierta flexibilidad fenotípica que les permite adaptarse morfológicamente a los cambios anuales de su entorno. La flexibilidad fenotípica es un cambio reversible en valores de los caracteres de un individuo a lo largo de su vida (Piersma & Lindström 1997). Aunque normalmente estos cambios se asocian a actividades estacionales, que reflejan las condiciones de cría, los movimientos migratorios, los cambios de dieta o ajustes similares (Piersma & Drent 2003), es posible que también se asocien a otro tipo de ciclos temporales, de uno o varios años. Yom-Tov & Geffen (2011) en su estudio sobre los recientes cambios espaciales y temporales en el tamaño del cuerpo de los vertebrados terrestres, señalan que el tamaño del cuerpo actúa como un barómetro, fluctuando en paralelo con los cambios en los indicadores claves correspondientes, y que los cambios geográficos y temporales en el tamaño del cuerpo son en realidad manifestaciones de los mismos conductores.

**Figura 32:** Resumen de los resultados de las comparaciones de medias de las variables biométricas entre los diferentes años de estudio en los cuatro grupos de sexo y edad, estimados por el análisis de varianza y por la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

variables biométrica	grupos	áreas de estudio														
		EN	HU	SO	BU	CU	CR	AL	BA							
peso	J ♀ A ♀	**	**								**	**				
	J ♂ A ♂	**	**						*		**	**				
Ltot	J ♀ A ♀	**	**								**	**	**	**	*	
	J ♂ A ♂	**	**								**	**	**	**	**	**
Lala	J ♀ A ♀	**	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	*	**
	J ♂ A ♂	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	*	**
LP10	J ♀ A ♀	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
	J ♂ A ♂	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
LP9	J ♀ A ♀	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
	J ♂ A ♂	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
LP8	J ♀ A ♀	**	**	**	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
	J ♂ A ♂	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
espolones	J ♀ A ♀	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**
	J ♂ A ♂	**	**	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	**

**Juv He:** Juvenil Hembra; **Ad He:** Adulto Hembra; **Juv Ma:** Juvenil Macho; **Ad Ma:** Adulto Macho

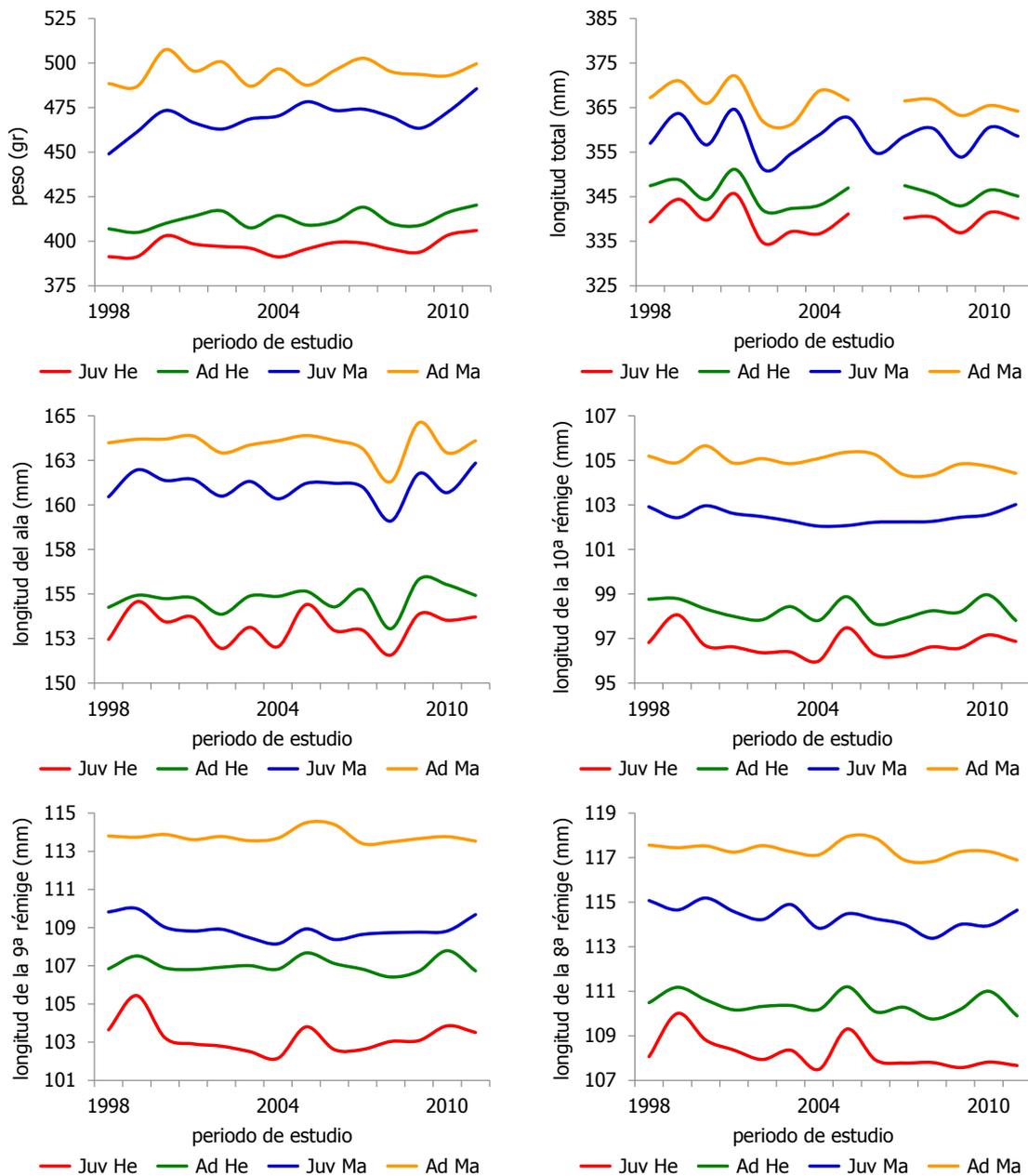
**EN:** Ensanchas; **HU:** Huesca; **SO:** Soria; **BU:** Burgos; **CU:** Cuenca; **CR:** Ciudad Real; **AL:** Albacete; **BA:** Badajoz

**Nota:** La presencia de dos asteriscos señala que tanto la prueba del análisis de varianza como la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis detectan diferencias significativas entre temporadas ( $p \leq 0,05$ ). La presencia de un único asterisco, indica que sólo una de las dos pruebas detecta esas diferencias, y la ausencia de asterisco indica que ninguna de las dos pruebas las detecta.

En el área principal de estudio, las variaciones biométricas interanuales se asocian principalmente con los valores de precipitación de los meses de primavera. Posiblemente las primaveras con precipitaciones más abundantes (sin resultar excesivas) implican una producción primaria más elevada, lo que conlleva una mayor disponibilidad de alimento, que a su vez permitiría un mayor crecimiento. Se observa esa tendencia en el caso del peso y la longitud total. Sin embargo, en el caso de la longitud del ala, y de las tres rémiges primarias se observa la tendencia contraria. Tal vez, cuando los animales disponen de más recursos tienden a invertir más en la talla corporal que en la capacidad de vuelo. En cualquier caso, la gran diversidad de factores que afectan a rasgos fenotípicos dificulta la interpretación del origen de la variación morfológica (Tellería *et al.* 2013).

Yom-Tov *et al.* (2002) evaluaron la hipótesis de que la masa corporal y la longitud del tarso de perdices chukar (*Alectoris chukar*) había cambiado como resultado del calentamiento global de las últimas décadas. Para ello, estudiaron especímenes de museo recogidos en Israel durante la segunda mitad del siglo XX. No obtuvieron evidencias de una dependencia lineal entre el peso y el año de estudio, que apoyara su hipótesis de la disminución de tamaño a causa del aumento lineal de la temperatura ambiente durante este período. Pero sí observaron una dependencia no paramétrica entre el peso y el año de estudio, obteniendo una curva suave, que mostraba que durante los primeros años del período de estudio había habido un aumento inicial en la masa corporal, que luego se estabilizaba y que después disminuía. Estos resultados señalan a gran escala, las mismas tendencias observadas en el presente estudio, a escala más pequeña, con ciclos consecutivos de aumento, estabilización y descenso de las variables biométricas. Los ciclos del peso y de las longitudes de las rémiges primarias parecen más largos que los de la longitud total y la longitud del ala (Figura 18 a Figura 24 y Figura 33).

**Figura 33:** Promedios anuales de las variables biométricas de las perdices capturadas en el área principal de estudio (Las Ensanchas, Ciudad Real) durante el periodo de estudio 1998-2011.



**Juv He:** juvenil hembra; **Ad He:** adulto hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho



## **CAPÍTULO II**

---

### **La estructura y la dinámica poblacional de la perdiz roja**



## INTRODUCCIÓN

Las poblaciones pueden evaluarse en peso o biomasa, o bien en número de individuos. La primera magnitud es susceptible de variación por incrementos infinitamente pequeños, a diferencia de la segunda, que varía de manera discontinua o discreta, cuantificada. Mientras una expresión continua se presta a usar conceptos físicos de masa y velocidad, la expresión discontinua es apropiada a consideraciones que se relacionan con la teoría de juegos, cada individuo se juega continuamente la vida (ganar significa seguir con vida) y sobre esta base se asienta la continuidad de la vida y su evolución. La expresión en términos de masa y energía es apropiada cuando se trata de cosechas y de rendimientos, de algo que interesa principalmente por su cantidad, mientras que la expresión en número de individuos es más apropiada cuando interesa tanto o más la calidad (Margalef 1986). Por eso, esta última expresión ha sido la opción escogida en este trabajo. Desde el punto de vista ecológico, las unidades fundamentales de la vida las constituyen las poblaciones. La mayoría de los ecólogos aceptan que una población es un conjunto de individuos que pertenecen a la misma especie, que ocupan un área dada, entre los cuales se da un intercambio de información genética y que comparten atributos tales como tasas de natalidad, tasas de mortalidad, proporción de sexos y distribución por edades (Rabinovich 1994). Este capítulo se centra precisamente en el estudio de estas dos últimas variables. Desde que en 1930 Leopold (en Nadal 1994) definiera las razones de edades y sexos (cocientes de las divisiones de juveniles entre adultos y de machos entre hembras) y las utilizase para determinar la tendencia de las poblaciones, muchos otros autores han aplicado esa metodología en el estudio de las especies cinegéticas, tanto en mamíferos (ungulados, lagomorfos, esciúridos, carnívoros, etc) como en aves (galliformes, columbiformes, anseriformes). La perdiz roja no es una excepción, los estudios de las razones de sexos y edades de las tablas de caza han contribuido en la comprensión y gestión de la especie. La detallada recopilación bibliográfica realizada por Nadal (1994) y Nadal *et al.* (1996) recoge los estudios más destacados realizados hasta esa fecha en Inglaterra (Green 1983, Potts 1986, 1989), Francia (Birkan 1997, Treussier & Fouquet 1978, Pépin 1981, Pépin *et al.* 1985, Ricci *et al.* 1987, 1988), Portugal (Ruela & Barbosa 1983) y España (Navarra: Castián & Zudaire 1983, Zaragoza: Lucientes 1983, 1984, Hernández & Cabrera 1986, Nadal *et al.* 1987, 1988, León: Llamas de Juan & Lucio 1988, Lucio 1989, Lucio & Llamas de Juan 1992, Alicante: Peiró 1992, Andalucía: Calderón 1983).

Dos décadas atrás, Nadal (1994) señalaba que en la bibliografía se disponía de muy pocos datos sobre la estructura de las poblaciones de perdiz roja, que estuviesen elaborados a partir de series largas en el tiempo y amplias en el espacio. Desde entonces hasta ahora, la situación prácticamente no ha cambiado, pues aunque las publicaciones científicas sobre la perdiz roja son muy abundantes en España, las relativas a la demografía no lo son tanto, y las que se centran en la estructura y dinámica de las poblaciones silvestres durante amplios periodos de estudio son bastante escasas. Este hecho queda reflejado, por ejemplo, en las líneas de investigación llevadas a cabo por el Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC), que en la actualidad es el centro de investigación multidisciplinar español con mayor producción científica sobre especies cinegéticas. Desde su creación en 1999, el IREC cuenta con más de sesenta publicaciones científicas sobre la perdiz roja en revistas del SCI (ver memorias de actividades anuales IREC 1999-2013), pero tan sólo en seis de ellas se presentan resultados sobre parámetros demográficos, concretamente sobre el éxito de reproducción, las tasas de supervivencia y las causas de mortalidad (Buenestado *et al.* 2009, Casas *et al.* 2009, Casas & Viñuela 2010, Mateo-Moriones *et al.* 2012, Casas *et al.* 2012, Díaz-Fernández *et al.* 2013). En ninguno de esos estudios se ha trabajado en la misma área durante un periodo de tiempo superior a tres años consecutivos. Además, al tratarse en su mayoría, de trabajos basados en los métodos de captura, marcaje y seguimiento, el número de perdices analizadas cada año es bastante bajo, por lo que el tamaño de muestra no garantiza la representatividad de las poblaciones estudiadas, al menos en lo que a proporciones de edades y sexos de las perdices capturadas se refiere.

Durante los últimos 20 años, salvo las anteriores publicaciones del IREC y el estudio demográfico de la perdiz roja de la montaña de Palencia realizado por Junco (2002), los únicos trabajos científicos que han aportado nuevos resultados sobre la demografía de la perdiz roja son los realizados por Nadal y sus colaboradores. Nadal (1994) y Nadal *et al.* (1996, 1999, 2001) estudiaron a lo largo de cinco temporadas de caza (1983-87), las razones de edades y sexos de las poblaciones en declive de la provincia de Huesca. Posteriormente, Nadal & Ponz (2003a) evaluaron durante otros cinco años (1997-2001) la estructura de

núcleos estables de esas poblaciones en declive de la provincia de Huesca. En el mismo periodo de estudio, se realizaron estudios similares en las provincias de Soria (Nadal *et al.* 2000, Ponz *et al.* 2002) y Burgos (Nadal & Ponz 2003b, Ponz & Nadal 2003). Probablemente existan bastantes informes técnicos elaborados por las Consejerías de Medio Ambiente y/o las Federaciones de Caza de las diferentes Comunidades Autónomas, donde consten resultados relativos a las razones de las tablas de caza, pero al tratarse de documentos internos que no están publicados resulta muy complicado tener conocimiento de su existencia y más aún acceder a sus contenidos.

La caza de la perdiz roja es especialmente importante en las regiones del Centro y del Sur peninsular (Anuarios de Estadística Agraria 1973-2011 y Anuarios de Estadística Forestal 2005-2011 del MAGRAMA), por lo que resulta paradójico que prácticamente no existan estudios sobre la estructura de las poblaciones de esa zona. Precisamente, de ahí nace el interés de realizar un estudio sobre una población de perdiz roja silvestre de alta densidad, en una de las áreas de España con mayor abundancia de perdiz, y de hacerlo sobre todo, durante un extenso periodo de tiempo. Ninguno de los estudios previos realizados en el área de distribución de la especie, ha evaluado una misma población de perdiz roja silvestre durante un periodo de tiempo tan largo y a partir de un tamaño de muestra tan elevado.

*El objetivo de este capítulo es evaluar detalladamente la variación temporal y espacial de la estructura de edades y sexos de una población de alta densidad del Campo de Montiel, en La Mancha y comprobar si esa dinámica también tiene lugar en poblaciones de otras áreas de referencia del Norte y del Centro peninsular.*

## MATERIAL Y MÉTODOS

### La estructura poblacional

La estructura demográfica o estructura de la población consiste en clasificar la población en grupos determinados a partir de ciertas variables. La clasificación más frecuente es la que utiliza las variables de edad y sexo. En este estudio, los resultados de la estructura de la población se han expresado mediante los cocientes (divisiones) de las razones de sexos y edades (Tabla 41).

**Tabla 41:** Descripción de las razones de edades y sexos utilizadas para el estudio de la estructura poblacional.

<b>tipo razón (abreviatura en texto)</b>	<b>definición razón (abreviatura en texto)</b>
razón de edades (RE)	nº de juveniles/nº de adultos (J/A)
razón de sexos total (RST)	nº de machos/nº de hembras (MA/HE)
razón de sexos de los juveniles (RSJ)	nº de machos juveniles/nº de hembras juveniles (Juv Ma/Juv He)
razón de sexos de los adultos (RSA)	nº de machos adultos/nº de hembras adultas (Ad Ma/Ad He)

Para el cálculo de las razones se ha contabilizado el número de ejemplares abatidos de cada grupo de sexo y edad: juvenil macho (Juv Ma), juvenil hembra (Juv He), adulto macho (Ad Ma) y adulto hembra (Ad He). Los recuentos se han realizado para cada año (temporadas de caza), fecha de captura (cacerías) y cuarteles de caza menor de la finca, que son las porciones de terreno en las que se divide la finca para poder practicar la modalidad de caza al ojeo. Esto permite analizar los datos de la finca globalmente (acumulando temporadas, cacerías y/o cuarteles) o de manera específica para cada temporada, cacería o cuartel.

En las temporadas de caza generalmente se realizan dos o tres jornadas, excepcionalmente cuatro. Para las fechas de las cacerías, se ha utilizado el primer y último día de caza de cada temporada. Se ha trabajado con tres intervalos de tiempo distintos, atendiendo al número mínimo de días exigidos entre la realización de la primera y la última cacería de cada temporada (Tabla 42). Las temporadas con intervalos inferiores a los 15 días han sido excluidas de los análisis.

**Tabla 42:** Descripción de los intervalos de tiempo transcurridos entre la primera y la última cacería de la temporada de caza

**intervalos de tiempo transcurridos entre la primera y la última cacería de la temporada**

- ≥ 15 días: entre la primera y última cacería de la temporada ha transcurrido un mínimo de 15 días
- ≥ 20 días: entre la primera y última cacería de la temporada ha transcurrido un mínimo de 20 días
- ≥ 30 días: entre la primera y última cacería de la temporada ha transcurrido un mínimo de 30 días

Los datos de caza se han evaluado espacialmente en cuarteles (superficie media de 200 ha), que a su vez, se han agrupado en sectores (superficie media de 700 ha), atendiendo a su localización geográfica en la finca (1848 ha, de las que 1415 ha están destinadas a la caza menor). Los cuarteles se han concentrado en dos sectores latitudinales y también en dos sectores longitudinales (Tabla 43).

**Tabla 43:** Distribución territorial de la finca en cuarteles y sectores de caza.

<u>cuarteles de ojeo</u>	<u>sectores latitudinales</u>		<u>sectores longitudinales</u>	
Baenar (BAE)	Norte	Calle Gatos	Este	Baenar
Calle de los Gatos (GAT)		Cervalera		Hito Chico
Cervalera (CER)		Escopetas	Oeste	Calle Gatos
Escopetas (ESC)		Grulla		Cervalera
Grulla (GRU)		Hito Chico		Escopetas
Hito Chico (HIT)	Sur	Baenar		Grulla
Matagorda (MAT)		Matagorda		Matagorda

Los cocientes de las cuatro razones poblacionales se presentan en gráficos de barras. Se ha utilizado una escala logarítmica para facilitar la interpretación de los cocientes de las razones, con valores mínimos de 0,1 (1 juvenil por cada 10 adultos o 1 macho por cada 10 hembras) y valores máximos de 10 (10 juveniles por cada adulto o 10 machos por cada hembra). Excepcionalmente, en las razones de edades más extremas, se han utilizado valores mínimos de 0,01 y valores máximos de 100.

**La variabilidad temporal de la estructura poblacional**

**¿Cambia la estructura demográfica entre los años de estudio?**

Para estudiar la variación interanual de las razones se han utilizado tablas de contingencia de dos vías. Con éstas se ha contrastado la proporción de perdices juveniles y adultas (en RE) o de machos y hembras (en RST, RSJ y RSA) capturadas en cada una de las 14 temporadas de caza. Los contrastes se han realizado para las capturas acumuladas de todos los cuarteles y cacerías de cada temporada. También se ha evaluado la variación interanual de las razones del primer y del último día de caza del conjunto de la finca. Para cada razón e intervalo de tiempo, se han utilizado tablas de contingencia de dos vías para contrastar la proporción de perdices juveniles y adultas (en RE) o de machos y hembras (en RST, RSJ y RSA) del primer día de caza de cada una de las temporadas. Se ha procedido de igual manera para las razones del último día de caza de las diferentes temporadas. El número de temporadas contrastadas varía según el intervalo de tiempo utilizado: siete años para el intervalo mínimo de 15 días, cinco años para el intervalo mínimo de 20 días y tres años para el intervalo mínimo de 30 días. Finalmente, se ha analizado la variación interanual de las razones de los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de cacerías de cada año. Se han utilizado tablas de contingencia de dos vías, tantas como razones y sectores-cuarteles contrastados.

En todos los contrastes, se presentan los resultados de la Chi<sup>2</sup> obtenidos por la prueba de razón de verosimilitud y la prueba de Pearson (SAS Institute Inc. 2012). En aquellos casos en los que los contrastes entre las razones han resultado significativamente diferentes, se ha realizado un análisis de medias para proporciones con un nivel de significación de 0,05 (Nelson *et al.* 2005, citados por SAS Institute Inc. 2012). Con esta prueba se ha comparado la proporción de juveniles y adultos (en RE) o de machos y hembras (en RST, RSJ y RSA) de cada temporada, respecto al promedio de las proporciones conjuntas de todos los años.

Paralelamente, todas las razones obtenidas se han contrastado respecto a una proporción teórica de 1:1. Para ello se ha utilizado la prueba de la  $\chi^2$ , y como el número de clases es inferior a cuatro, se ha aplicado la corrección por continuidad de Yates (Martín & Luna Del Castillo 1994). Puesto que en todos los contratos sólo interviene dos clases, la prueba de la  $\chi^2$  equivale a un contraste de hipótesis para la proporción de una binomial. En aquellos casos en los que se incumplía la condición de validez de la prueba (ninguna frecuencia esperada sea  $<1$  y no más del 20% de ellas sean  $\leq 5$ ), se ha utilizado la prueba exacta de Fisher (SAS Institute Inc. 2012). Con objeto de facilitar la comprensión de los resultados, se han elaborado tablas o figuras resumen que sintetizan la información.

### **¿Cambia la estructura demográfica con el transcurso de los días de la temporada de caza?**

Para evaluar la variabilidad de las razones entre el comienzo y el final de la temporada de caza, se han utilizado los datos procedentes de las perdices capturadas en la primera y en la última cacería de cada año. Las siete temporadas con intervalos inferiores a los 15 días han sido excluidas de los análisis. Para cada razón e intervalo de tiempo se ha utilizado una tabla de contingencia de dos vías, con la que se ha contrastado la proporción de perdices juveniles y adultas (en RE) o de machos y hembras (en RST, RSJ y RSA) capturadas en el primer y en último día de caza de la temporada.

En primer lugar, se han realizado los contrastes para las capturas acumuladas de todos los cuarteles y temporadas de caza. Posteriormente, se han hecho los mismos contrastes para las capturas de cada una de las temporadas de estudio en el conjunto de la finca. Finalmente, se han realizado los contrastes para las capturas de los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de años de estudio. Se presentan los resultados de la  $\chi^2$  obtenidos por las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, así como por la prueba exacta de Fisher. Paralelamente, todas las razones obtenidas se han contrastado respecto a una proporción teórica de 1:1. Para ello se ha utilizado la prueba de la  $\chi^2$  (aplicando la corrección por continuidad) y cuando el incumplimiento de los requisitos ha impedido aplicarla, se ha empleado la prueba exacta de Fisher.

### **La variabilidad espacial de la estructura poblacional: ¿cambia la estructura demográfica en los diferentes sectores y cuarteles de la finca?**

Para estudiar la variación espacial de las razones se han utilizado tablas de contingencia de dos vías, con las que se ha contrastado la proporción de perdices juveniles y adultas (en RE) o de machos y hembras (en RST, RSJ y RSA) capturadas en cada sector o cuartel de la finca. Los contrastes se han realizado para el total de capturas acumuladas en las 14 temporadas, así como para las capturas de cada una de las temporadas de estudio. También se han realizado los contrastes entre sectores para las razones procedentes únicamente de los primeros y de los últimos días de caza (para el total de temporadas acumuladas). En los contrastes de los de los sectores Norte-Sur y Este-Oeste se presentan los resultados de la  $\chi^2$  obtenidos por la prueba de razón de verosimilitud, la prueba de Pearson y la prueba exacta de Fisher; en los contrastes de los cuarteles individuales de caza, se indican los resultados de las dos primeras pruebas.

Cuando los contrastes entre las razones de los siete cuarteles han resultado significativamente diferentes, se ha realizado un análisis de medias para proporciones con un nivel de significación de 0,05, para comparar la proporción de juveniles y adultos (en RE) o de machos y hembras (en RST, RSJ y RSA) de cada cuartel, respecto al promedio de las proporciones conjuntas de todos los cuarteles. Paralelamente, todas las razones obtenidas se han contrastado respecto a una proporción teórica de 1:1. Para ello se ha utilizado la prueba de la  $\chi^2$  (aplicando la corrección por continuidad), y cuando el incumplimiento de los requisitos ha impedido aplicarla, se ha empleado la prueba exacta de Fisher.

### **La estructura poblacional y su variabilidad en las áreas de estudio de referencia**

En este estudio no se ha abordado un análisis ni una interpretación detallada de la estructura demográfica de las poblaciones de perdiz roja de cada una de las áreas de referencia, pues dado las complejidades y particularidades de las diversas zonas, hubiera resultado demasiado extenso. Sin embargo, con objeto de poder comparar los resultados de esas zonas con los obtenidos en el área principal de estudio, sí se ha

creído conveniente evaluar si en las áreas de estudio referencia, existía algún tipo de variabilidad temporal y espacial de las razones de edades y sexos.

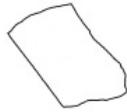
Se ha trabajado con las razones de las áreas de referencia del Norte peninsular y las de Cuenca, que son las zonas estudiadas durante un periodo de tiempo más amplio. Se han realizado los mismos análisis estadísticos que los descritos para la finca Las Ensanchas, el área principal de estudio. Por una parte se han utilizado tablas de contingencia de dos vías para estudiar la posible variación de las razones entre las diferentes temporadas de estudio, los distintos periodos de la temporada caza y los diversos sectores de cada área. El periodo de estudio ha abarcado 15 años en las provincias de Huesca y Burgos, 14 en la de Soria y 7 en Cuenca. La temporada de caza se ha dividido en dos periodos, el primero ha agrupado los meses de octubre y noviembre (X+XI) y el segundo los meses de diciembre y enero (XII+I). Las tres áreas de referencia del Norte peninsular, de escala provincial, se han dividido en diferentes sectores, atendiendo a la calidad del hábitat para la perdiz. Se ha trabajado con dos sectores en la provincia de Huesca, tres en la de Burgos y cuatro en la de Soria (descritos en Nadal & Ponz 2003a; Ponz & Nadal 2003; Nadal *et al.* 2002 respectivamente).

Por otra parte, para contrastar las razones observadas respecto a una proporción teórica de 1:1, se ha utilizado la prueba de la Chi<sup>2</sup> (aplicando la corrección por continuidad), sustituyéndola por la prueba exacta de Fisher cuando el incumplimiento de los requisitos ha impedido aplicar la primera. En ambos tipos de pruebas (tablas de contingencia y pruebas de la Chi<sup>2</sup>), con objeto de facilitar la comparación con el área de estudio principal, los resultados se han presentado en tablas y figuras resumen, en las que se ha indicado si los contrastes realizados han resultado o no significativos ( $p \leq 0,05$ ).

En resumen, se evalúa cuál es la estructura de la población de perdices de Las Ensanchas y se contrasta como ésta varía en el tiempo (entre años y entre periodos de un mismo año) y en el espacio (Figura 34). Posteriormente, se procede de la misma manera en las áreas de estudio de referencia.

**Figura 34:** Resumen de la organización de los contrastes planteados para el estudio de la estructura de las poblaciones de perdiz roja de Las Ensanchas y el análisis de sus variaciones temporales y regionales.

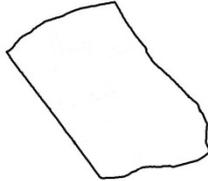
**¿Cuál es la estructura global de la población de perdiz roja de Las Ensanchas?**



(1) en el conjunto del periodo de estudio (1998-2011)

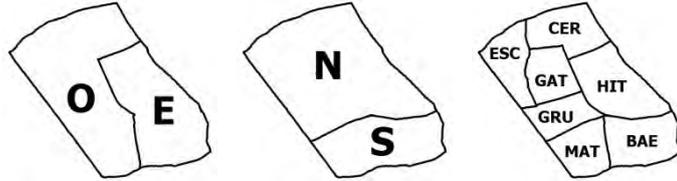
**¿Cambia la estructura de la población entre los años de estudio?**

**en la finca**



(2) en la temporada de caza completa  
(3) en la primera y en la última cacería de la temporada

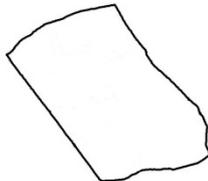
**en cada sector y cuartel de ojeo de la finca**



(4) en la temporada de caza completa

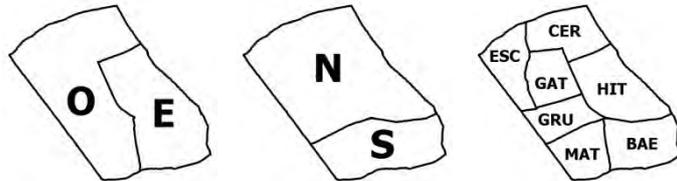
**¿Cambia la estructura de la población entre la primera y la última cacería de la temporada?**

**en la finca**



(5) en el conjunto del periodo de estudio (1998-2011)  
(6) en cada año de estudio

**en cada sector y cuartel de ojeo de la finca**



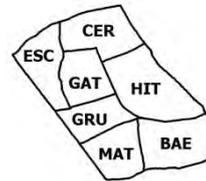
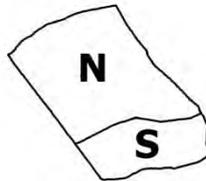
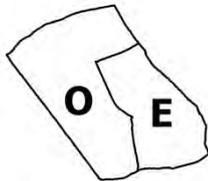
(7) en el conjunto del periodo de estudio (1998-2011)

**¿Cambia la estructura de la población entre los distintos sectores y cuarteles de la finca?**

**sectores Este-Oeste**

**sectores Norte-Sur**

**cuarteles de ojeo**



(8) en el conjunto del periodo de estudio (1998-2011)  
(9) en cada año de estudio  
(10) en la primera y en la última cacería del conjunto del periodo de estudio (1998-2011)

## **Los modelos poblacionales**

### **¿La razón de un año depende de la razón del año anterior?**

Para cada razón, se ha evaluado mediante una regresión lineal simple, si el cociente de la razón de un año depende del cociente de la razón del año anterior. Se han realizado tres tipos de contrastes, el primero con las razones anuales del conjunto de la finca, el segundo con las razones anuales de los sectores, y el tercero con las razones anuales de los cuarteles.

### **¿La razón del primer día de caza de la temporada afecta a la razón del último?**

Se ha analizado, a través de una regresión lineal simple, si los valores de las razones de edades y sexos registrados en el último día de caza de la temporada dependen de los obtenidos en el primer día. Se han realizado contrastes con las razones anuales del conjunto de la finca, las razones anuales de los sectores y las razones anuales de los cuarteles. Atendiendo al tamaño de muestra disponible en cada caso, se han evaluado los resultados obtenidos en uno o varios intervalos de tiempo mínimo entre las dos fechas. En los datos conjuntos de la finca se ha considerado únicamente el intervalo de tiempo mínimo 15 días, en los datos agrupados por sectores se han utilizado los intervalos de 15 y 20 días, y en los cuarteles individuales se han empleado los intervalos de 15, 20 y 30 días.

### **¿Qué grado de asociación existe entre la razón de los diferentes sectores y cuarteles de la finca?**

Para cada razón, se ha evaluado mediante un análisis de correlación, el grado de asociación existente entre los valores anuales de las razones obtenidos en los diferentes sectores de la finca. Los contrastes se han realizado tanto para los dos sectores Este-Oeste, como para los dos sectores Norte-Sur. A continuación, en aquellas razones en las que se han detectado correlaciones significativas entre sectores, se ha analizado, a escala más detallada, la asociación entre las razones anuales de los cuarteles. Para ello se han utilizado las correlaciones por pares, tantas como parejas de cuarteles contrastadas para cada razón.

### **¿La razón de sexos influye a la razón de edades?**

Se ha utilizado la regresión lineal simple para evaluar si la razón de edades depende de la razón de sexos registrada en ese mismo año (razón de sexos de los adultos) o en el año anterior (razón de sexos totales y razón de sexos de los adultos). En todos los contrastes se ha trabajado con los valores anuales de las razones del conjunto de la finca.

### **¿Cómo afectan las variables meteorológicas anuales a la estructura poblacional?**

Tras confirmar la variabilidad interanual de las razones de edad y sexo, se ha evaluado si existe alguna relación entre éstas y las condiciones meteorológicas anuales. La estación de referencia ha sido la de Torre de Juan Abad Terceras, obteniéndose la información a través de Agencia Estatal de Meteorología del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Las variables meteorológicas se han evaluado trimestralmente. Se ha utilizado la precipitación y la temperatura mínima, media y máxima mensual de los tres primeros trimestres del año. En el caso de las precipitaciones, se ha trabajado con los valores acumulados ( $l/m^2$ ) en uno o varios meses consecutivos del trimestre, y con los acumulados desde el inicio del año. En el caso de las temperaturas ( $^{\circ}C$ ), se han usado los registros del mes, o los promedios de los registros de varios meses consecutivos del trimestre. Los valores mensuales de temperatura máxima ( $T_{max}$ ) y temperatura mínima ( $T_{min}$ ) corresponden a los máximos y mínimos absolutos del mes. Los valores mensuales de temperatura media ( $T_{med}$ ) corresponden al promedio mensual de las temperaturas medias diarias. Mediante la técnica de regresión múltiple de introducción progresiva (fijada por AICc mínimo), se han escogido aquellas variables meteorológicas que presentan mayor relación con cada una de las razones poblacionales.

Con las variables meteorológicas seleccionadas para cada razón, se ha realizado una regresión simple o múltiple, en función del número de variables independientes (meteorológicas) seleccionadas. Además, en el caso de las regresiones múltiples, cuando el efecto parcial de una variable climática ha resultado significativo, se ha realizado una regresión lineal simple para esa variable.

**¿La variabilidad interanual de la estructura de la población y la de la biometría de los diferentes grupos de edades y sexos están asociadas?**

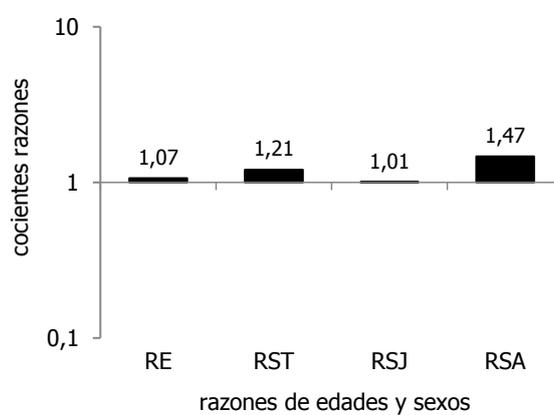
Puesto que las variables poblacionales varían anualmente y los promedios de las variables biométricas también lo hacen, se ha evaluado si existe alguna relación entre éstas y las razones de edades y sexos. Para cada variable biométrica y razón poblacional, se ha realizado una regresión múltiple con dos variables independientes: la razón de edades o sexos objeto de estudio, y el grupo de sexo y edad. Cuando el efecto parcial de la variable poblacional ha resultado significativo, se ha realizado una regresión lineal simple para cada uno de los grupos de edad y sexo. Se presentan tan sólo los resultados significativos.

## RESULTADOS

### La estructura poblacional global

En el conjunto de las 14 temporadas estudiadas en la finca Las Ensanchas, la razón de edades (1,07) y la razón de sexos (1,21) de la población señalan una proporción de juveniles y de machos significativamente superior a la de adultos y hembras respectivamente. En el caso de la razón de edades, la proporción de juveniles y adultos es muy similar, pero el elevado tamaño de muestra (N=13813) permite señalar que los juveniles predominan sobre los adultos. La razón de sexos de los adultos evidencia una proporción de machos adultos significativamente mayor a la de las hembras adultas (1,47). Sin embargo, la razón de sexos de los juveniles presenta proporciones prácticamente idénticas de machos y hembras juveniles (Figura 35 y Tabla 44)

**Figura 35:** Cocientes de las razones de edades y sexos observadas en el conjunto de los 14 años de estudio.



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Tabla 44:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en el conjunto de los 14 años de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razones	N	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
RE	13813	13,89	0,0002
RST	13813	123,10	<0,0001
RSJ	7126	0,07	0,7853
RSA	6687	245,01	<0,0001

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

## La variabilidad temporal de la estructura poblacional

### ¿Cambia la estructura demográfica entre las temporadas de estudio?

#### Para los datos conjuntos de la temporada de caza

Tanto la razón de edades como la razón de sexos total varían significativamente entre las temporadas de estudio. También lo hace la razón de sexos de los juveniles, pero no sucede lo mismo con la razón de sexos de los adultos (Tabla 45).

El análisis de medias de proporciones realizado para las razones de edades anuales, señala que tan sólo las proporciones de juveniles y adultos de 2003 y 2008 (1,01 y 0,99 respectivamente) no presentan diferencias respecto al promedio de las proporciones del conjunto de los 14 años. Las razones de los doce años restantes presentan proporciones de juveniles superiores al promedio de la proporción conjunta en seis temporadas y proporciones inferiores en otras seis (Figura 36).

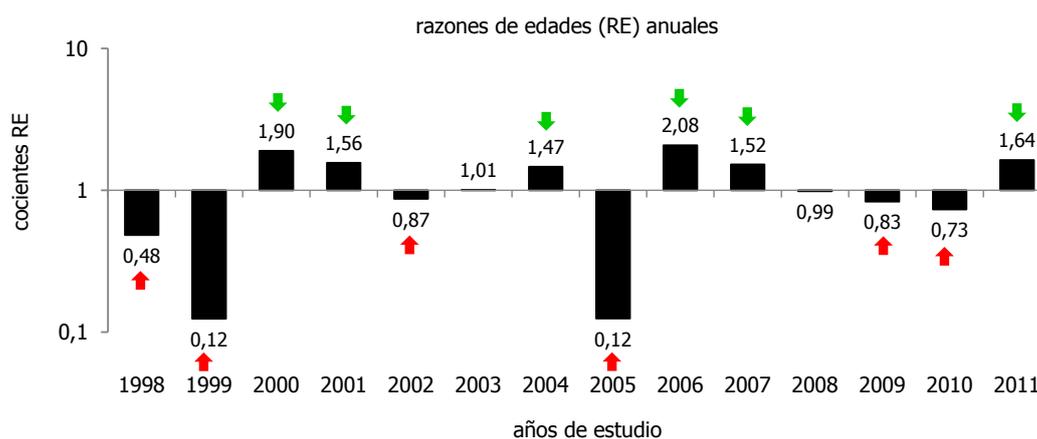
En el caso de la razón de sexos totales, tan sólo dos temporadas presentan proporciones que difieren significativamente del promedio de la proporción global. En 1998 la proporción de machos es superior, y en 2004 es inferior. De hecho, 2004 es el único año en el que la razón de sexos total presenta un valor inferior a 1, lo que implica un número de hembras superior al de machos. La razón de sexos de los juveniles de 2000 es la única que presenta una proporción de machos superior al promedio de la proporción conjunta y sólo la de 2004 presenta una proporción inferior (Figura 37).

**Tabla 45:** Comparación entre las razones de edades y sexos anuales de los 14 años de estudio.

razón	N	gl	razón de verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
RE	13813	13	1178,11	<0,0001	1097,20	<0,0001
RST	13813	13	51,69	<0,0001	51,64	<0,0001
RSJ	7126	13	33,09	0,0017	33,01	0,0017
RSA	6687	13	17,59	0,1737	17,63	0,1721

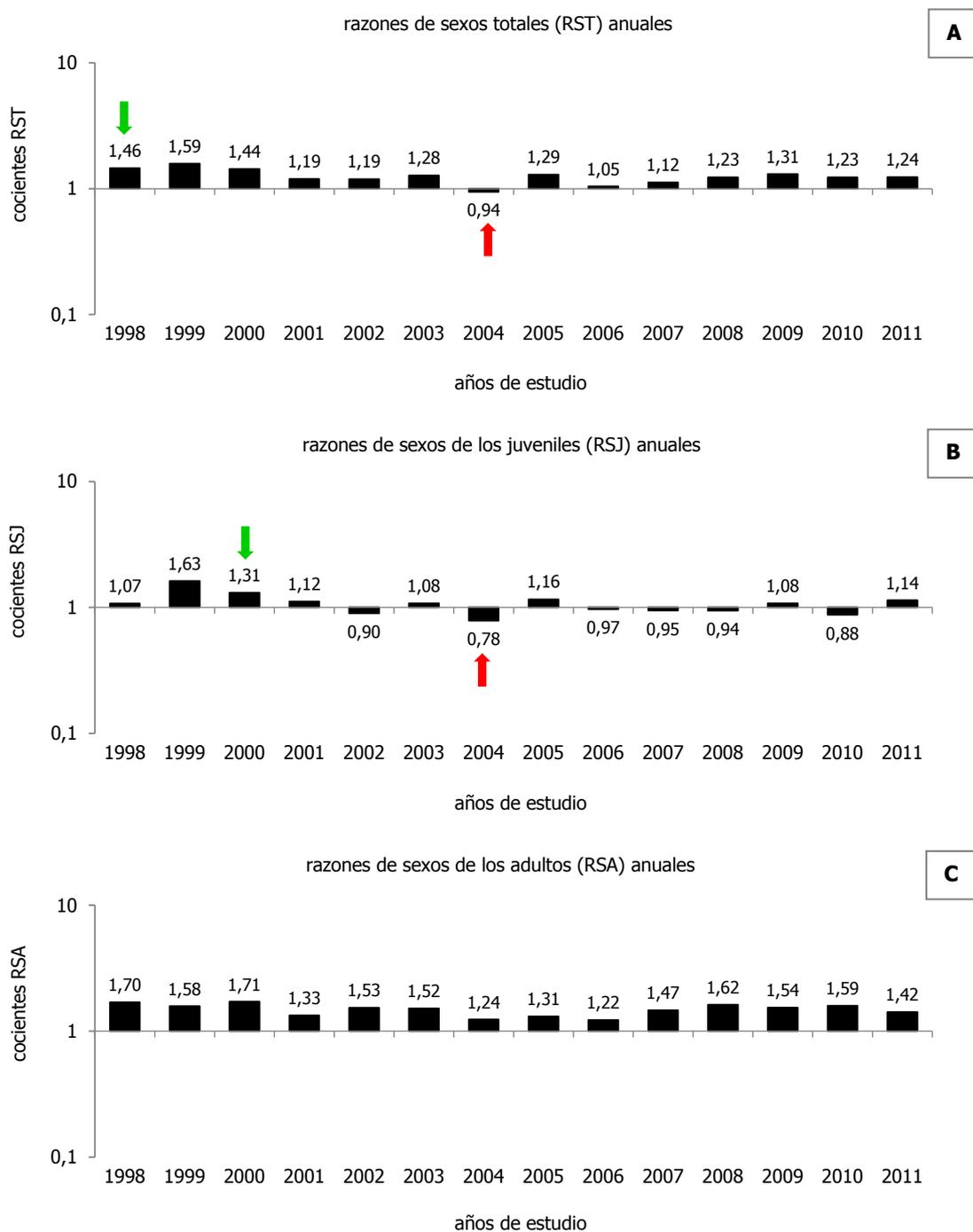
**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Figura 36:** Cocientes de las razones de edades anuales durante el periodo de 1998 a 2011.



**Nota:** las flechas sombreadas en rojo señalan los años en los que la proporción de juveniles es significativamente inferior al promedio de las proporciones conjuntas y las flechas sombreadas en verde señalan los años en los que la proporción de juveniles es significativamente superior (análisis de medias para proporciones, alfa=0,05).

**Figura 37:** Cocientes de las razones de sexos anuales durante el periodo de 1998 a 2011: razones de sexos totales (A), razones de sexos de los juveniles (B) y razones de sexos de los adultos (C).



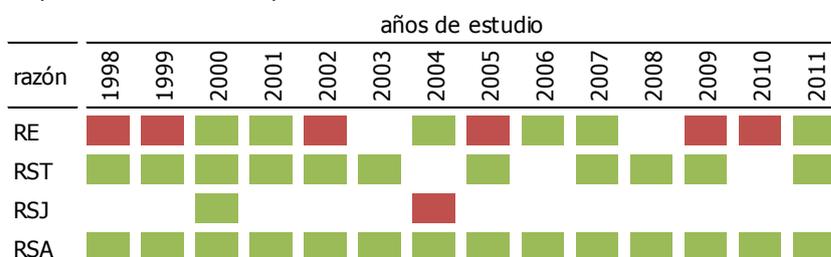
**Nota:** las flechas sombreadas en rojo señalan los años en los que la proporción de machos es significativamente inferior al promedio de las proporciones conjuntas y las flechas sombreadas en verde señalan los años en los que la proporción de machos es significativamente superior (análisis de medias para proporciones con alfa=0,05).

Aunque la razón de sexos totales y la razón de sexos de los juveniles de 1999 presentan valores superiores a los de 1998 (RST) y 2000 (RSJ), no se han detectado diferencias significativas respecto al promedio de las proporciones conjuntas. Esto se debe a que el tamaño de muestra de esa temporada (N=308) es uno de los más pequeños del periodo de estudio y presenta unos límites más amplios que los de otras temporadas con tamaños de muestra más elevados. Por este motivo, pese a que la proporción de

machos es la más alta de todos los años, no traspasa el límite superior que el análisis de medias para proporciones ha calculado para 1999.

Los contrastes realizados respecto a la estructura hipotética de 1:1, señalan que todas las razones de edades anuales presentan diferencias significativas, salvo las razones de 2003 (1,01) y 2008 (0,99), que tienen proporciones prácticamente idénticas de juveniles y adultos. Se trata de las mismas razones anuales que tampoco presentaban proporciones diferentes a la proporción global de las 14 temporadas. Las razones de sexos totales difieren significativamente de la proporción 1:1 en once temporadas, en las que siempre hay una mayor abundancia de machos que de hembras. No se aprecian diferencias significativas en las razones de 2004 (0,94), 2006 (1,05) y 2010 (1,23). En el caso particular de las razones de sexos de los adultos, las razones de todos los años evidencian una presencia de machos significativamente superior a la de hembras. Sin embargo, en la razón de sexos de los juveniles, tan sólo se han detectado diferencias respecto a la proporción de 1:1 en dos temporadas, en 2000 hay un predominio de machos juveniles (1,31) y en 2004 lo hay de hembras (0,70). Se trata de las dos únicas razones de sexos de los juveniles anuales que presentaban proporciones diferentes a la proporción global de las 14 temporadas (Figura 38).

**Figura 38:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en los 14 años de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.



**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 1.

#### Para los datos del primer y último día de caza de la temporada

Del mismo modo que las razones del conjunto de cacerías de cada año varían significativamente entre las temporadas de estudio, también lo hacen algunas de las razones de las primeras y las últimas cacerías, más las de las primeras que las de las últimas, y más las de intervalos mínimos de 20 días que las de 30 días. Las únicas razones que no muestran variaciones interanuales son las razones de sexos de los adultos (Tabla 46).

El análisis de medias de proporciones realizado para las razones de edades de las primeras cacerías, considerando un intervalo mínimo de 15 días, señala que únicamente las proporciones de juveniles y adultos de 2003 no presentan diferencias respecto al promedio de las proporciones del conjunto de los siete años contrastados. En 1998 y 1999 las proporciones de juveniles son inferiores al promedio de las proporciones conjuntas, y en el resto de años son superiores. En las razones de edades de las últimas cacerías de ese intervalo sucede exactamente lo mismo. Al ampliar el intervalo a los 20 y 30 días, los resultados de las primeras y últimas cacerías ya no coinciden. En el intervalo de 20 días, las proporciones de 2003 no difieren del promedio de las conjuntas en las primeras cacerías, pero sí lo hacen en las últimas, sucede lo contrario en 2007. Al utilizar un intervalo mínimo de 30 días, tan sólo se observan diferencias en las primeras cacerías, las proporciones de juveniles de 2004 son inferiores a las del promedio conjunto y las de 2000 son superiores (Figura 39).

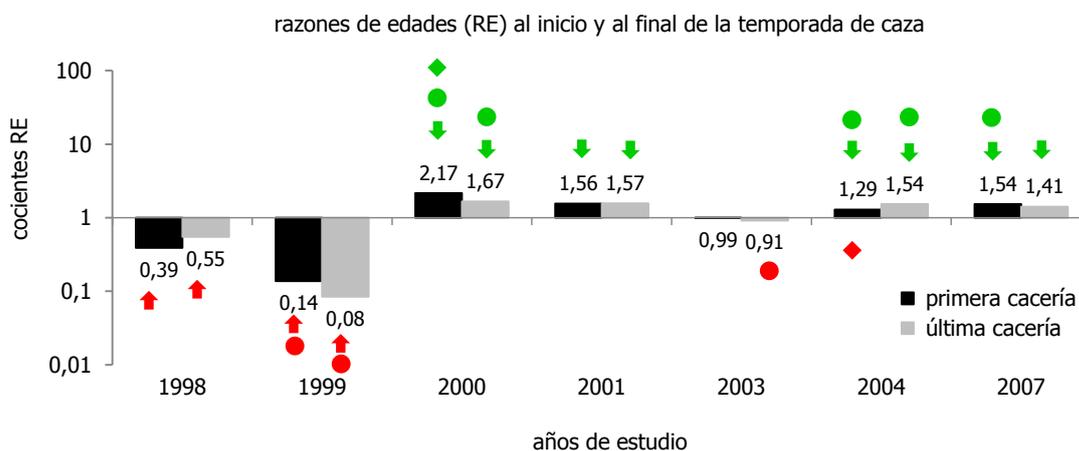
**Tabla 46:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes años de estudio de los primeros y últimos días de caza de cada temporada.

cacería	intervalo	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
			RE	RST	RSJ	RSA
primera	≥15 días	2738	****	***	**	ns
	≥20 días	1959	****	***	***	ns
	≥30 días	1189	***	***	****	ns
última	≥15 días	2706	****	**	*	ns
	≥20 días	1735	****	**	*	ns
	≥30 días	1266	ns	**	ns	ns

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Nota:** Los intervalos de 15 días contrastan siete años (1998, 1999, 2000, 2001, 2003, 2004 y 2007), los intervalos de 20 días contrastan cinco años (1999, 2000, 2003, 2004 y 2007) y los intervalos de 30 días contrastan tres años (2000, 2004 y 2007). Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 2.

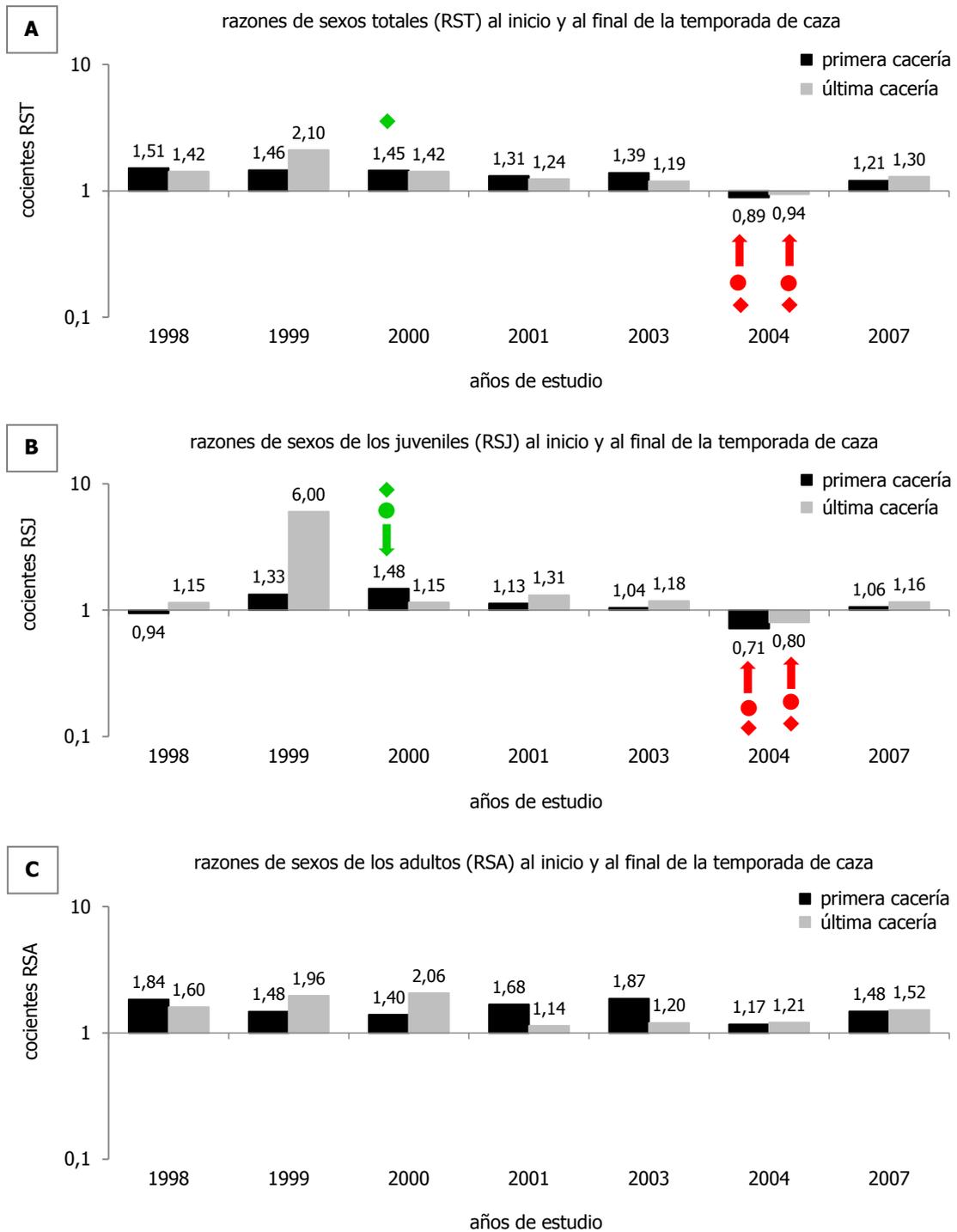
**Figura 39:** Cocientes de las razones de edades de las primeras y últimas cacerías de los diferentes años de estudio.



**Nota:** los indicadores sombreados en rojo señalan los años en los que la proporción de juveniles es significativamente inferior al promedio de las proporciones conjuntas y los sombreados en verde señalan los años en los que la proporción de juveniles es significativamente superior (análisis de medias para proporciones, alfa=0,05). Se han utilizado flechas, círculos y rombos para los intervalos mínimos de 15, 20 y 30 días respectivamente. Los intervalos de 15 días contrastan los siete años, los de 20 días contrastan cinco años (1999, 2000, 2003, 2004 y 2007) y los de 30 días contrastan tres años (2000, 2004 y 2007).

En el caso de la razón de sexos totales, únicamente las proporciones de 2004 difieren significativamente del promedio de las proporciones globales, tanto en las primeras cacerías como en las últimas y además lo hacen en los tres intervalos de tiempo. En las razones de las primeras cacerías, al considerar un intervalo mínimo de 30 días, las proporciones de machos registradas en 2000 son significativamente superiores al promedio conjunto de las tres temporadas contrastadas. La razón de sexos de los juveniles, presenta las mismas diferencias que las señaladas por la razón de sexos totales. Pero además, en las primeras cacerías de 2000, las proporciones de machos juveniles significativamente superiores a las de hembras juveniles se registran en los tres intervalos de tiempo (Figura 40).

**Figura 40:** Cocientes de las razones de sexos de las primeras y últimas cacerías de los diferentes años de estudio: razones de sexos totales (A), razones de sexos de los juveniles (B) y razones de sexos de los adultos (C).



**Nota:** los indicadores sombreados en rojo señalan los años en los que la proporción de juveniles es significativamente inferior al promedio de las proporciones conjuntas y los sombreados en verde señalan los años en los que la proporción de juveniles es significativamente superior (análisis de medias para proporciones, alfa=0,05). Se han utilizado flechas, círculos y rombos para los intervalos mínimos de 15, 20 y 30 días respectivamente. Los intervalos de 15 días contrastan los siete años, los de 20 días contrastan cinco años (1999, 2000, 2003, 2004 y 2007) y los de 30 días contrastan tres años (2000, 2004 y 2007).

Los contrastes detallados para cada uno de los años respecto a la estructura hipotética de 1:1 señalan diferencias significativas en las razones de edades de la primera cacería en el 86% de las ocasiones, presentando proporciones de juveniles superiores a las de adultos en el 67% de esas razones. Las razones de edades de la última cacería presentan idénticos resultados a los de la primera cacería, para cada temporada. Por su parte, las razones de sexos totales, tanto las de la primera cacería como las de la última, difieren de la proporción 1:1 en el 71% de las temporadas, señalando en todos los casos una mayor presencia de machos que de hembras. En el caso concreto de las razones de sexos de los juveniles, se observan diferencias significativas en las razones de la primera y última cacería en el 29% y el 15% de las temporadas. A excepción de una única razón que señala mayor presencia de hembras en la primera cacería, el resto indican mayor proporción de machos. Las razones de sexos de los adultos presentan resultados similares a los de las razones de sexos totales, con diferencias en el 71% de las temporadas en la primera cacería y en el 57% de las temporadas en la última, todas ellas evidencian el predominio de los machos sobre las hembras (Figura 41).

**Figura 41:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en la primera y última cacería de cada uno de los años de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	años primera cacería							años última cacería						
	1998	1999	2000	2001	2003	2004	2007	1998	1999	2000	2001	2003	2004	2007
RE	■	■	■	■		■	■	■	■	■	■		■	■
RST	■	■	■	■	■			■	■	■	■			■
RSJ			■			■					■			
RSA	■	■		■	■		■	■	■	■				■

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 3.

Para los datos de cada uno de los sectores y cuarteles de la finca

Del mismo modo que algunas razones del conjunto de la finca varían significativamente entre las temporadas de estudio, también lo hacen las de los diferentes sectores y cuarteles de la finca (Tabla 47, Figura 42 a Figura 45).

**Tabla 47:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes años de estudio de cada uno de los sectores y cuarteles de la finca.

sector o cuartel	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
		RE	RST	RSJ	RSA
sector Este	6549	****	**	**	ns
sector Oeste	7037	****	**	*	ns
sector Norte	9058	****	**	*	ns
sector Sur	4528	****	****	*	**
BAE	2946	****	**	*	ns
CER	1478	****	*	ns	ns
ESC	1216	****	ns	ns	ns
GAT	1241	****	ns	ns	ns
GRU	1520	****	*	ns	ns
HIT	3603	****	ns	ns	ns
MAT	1582	****	*	ns	ns

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**ns:** no significativa; \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $p \leq 0,001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0,0001$

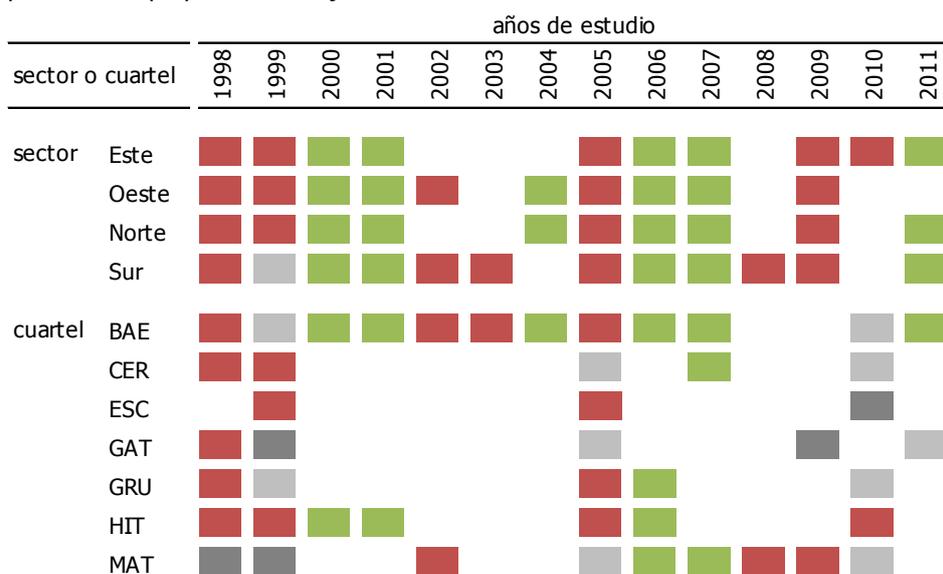
**Nota:** Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 4.

En el **sector Este**, las razones de edades, de sexos totales y de sexos de los juveniles varían significativamente entre las 14 temporadas de estudio, no lo hace la razón de sexos de los adultos. El análisis de medias de proporciones señala que la proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en cuatro temporadas (1998, 1999, 2009 y 2010) y superior en cinco (2000, 2001, 2006, 2007 y 2011). La proporción de machos totales y de machos juveniles es significativamente superior a la del promedio de las proporciones conjuntas en el año 2000, e inferior en el 2002 en el caso de los machos juveniles. En el **sector Oeste**, la razón de sexos de los adultos es la única que no varía significativamente entre las 14 temporadas de estudio. La proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en cinco temporadas (1998, 1999, 2002, 2005 y 2009), y superior en otras cinco (2000, 2001, 2004, 2006, y 2007). La proporción de machos totales y de machos juveniles de 2004 es significativamente menor que la del promedio de las proporciones globales. En el **sector Norte**, las razones de edades, de sexos totales y de sexos de los juveniles varían significativamente entre las 14 temporadas de estudio, no lo hace la razón de sexos de los adultos. La proporción de juveniles es significativamente inferior en cuatro temporadas (1998, 1999, 2005 y 2009), y superior en seis (2000, 2001, 2004, 2006, 2007 y 2011). La proporción de machos totales es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en 2004. Aunque las proporciones de machos juveniles de las 14 temporadas difieren significativamente entre sí, ninguna lo hace respecto al promedio de las proporciones conjuntas. En el **sector Sur**, tanto la razón de edades como las tres razones de sexos difieren significativamente entre los 14 años de estudio. Es el único sector en el que esto sucede. La proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en seis temporadas (1998, 2002, 2003, 2005, 2008 y 2009), y superior en otras cinco (2000, 2001, 2004, 2006, 2007 y 2011). La razón de 1999 no se ha podido incluir en el contraste debido a su reducido tamaño de muestra. La proporción de machos totales es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en 2004 y 2006. En los juveniles, la proporción de machos de 2000 es significativamente mayor que la del promedio de las proporciones globales, y en los adultos, la de 2001 es significativamente menor.

**Baenar** es el único cuartel de la finca en el que las razones de edades, de sexos totales y de sexos de los juveniles varían significativamente entre las 14 temporadas de estudio. La proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en cuatro temporadas (1998, 2002, 2003 y 2005), y superior en seis temporadas (2000, 2001, 2004, 2006, 2007 y 2011). Los años 1999 y 2010 no se han podido incluir en el contraste debido al número insuficiente de juveniles. Aunque las proporciones de machos totales de las 14 temporadas difieren significativamente entre sí, ninguna lo hace respecto al promedio de las proporciones conjuntas. La proporción de machos juveniles es significativamente superior a la del promedio de las proporciones conjuntas en 2004. En **Cervalera** se han detectado diferencias interanuales en las razones de edades y en las razones de sexos totales. La proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en 1998 y 1999, y es superior en 2007. Las temporadas 2005 y 2010 no se han podido incluir en el contraste debido al número insuficiente de juveniles. Si bien las proporciones de machos totales de las 14 temporadas difieren significativamente entre sí, ninguna lo hace respecto al promedio de las proporciones conjuntas. En **Escopetas**, la razón de edades es la única que varía significativamente entre las 14 temporadas de estudio. Las proporciones de juveniles registradas en 1999 y 2005 son significativamente inferiores a las del promedio de las proporciones globales. La temporada 2010 no se han podido incluir en el contraste debido a la ausencia de piezas capturadas en ese año. En **Gatos**, tan sólo la razón de edades difiere significativamente entre los 14 años de estudio. Únicamente la proporción de juveniles de 1998 es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas. Aunque debe tenerse presente que hay cuatro años que han debido excluirse en el contraste, ya sea por la ausencia de ejemplares (1999 y 2009) o por el insuficiente número de juveniles (2005 y 2010). En **Grulla**, las razones de edades y de sexos totales varían significativamente entre las 14 temporadas de estudio. La proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en 1998 y 2005, mientras que resulta superior en 2006. Los años 1999 y 2010 no se han podido incluir en el contraste debido al número insuficiente de juveniles. La proporción de machos totales de 2006 es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas. En **Hito Chico**, la razón de edades es la única que difiere significativamente entre los 14 años de estudio. La proporción de juveniles es significativamente inferior a la del promedio de las proporciones conjuntas en cuatro temporadas (1998, 1999, 2005 y 2010), y superior en tres (2000, 2001 y 2006). Es el único cuartel en el que se han podido contrastar todas las

temporadas en el análisis de medias de proporciones de las razones de edades. En **Matagorda**, se han detectado diferencias interanuales en las razones de edades y en las razones de sexos totales. Las proporciones de juveniles registradas en 2002, 2008 y 2009 son significativamente inferiores a las del promedio de las proporciones globales, mientras que las registradas en 2006 y 2007 resultan superiores. Aunque que debe tenerse en cuenta que en el contraste, se han excluido dos años por ausencia de ejemplares (1998 y 1999) y otros dos por insuficiente número de juveniles (2005 y 2010). Pese a que las proporciones de machos totales de las 14 temporadas difieren significativamente entre sí, ninguna lo hace respecto al promedio de las proporciones conjuntas.

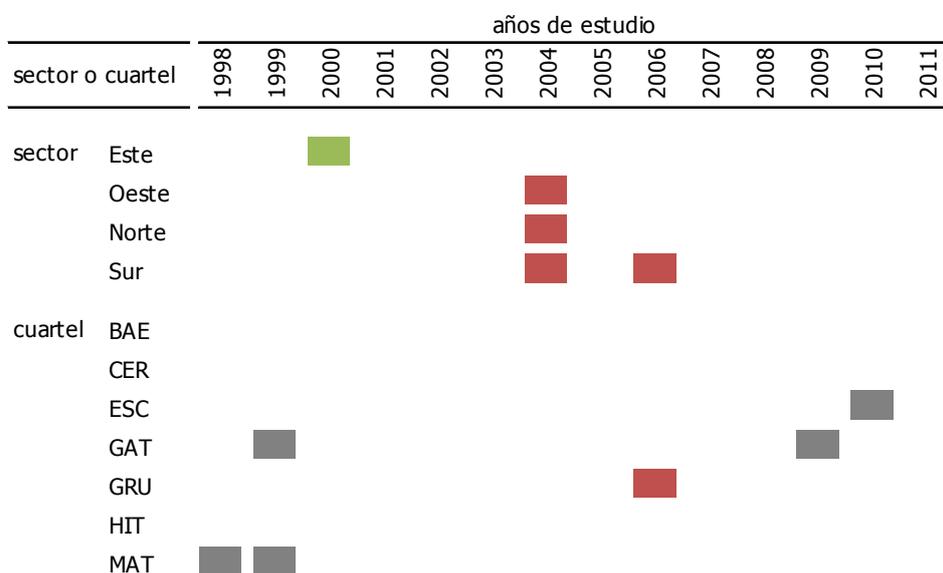
**Figura 42:** Años con proporciones de juveniles significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de proporciones conjuntas de los 14 años de estudio.



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que la proporción de juveniles del año no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en rojo señalan que la proporción de juveniles del año es inferior al promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas en verde señalan que es superior. Las celdas sombreadas en gris no se han incluido en el análisis del promedio de proporciones, ya sea por la ausencia de datos (gris oscuro) o por un tamaño de muestra insuficiente (gris claro).

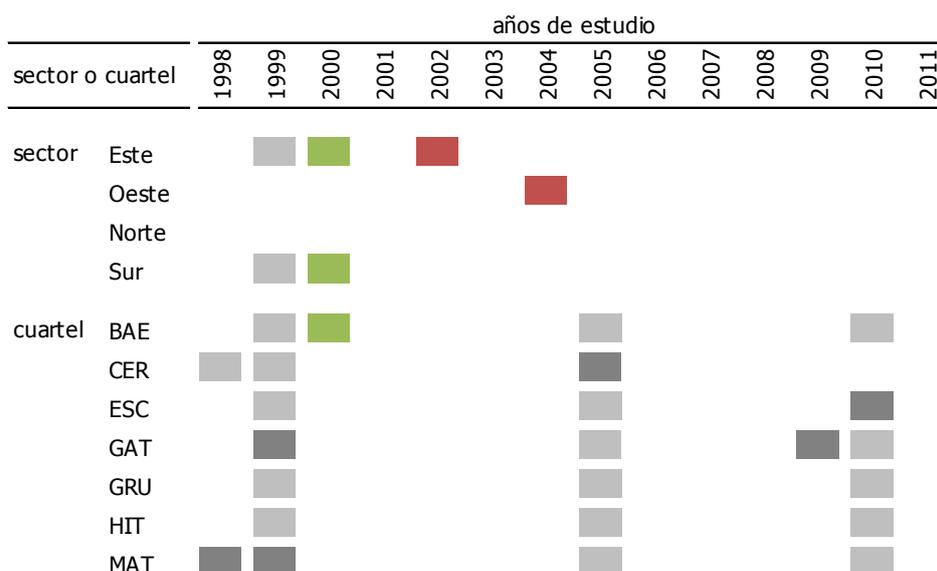
**Figura 43:** Años con proporciones de machos totales significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de proporciones conjuntas de los 14 años de estudio.



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que la proporción de machos totales del año no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en rojo señalan que la proporción de machos totales del año es inferior al promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas en verde señalan que es superior. Las celdas sombreadas en gris oscuro no se han incluido en el análisis del promedio de proporciones, por la ausencia de datos.

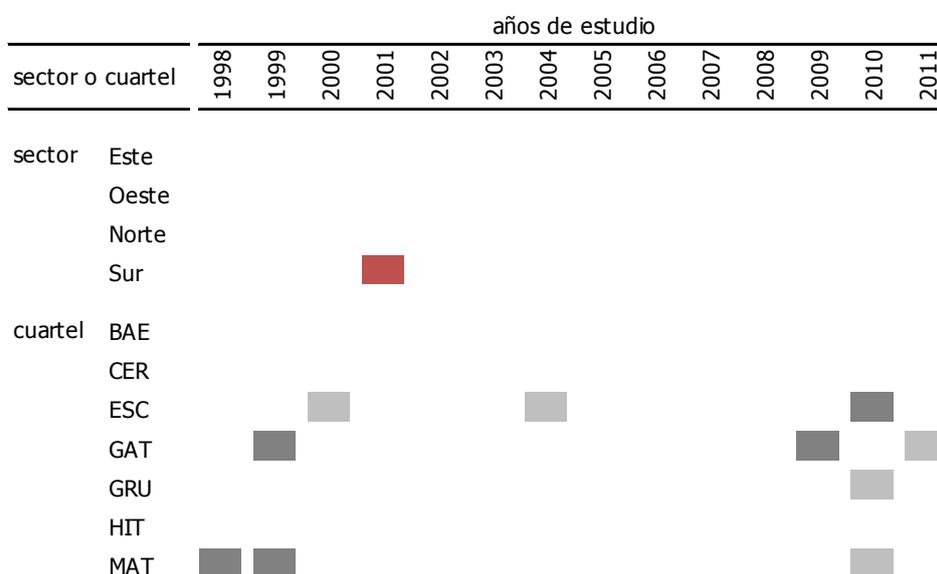
**Figura 44:** Años con proporciones de machos juveniles significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de proporciones conjuntas de los 14 años de estudio.



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que la proporción de machos juveniles del año no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en rojo señalan que la proporción de machos juveniles del año es inferior al promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas en verde señalan que es superior. Las celdas sombreadas en gris no se han incluido en el análisis de proporciones, ya sea por la ausencia de datos (gris oscuro) o por un tamaño de muestra insuficiente (gris claro).

**Figura 45:** Años con proporciones de machos adultos significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de proporciones conjuntas de los 14 años de estudio.



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que la proporción de machos adultos del año no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en rojo señalan que la proporción de machos adultos del año es inferior al promedio de las proporciones conjuntas. Las celdas sombreadas en gris no se han incluido en el análisis del promedio de proporciones, ya sea por la ausencia de datos (gris oscuro) o por un tamaño de muestra insuficiente (gris claro).

Los contrastes detallados para cada uno de los años respecto a la estructura hipotética de 1:1, señalan diferencias significativas en las razones de edades de los sectores en el 75% de las ocasiones, presentando proporciones de juveniles superiores a las de adultos en el 57% de las razones. Las razones de edades del sector Este presentan resultados idénticos a los del sector Norte para cada temporada, salvo en 2009, lo mismo sucede con las razones de los sectores Oeste y Sur. Las únicas temporadas en las que no se han detectado diferencias en ningún sector son 2003 y 2008. En 2002, 2009 y 2010 únicamente se detectan diferencias en dos de los cuatro sectores: Oeste y Sur; Oeste y Norte; Este y Norte respectivamente. En esos tres años, las proporciones de juveniles son inferiores a las de los adultos. En lo que a los cuarteles individuales se refiere, éstos presentan diferencias significativas respecto a la estructura hipotética de 1:1 en el 48% de las ocasiones, presentando proporciones de juveniles superiores a las de adultos en el 55% de las razones. Baenar e Hito Chico son los cuarteles que presentan diferencias en un mayor número de ocasiones (diez años) y ambos coinciden en los resultados de todas las temporadas. En el extremo contrario está Escopetas, que tan sólo presenta diferencias en tres temporadas, en las que las proporciones de juveniles son inferiores a las de adultos. En 2008 y 2009 no se han detectado diferencias en ninguno de los cuarteles, en 2002 y 2003 sólo en uno (Figura 46).

Las razones de sexos totales de los cuatro sectores difieren de la estructura hipotética de 1:1 en el 57% de las ocasiones, los cuarteles individuales lo hacen el 28%. En todas las razones en las que se aprecian diferencias significativas, las proporciones de machos son mayores que las de las hembras. En el sector Este de la finca, las razones difieren en dos temporadas más que en el sector Oeste. La diferencia es bastante más acusada entre el sector Norte y el Sur, con once y cinco años respectivamente. Las razones registradas en Hito Chico difieren de la proporción 1:1 en nueve temporadas, mientras que las de Matagorda lo hacen únicamente en una y las de Cervalera y Escopetas en dos. El año 2004 es el único en el que no se han observado diferencias significativas en ningún sector y tampoco en ningún cuartel. En 1998 y 2009 las diferencias se han detectado en los cuatro sectores. El año que presenta mayor número de cuarteles con diferencias es 2001 (Figura 47).

Las razones de sexos de los juveniles de los cuatro sectores y de los siete cuarteles presentan diferencias respecto a la estructura hipotética de 1:1 en el 12% y el 4% de los casos respectivamente. En el sector Oeste de la finca sólo se han detectado diferencias en un año y en los otros tres sectores en dos años. En diez temporadas no se han observado diferencias en ninguno de los cuatro sectores, en 2001 y 2002 sólo se han detectado en un sector, en 2000 en dos sectores y en 2004 en tres sectores. En las diferencias detectadas en los sectores en 2000 y 2001 las proporciones de machos juveniles son superiores a las de las hembras juveniles y en las de 2002 y 2004 son inferiores. En los cuarteles individuales, se han observado diferencias en Baenar, Escopetas, Grulla e Hito Chico, en un solo año, que además es diferente para cada cuartel. En los cuatro casos, las proporciones de machos juveniles son superiores a las de las hembras juveniles (Figura 48).

Las razones de sexos de los adultos de los cuatro sectores difieren significativamente de la proporción hipotética de 1:1 en el 77% de las ocasiones. En todas ellas, las proporciones de machos adultos son superiores a las de las hembras adultas. Las razones del sector Norte presentan diferencias en las 14 temporadas estudiadas, sin embargo las razones del sector Sur, sólo las presentan en siete. Las razones de los sectores Este y Oeste difieren de 1:1 en once años cada uno, coincidiendo en nueve de ellos. En todos los años estudiados se han apreciado diferencias en uno o varios sectores, y en siete temporadas las diferencias se han detectado en los cuatro sectores. En los cuarteles individuales, las razones presentan diferencias respecto a la estructura 1:1 en el 30% de los casos. En esos casos, las proporciones de machos adultos siempre son superiores a las de las hembras adultas. Los cuarteles que presentan diferencias en un mayor número de años son Hito Chico, Baenar y Grulla (ocho años el primero y seis años los otros dos), y los que lo hacen en un número menor son Escopetas, Cervalera y Matagorda Grulla (un año el primero y tres años los otros dos). Las únicas temporadas en las que no se han detectado diferencias en ningún cuartel son 2005 y 2010. Nunca se han observado diferencias en más de cuatro cuarteles en un mismo año, y esto sólo sucede en dos temporadas, en 1998 y 2002. Lo más frecuente es que un mismo año sólo haya dos cuarteles que presenten diferencias respecto a las proporciones hipotéticas 1:1 (Figura 49).

**Figura 46:** Comparación de las razones de edades (RE) observadas en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de cacerías de cada una de las 14 temporadas de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sector o cuartel	años de estudio													
		1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
RE	sector Este	■	■	■	■			■	■	■	■			■	■
	Oeste	■	■	■	■	■		■	■	■	■		■		■
	Norte	■	■	■	■			■	■	■	■		■	■	■
	Sur	■	■	■	■	■		■	■	■	■				■
cuartel	BAE	■	■	■	■			■	■	■	■			■	■
	CER	■	■	■				■	■	■	■				
	ESC	■	■						■					■	
	GAT	■	■		■		■		■	■			■		
	GRU	■	■					■	■	■					■
	HIT	■	■	■	■			■	■	■	■			■	■
	MAT	■	■	■	■	■			■	■	■				
			■	■											

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Las celdas sombreadas en gris no se han contrastado debido a que no se disponía de ejemplares en ese año y cuartel. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 5.

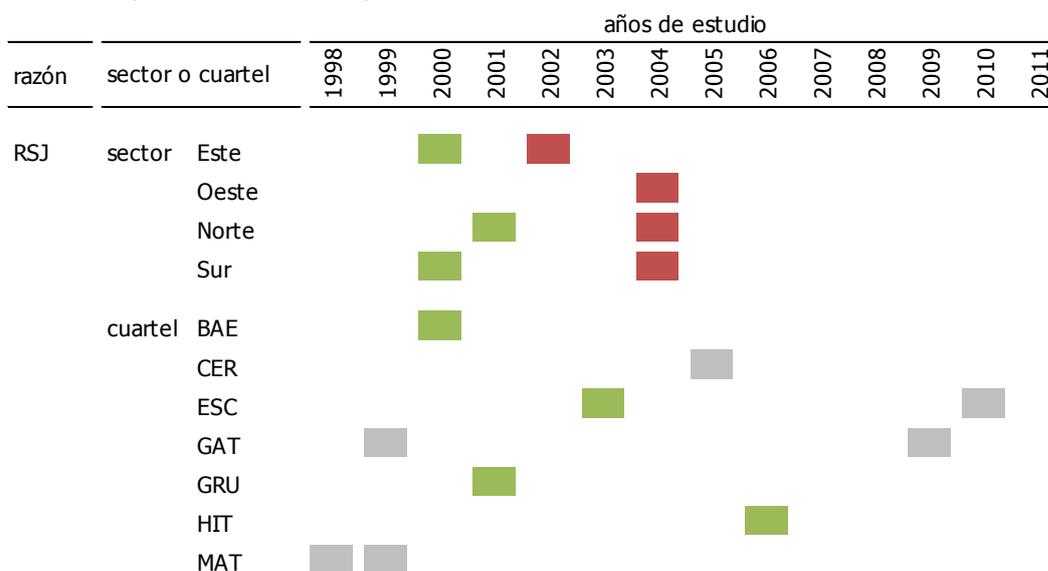
**Figura 47:** Comparación de las razones de sexos totales (RST) observadas en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de cacerías de cada una de las 14 temporadas de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sector o cuartel	años de estudio													
		1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
RST	sector Este	■	■	■	■		■				■	■	■	■	
	Oeste	■			■	■	■		■				■		■
	Norte	■	■	■	■	■	■		■	■		■	■		■
	Sur	■		■							■		■	■	
cuartel	BAE	■		■							■		■	■	
	CER				■					■					
	ESC			■			■							■	
	GAT	■	■		■	■							■		
	GRU		■		■	■	■								
	HIT	■	■	■	■		■		■	■		■			■
	MAT	■	■										■		
			■	■											

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas en verde señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ) y que tienen cocientes superiores a 1. Las celdas sombreadas en gris no se han contrastado debido a que no se disponía de ejemplares en ese año y cuartel. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 5.

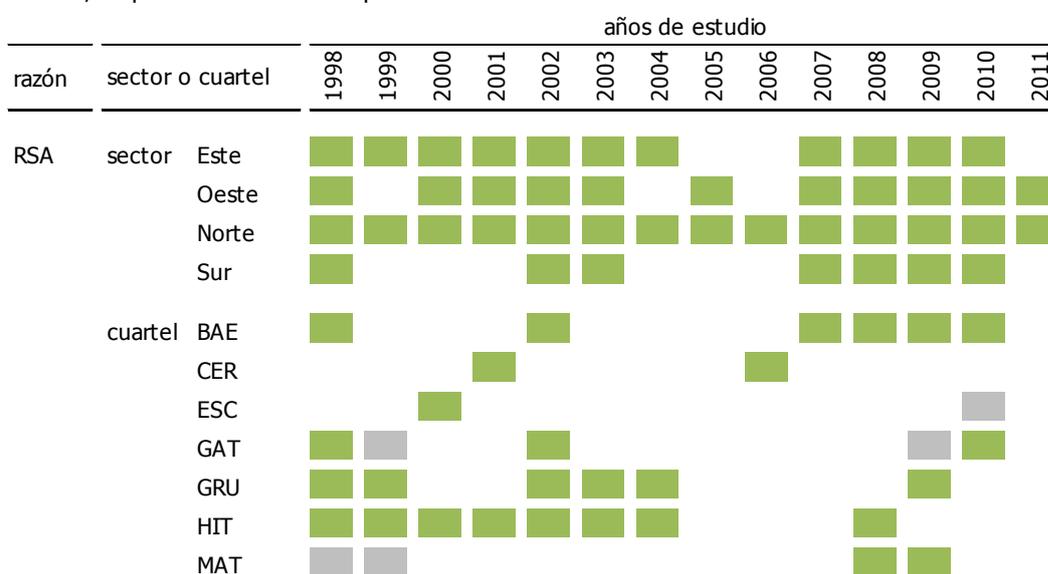
**Figura 48:** Comparación de las razones de sexos de los juveniles (RSJ) observadas en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de cacerías de cada una de las 14 temporadas de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Las celdas sombreadas en gris no se han contrastado debido a que no se disponía de ejemplares en ese año y cuartel. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 5.

**Figura 49:** Comparación de las razones de sexos de los adultos (RSA) observadas en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de cacerías de cada una de las 14 temporadas de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

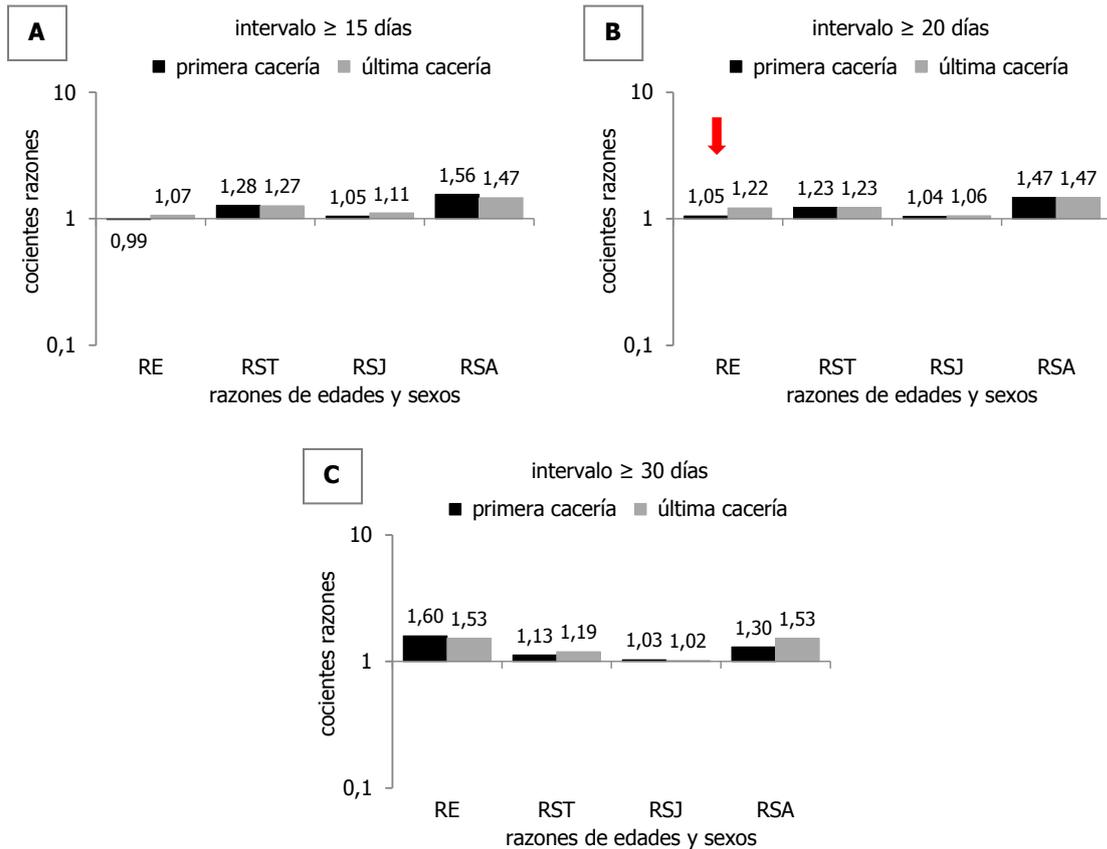
**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas en verde señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ) y que tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 5.

## ¿Cambia la estructura demográfica con el transcurso de los días de la temporada de caza?

Para los datos conjuntos del periodo de estudio

En el conjunto de los años de estudio y para los intervalos de tiempo de 15 y 30 días, las razones de las primeras cacerías de la temporada no difieren significativamente de las razones de las últimas. Sin embargo, en el intervalo de 20 días sí se aprecian diferencias significativas en la razón de edades, resultando más elevada la razón de los últimos días de caza de la temporada (Figura 50).

**Figura 50:** Cocientes de las razones de edades y sexos de las primeras y últimas cacerías en el conjunto de años de estudio: intervalo mínimo de 15 días (A), intervalo mínimo de 20 días (B) e intervalo mínimo de 30 días (C).



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las flechas sombreadas en rojo indican que las razones de las primeras cacerías son significativamente inferiores a las de las últimas ( $p \leq 0,05$ ). Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 6.

Los contrastes realizados respecto a la estructura hipotética de 1:1 para el conjunto de años, señalan diferencias significativas en las razones de edades de la primera y última cacería para el intervalo mínimo de 30 días, y para la última cacería con el intervalo mínimo de 20 días. En las tres razones, la presencia de juveniles es mayor que la de adultos. También se detectan diferencias significativas en las razones de sexos totales de la primera y última cacería, para los tres intervalos de tiempo. Todas las razones implicadas señalan una mayor presencia de machos que de hembras. En los adultos sucede exactamente lo mismo que en los sexos totales, mientras que en los juveniles sólo se detecta una mayor abundancia de machos en la última cacería, cuando se aplica un intervalo mínimo de 15 días (Figura 51).

**Figura 51:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en la primera y última cacería del conjunto de años de estudio, en los intervalos mínimos de 15, 20 y 30 días, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	primera cacería			última cacería		
	≥15	≥20	≥30	≥15	≥20	≥30
RE			■		■	■
RST	■	■	■	■	■	■
RSJ				■		
RSA	■	■	■	■	■	■

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

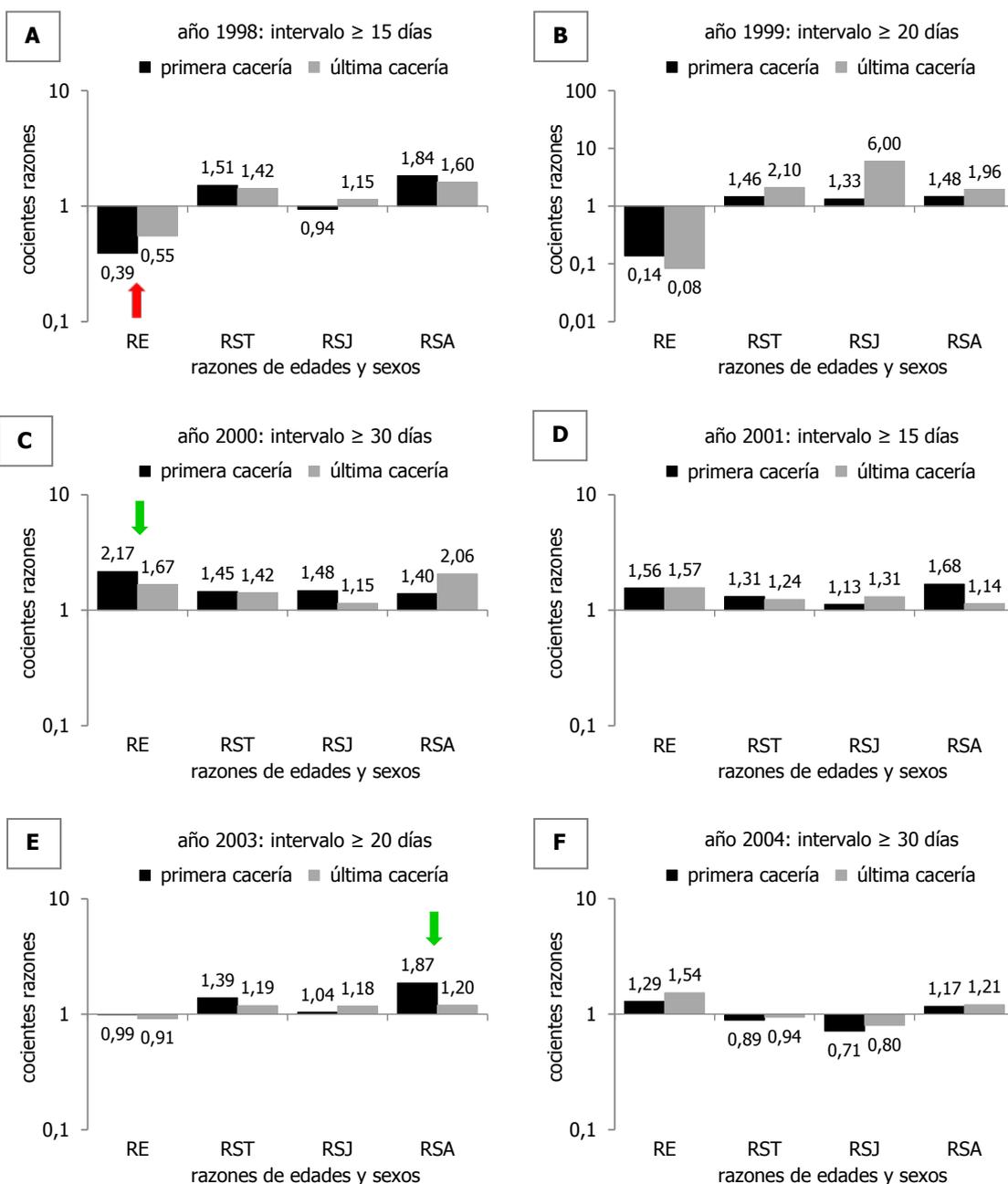
Intervalo mínimo de tiempo entre la primera y última cacería: **≥15:** 15 días, **≥20:** 20 días y **≥30:** 30 días

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas en verde señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ) y que tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 7.

Para los datos de cada una de las temporadas de caza

En el análisis detallado para cada temporada de caza, apenas se han detectado diferencias entre las razones del primer y último día de caza. En 1998 (intervalo  $\geq 15$  días) la razón de edades de la primera cacería es significativamente inferior a la de la última, en 2000 (intervalo  $\geq 30$  días) sucede lo contrario. En 2003 (intervalo  $\geq 20$  días) la razón de sexos de los adultos de la primera cacería es significativamente superior a la de la última. Las razones de sexos totales y razones de sexos de los juveniles no varían significativamente entre el inicio y final de ninguna de las temporadas estudiadas (Figura 52).

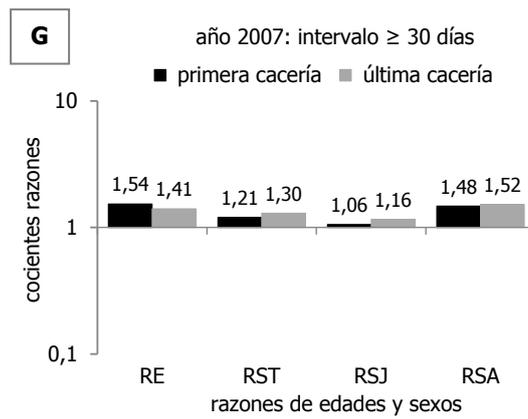
**Figura 52:** Cocientes de las razones de edades y sexos de las primeras y últimas cacerías en cada uno de los años de estudio: 1998 (A), 1999 (B), 2000(C), 2001 (D), 2003 (E), 2004 (F) y 2007 (G).



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las flechas sombreadas en rojo indican que las razones de las primeras cacerías son significativamente inferiores a las de las últimas y las flechas sombreadas en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 8.

Continuación **Figura 52**



**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las flechas sombreadas en rojo indican que las razones de las primeras cacerías son significativamente inferiores a las de las últimas y las flechas sombreadas en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 8.

Los contrastes detallados para cada uno de los años respecto a la estructura hipotética de 1:1, ya se han comentado previamente, al evaluar las diferencias entre temporadas en el primer y último día de caza (Figura 41).

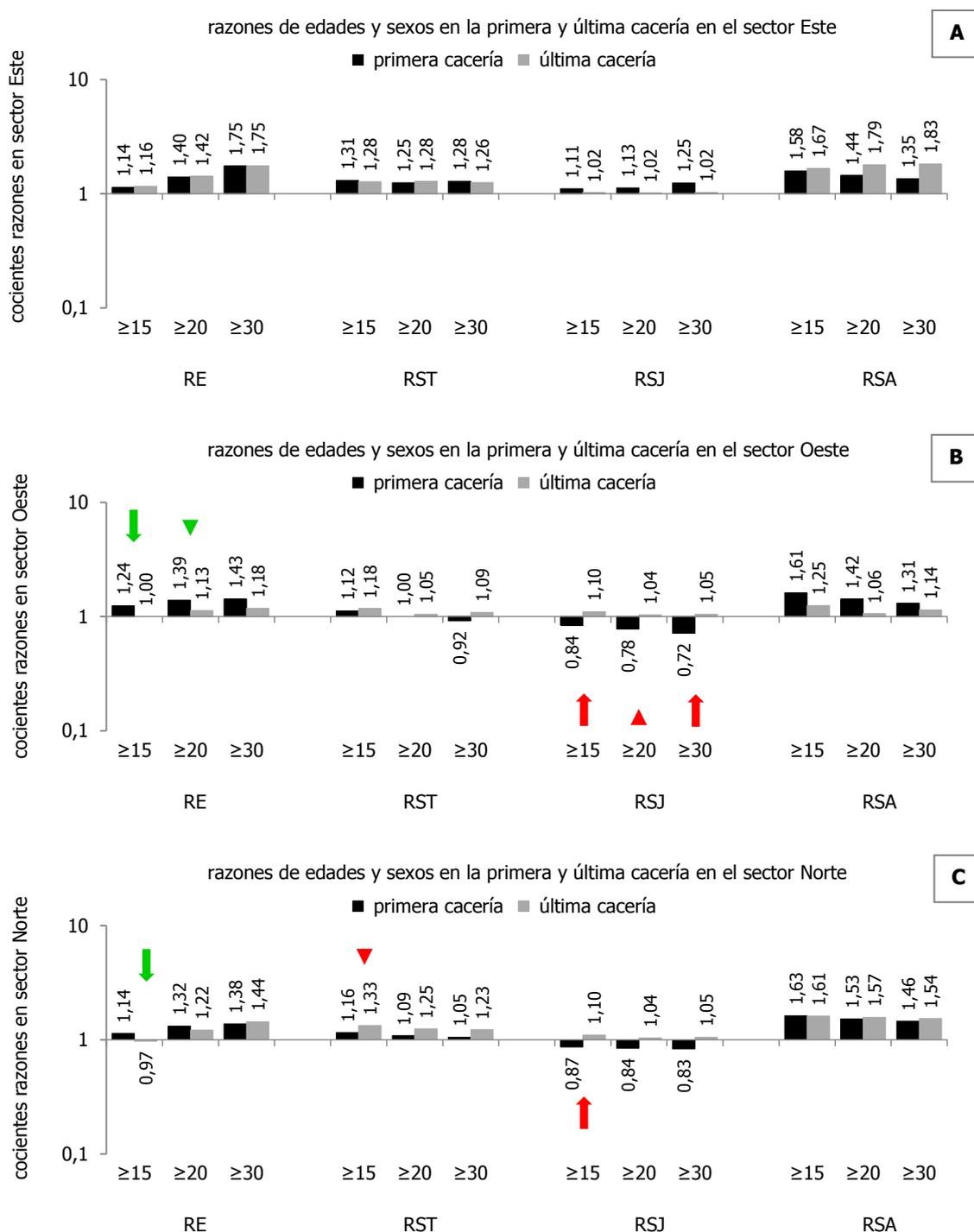
#### Para los datos de cada uno de los sectores y cuarteles de la finca

De la misma manera que las razones del conjunto de la finca apenas varían entre el primer y último día de caza del conjunto de años de estudio, sucede lo mismo con las razones de los diferentes sectores y cuarteles de la finca. Aunque en los sectores y cuarteles de la finca, a diferencia de lo que ocurre en su conjunto, sí se ha detectado alguna diferencia al utilizar los intervalos mínimos de tiempo de 15 y 30 días.

En el sector Este, ninguna de las razones de edades y sexos varían significativamente entre el primer y el último día de caza en el conjunto de años de estudio. En el sector Oeste, lo hacen la razón de edades (para los intervalos de tiempo mínimos de 15 y 20 días) y la razón de sexos de los juveniles (para los tres intervalos). Las razones de edad del primer día de caza son significativamente mayores que las del último. Con las razones de sexos de los juveniles sucede lo contrario, las del primero día de caza son significativamente menores que las del último. En el sector Norte, la razón de edades, la razón de sexos totales y la razón de sexos de los juveniles presentan diferencias entre el primer y último día de caza, pero sólo cuando se trabaja con el intervalo de tiempo mínimo de 15 días. Al igual que sucedía en el sector Oeste, la razón de edades del primer día de caza es significativamente superior a la del último, y la razón de sexos de los juveniles del primer día es significativamente inferior a la del último. En el sector Sur, la razón de edades y la razón de sexos totales varían significativamente entre el primer y el último día de caza. La razón de edades lo hace únicamente al considerar un intervalo mínimo de 30 días, resultando la razón del primer día superior a la del último. En la razón de sexos totales, las diferencias se observan sólo en el intervalo de tiempo mínimo de 15 días, la razón del primer día de caza es superior a la del último (Figura 53).

En los siete cuarteles de caza menor de la finca, sólo se han detectado algunas diferencias entre las razones del primer y último día de caza en Baenar, Gatos, Grulla e Hito Chico. Las diferencias se limitan a las tres razones de sexos, pues en ninguno de los cuarteles se han apreciado diferencias en las razones de edades, para ninguno de los tres intervalos de tiempo. En Baenar, tanto la razón de sexos totales como la razón de sexos de los juveniles presentan diferencias entre el primer y último día de caza. La razón de sexos totales lo hace únicamente al considerar el intervalo de tiempo mínimo de 15 días, mientras que la razón de sexos de los juveniles lo hace para los tres intervalos. En las dos razones, los valores del primer día de caza son significativamente mayores que los del último día. En Gatos, la razón de sexos de los juveniles del primer día de caza es significativamente inferior a la del último, aunque esto sucede únicamente al considerar el intervalo de tiempo mínimo de 15 días. En Grulla, la razón de sexos de los adultos del primer día de caza es significativamente mayor que la del último, en los intervalos de tiempo mínimo de 20 y 30 días. En Hito Chico, la razón de sexos totales y la razón de sexos de los adultos varían entre el primer y último día de caza, en ambos casos esto ocurre en los intervalos de tiempo mínimo de 15 y 20 días. La razón de sexos de los adultos del primer día de caza es significativamente inferior que la del último día (Figura 54).

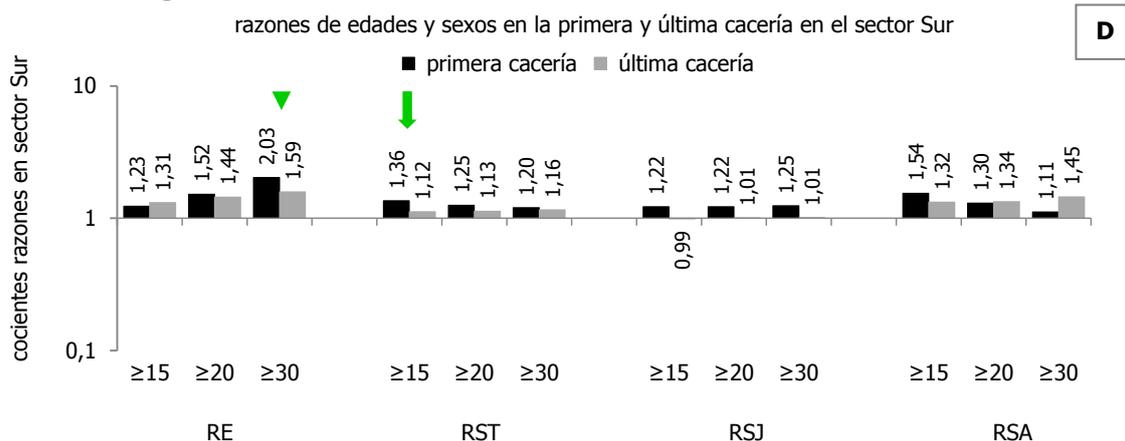
**Figura 53:** Cocientes de las razones de edades y sexos de la primera y última cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo mínimo de 15 días ( $\geq 15$ ), 20 días ( $\geq 20$ ) y 30 días ( $\geq 30$ ) en los cuatro sectores de la finca: sector Este (A), sector Oeste (B), sector Norte (C) y sector sur (D).



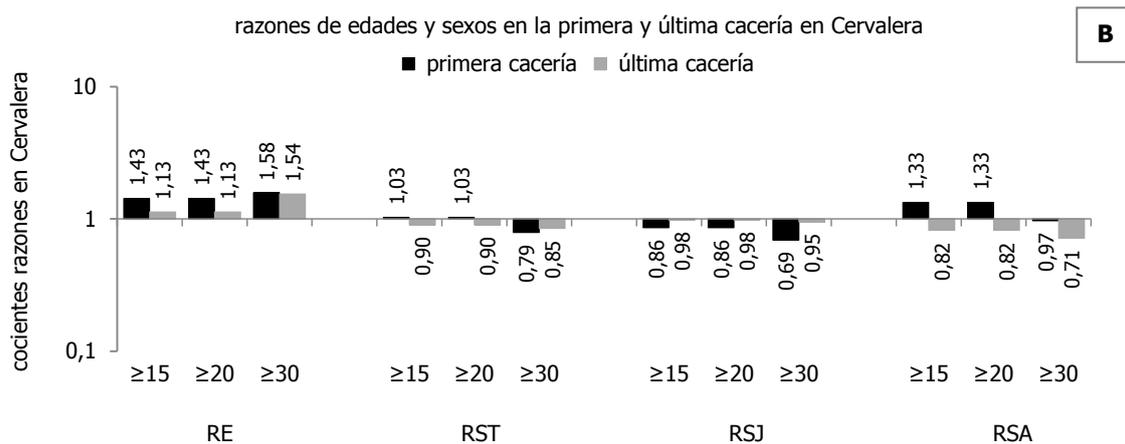
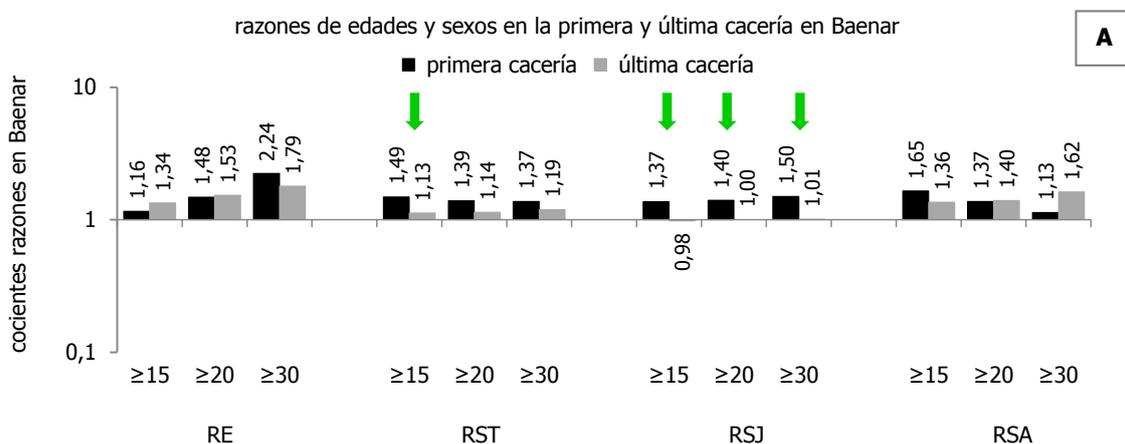
**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del primer día de caza son significativamente inferiores a las del último día de caza y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 9.

Continuación **Figura 53**



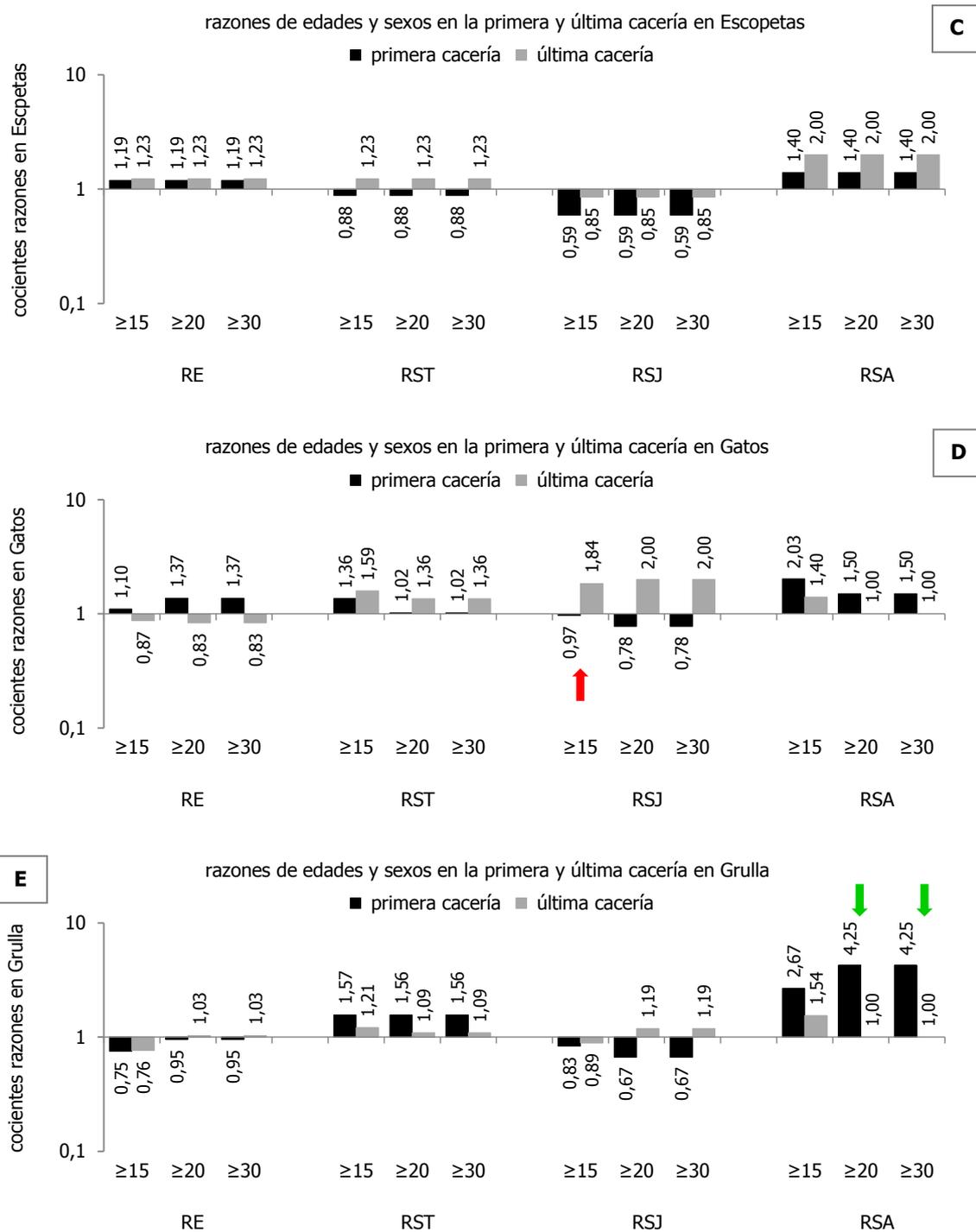
**Figura 54:** Cocientes de las razones de edades y sexos de la primera y última cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo mínimo de 15 días ( $\geq 15$ ), 20 días ( $\geq 20$ ) y 30 días ( $\geq 30$ ) en los siete cuarteles de caza menor de la finca: Baenar (A), Cervalera (B), Escopetas (C), Gatos (D), Grulla (E), Hito Chico (F) y Matagorda (G).



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del primer día de caza son significativamente inferiores a las del último día de caza y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 10.

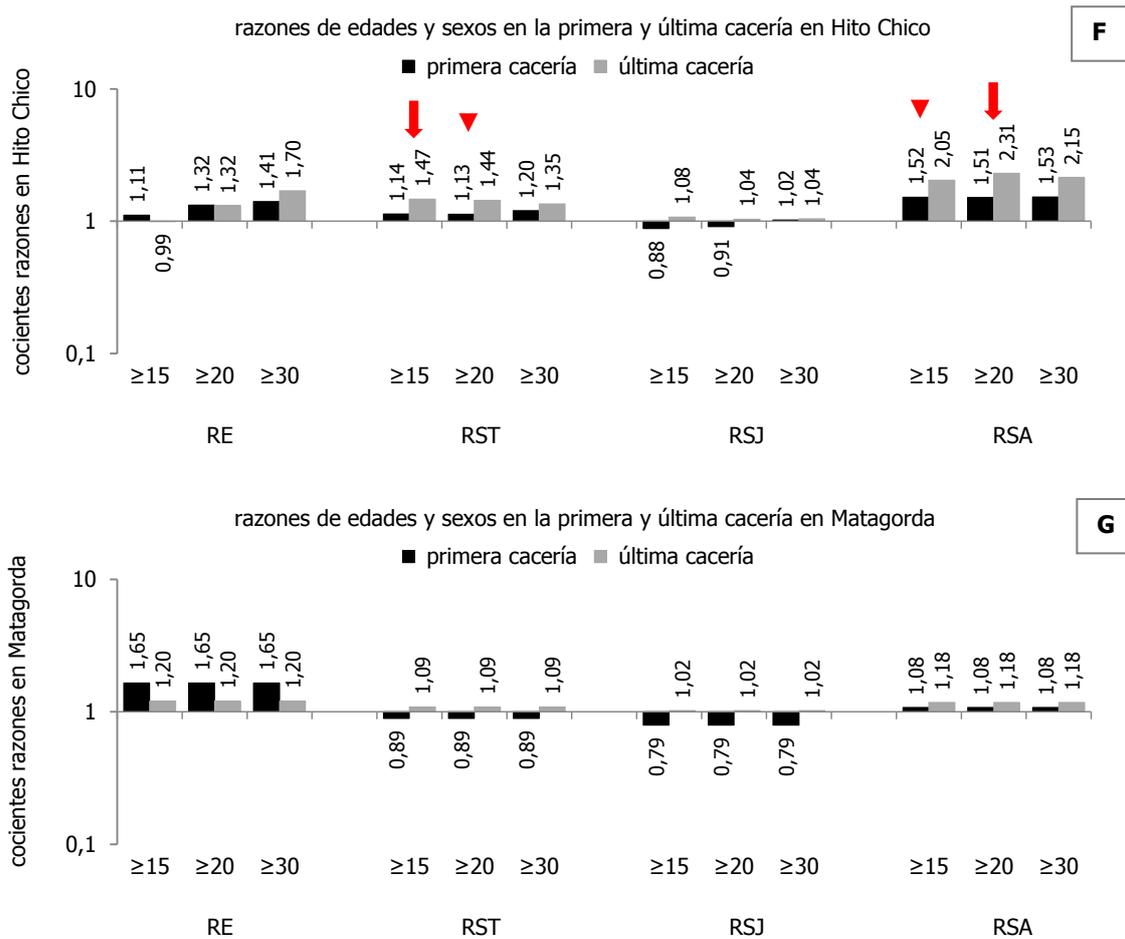
Continuación **Figura 54**



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del primer día de caza son significativamente inferiores a las del último día de caza y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 10.

Continuación **Figura 54**



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del primer día de caza son significativamente inferiores a las del último día de caza y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativamente superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 10.

Los contrastes realizados respecto a la estructura hipotética de 1:1 para el primer día de caza del conjunto de años, señalan diferencias significativas en las razones de edades de los cuatro sectores de la finca en los tres intervalos de tiempo utilizados. Sucede lo mismo en Cervalera y Matagorda, mientras que en Baenar e Hito Chico, las diferencias sólo se observan en los intervalos de 20 y 30 días. En los cuarteles restantes no se aprecian diferencias en ninguno de los intervalos. Cuando se trata del último día de caza, se detectan diferencias en los tres intervalos de tiempo en los sectores Este y Sur de la finca, y en Baenar. Las diferencias se limitan a los intervalos de 20 y 30 días en el sector Norte y en Hito Chico. En el sector Oeste y en el resto de cuarteles (Cervalera, Escopetas, Gatos, Grulla y Matagorda) no se han detectado diferencias respecto a la proporción 1:1 en ninguno de los tres intervalos de tiempo. Tanto en el primer día de caza como en el último, todas las razones que presentan diferencias, señalan una proporción de juveniles significativamente mayor que la de adultos (Figura 55).

Las razones de sexos de los adultos del primer día de caza difieren significativamente de la proporción hipotética de 1:1 en el sector Este (en los tres intervalos de tiempo), en el sector Norte (en el intervalo mínimo de 15 días) y en el sector Sur (en los intervalos mínimos de 15 y 20 días). Las del último día de caza lo hacen en los sectores Este y Norte en los tres intervalos de tiempo, y en el sector Oeste en el intervalo mínimo de 15 días. Respecto a los cuarteles, solo se han observado diferencias en tres de ellos: en Baenar en los tres intervalos del primer día de caza, en Gatos en el intervalo mínimo de 15 días en el primero y en el último día de caza, y en Hito Chico en los tres intervalos del último día de caza. En todos los casos en los que se han detectado diferencias significativas, la proporción de machos es superior a la de las hembras (Figura 56).

Las razones de sexos de los juveniles del primer día de caza presentan diferencias respecto a la proporción hipotética de 1:1 en el sector Este (en el intervalo mínimo de 30 días), en el sector Oeste (en los intervalos mínimos de 20 y 30 días) y en el sector Sur (en el intervalo mínimo de 15 días). El único cuartel que presenta diferencias es Baenar, y lo hace en los tres intervalos. En el último día de caza ninguno de los sectores presenta diferencias, y en los cuarteles tan sólo lo hace Gatos en el intervalo mínimo de 15 días. Las diferencias observadas en el sector Oeste señalan una proporción de machos inferior a la de las hembras, en el resto de casos sucede lo contrario (Figura 57).

En las razones de sexos de los adultos del primer día de caza se observan diferencias respecto a las proporciones hipotética de 1:1 en los cuatro sectores de la finca y también en cuatro cuarteles. En los sectores Este y Norte, y en los cuarteles Grulla e Hito Chico, las diferencias se aprecian en los tres intervalos de tiempo. En los sectores Oeste y Sur, y en Baenar se observan diferencias en los intervalos mínimos de 15 y 20 días, y en Gatos tan sólo en el intervalo mínimo de 15 días. En el último día de caza, se detectan diferencias en los tres intervalos de tiempo en los sectores Este, Norte y Sur de la finca, así como en los cuarteles Baenar e Hito Chico. En el sector Oeste también se observan diferencias, pero sólo en el intervalo mínimo de 15 días. En los dos días de caza, todas las razones que presentan diferencias, señalan una proporción de machos adultos significativamente mayor que la de hembras adultas (Figura 58).

**Figura 55:** Comparación de las razones de edades (RE) en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, en el primer y último día de caza del conjunto de temporadas, para los tres intervalos mínimos de tiempo, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sector o cuartel	primera cacería			última cacería			
		≥15	≥20	≥30	≥15	≥20	≥30	
RE	sector	Este	■	■	■	■	■	■
		Oeste	■	■	■			
		Norte	■	■	■		■	■
		Sur	■	■	■	■	■	■
	cuartel	BAE		■	■	■	■	■
		CER	■	■	■			
		ESC						
		GAT						
		GRU						
		HIT		■	■		■	■
MAT	■	■	■					

Intervalo mínimo de tiempo entre la primera y última cacería: **≥15:** 15 días, **≥20:** 20 días y **≥30:** 30 días

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas en verde señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ) y que tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tablas 11-12.

**Figura 56:** Comparación de las razones de sexos totales (RST) en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, en el primer y último día de caza del conjunto de temporadas, para los tres intervalos mínimos de tiempo, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sector o cuartel	primera cacería			última cacería			
		≥15	≥20	≥30	≥15	≥20	≥30	
RST	sector	Este	■	■	■	■	■	■
		Oeste				■		
		Norte	■			■	■	■
		Sur	■	■				
	cuartel	BAE	■	■	■			
		CER						
		ESC						
		GAT	■			■		
		GRU						
		HIT				■	■	■
MAT								

Intervalo mínimo de tiempo entre la primera y última cacería: **≥15:** 15 días, **≥20:** 20 días y **≥30:** 30 días

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas en verde señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ) y que tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tablas 11-12.

**Figura 57:** Comparación de las razones de sexos de los juveniles (RSJ) en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, en el primer y último día de caza del conjunto de temporadas, para los tres intervalos mínimos de tiempo, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sector o cuartel	primera cacería			última cacería			
		≥15	≥20	≥30	≥15	≥20	≥30	
RSJ	sector	Este						
		Oeste						
		Norte						
		Sur						
	cuartel	BAE						
		CER						
		ESC						
		GAT						
		GRU						
		HIT						
MAT								

Intervalo mínimo de tiempo entre la primera y última cacería: **≥15:** 15 días, **≥20:** 20 días y **≥30:** 30 días

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tablas 11-12.

**Figura 58:** Comparación de las razones de sexos de los adultos (RSA) en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, en el primer y último día de caza del conjunto de temporadas, para los tres intervalos mínimos de tiempo, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sector o cuartel	primera cacería			última cacería			
		≥15	≥20	≥30	≥15	≥20	≥30	
RSA	sector	Este						
		Oeste						
		Norte						
		Sur						
	cuartel	BAE						
		CER						
		ESC						
		GAT						
		GRU						
		HIT						
MAT								

Intervalo mínimo de tiempo entre la primera y última cacería: **≥15:** 15 días, **≥20:** 20 días y **≥30:** 30 días

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ) y que tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tablas 11-12.

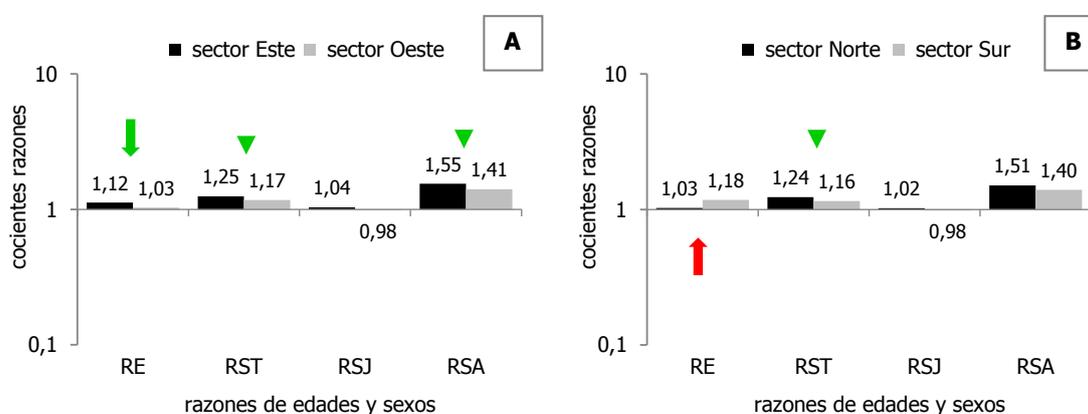
## La variabilidad espacial de la estructura poblacional

### ¿Cambia la estructura demográfica en los diferentes sectores de la finca?

#### Para los datos conjuntos

En el conjunto de cacerías y temporadas, la estructura poblacional varía significativamente entre los diferentes sectores y cuarteles de caza de la finca. La razón de edades difiere entre los dos sectores Este-Oeste de la finca, y también lo hace entre los dos sectores Norte-Sur. La razón de sexos totales no presenta diferencias entre los sectores Este-Oeste, ni tampoco entre los sectores Norte-Sur, según los resultados de las pruebas de razón de verosimilitud y de Pearson. Sin embargo, la prueba exacta de Fisher sí señala diferencias entre sectores en ambos casos. Lo mismo sucede con la razón de sexos de los adultos en los sectores Este-Oeste. Ninguna de las pruebas estadísticas evidencia diferencias significativas entre las razones de sexos de los juveniles de los sectores Este-Oeste ni de los sectores Norte-Sur (Figura 59).

**Figura 59:** Cocientes de las razones de edades y sexos de los sectores de la finca: sectores Este-Oeste (A) y sectores Norte-Sur (B).



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del sector Este o del sector Norte son significativamente inferiores a las del sector Oeste o del sector Sur, y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 13.

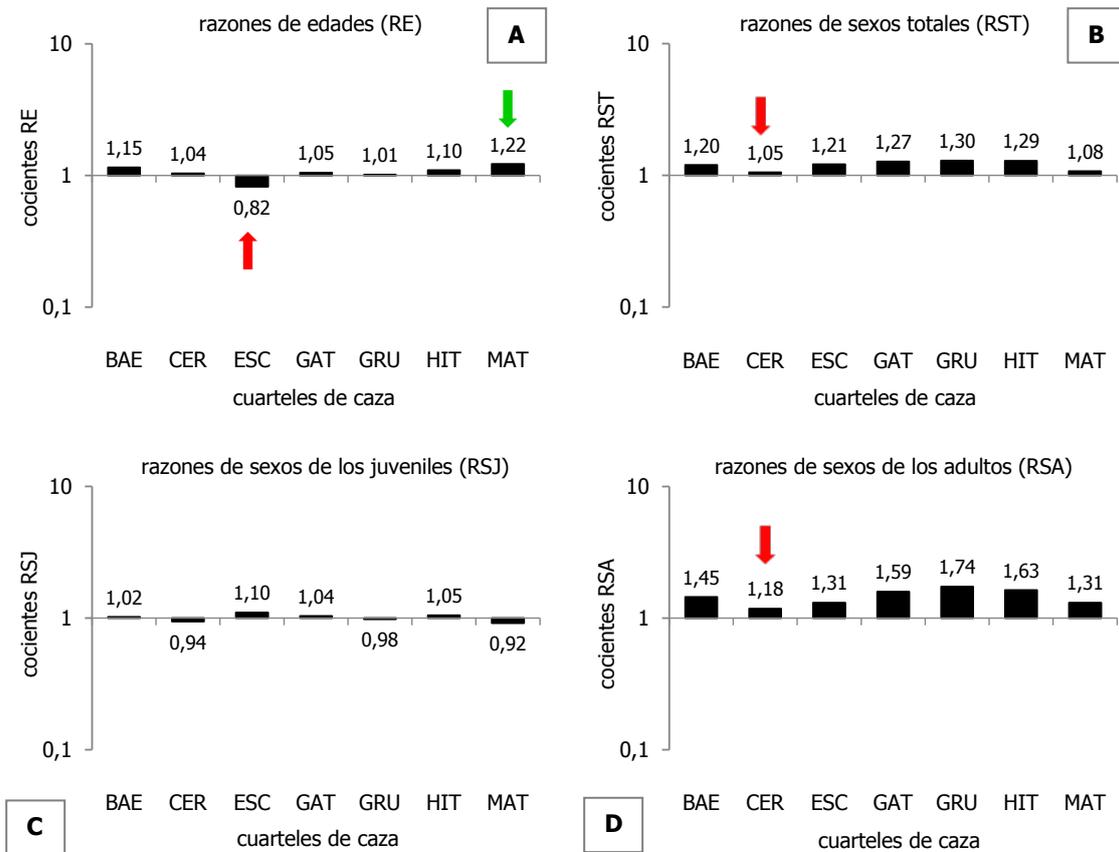
Al contrastar las razones de los siete cuarteles de caza, se ha observado que existen diferencias entre éstos, tanto en las razones de edades, como en las razones de sexos totales y las razones de sexos de los adultos (Tabla 48). El análisis de medias de proporciones señala que en Escopetas (ESC) las proporciones de juveniles son significativamente inferiores a las del promedio de las proporciones conjuntas, mientras que las de Matagorda (MAT) son superiores. En Cervalera (CER) la proporción de machos totales y de machos adultos es significativamente menor que la del promedio de la proporción global de todos los cuarteles (Figura 60).

**Tabla 48:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los siete cuarteles de caza menor de la finca.

razón	N	gl	razón verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
RE	13586	6	34,00	<0,0001	33,99	<0,0001
RST	13586	6	18,85	0,0044	18,87	0,0044
RSJ	7034	6	4,95	0,5501	4,95	0,5502
RSA	6552	6	23,48	0,0007	23,53	0,0006

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Figura 60:** Cocientes de las razones de los siete cuarteles de caza menor de la finca: razones de edades (A), razones de sexos totales (B), razones de sexos de los juveniles (C) y razones de sexos de los adultos (D).



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda  
**Nota:** las flechas sombreadas en rojo señalan los cuarteles en los que la proporción de machos son significativamente inferiores al promedio de las proporciones conjuntas y las flechas sombreadas en verde señalan los cuarteles en los que la proporción de machos son significativamente superiores (análisis de medias para proporciones con alfa=0,05).

Los contrastes realizados respecto a la estructura hipotética de 1:1 para el conjunto de años, señalan diferencias significativas en las razones de edades del sector Este y del sector Sur de la finca, así como en cuatro de los cuarteles de caza: Baenar, Escopetas, Hito Chico y Matagorda. En todos esos casos, excepto en Escopetas, la proporción de juveniles es mayor que la de adultos. En las razones de sexos totales se aprecian diferencias significativas en los cuatro sectores, y en la mayoría de los cuarteles, únicamente las razones de Cervalera y Matagorda no difieren de las proporciones hipotéticas de 1:1. La razón de sexos de los juveniles no presenta diferencias en ningún sector ni cuartel, en contraposición, la razón de sexos de los adultos lo hace en todos ellos. Siempre que se han detectado diferencias, la proporción de machos es significativamente superior a la de hembras (Figura 61).

**Figura 61:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en los diferentes sectores y cuarteles de la finca, para el conjunto de cacerías y temporadas, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sectores				cuarteles						
	E	O	N	S	BAE	CER	ESC	GAT	GRU	HIT	MAT
RE	■			■	■		■			■	■
RST	■	■	■	■	■		■	■	■	■	
RSJ											
RSA	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**E:** Este; **O:** Oeste; **N:** Norte; **S:** Sur

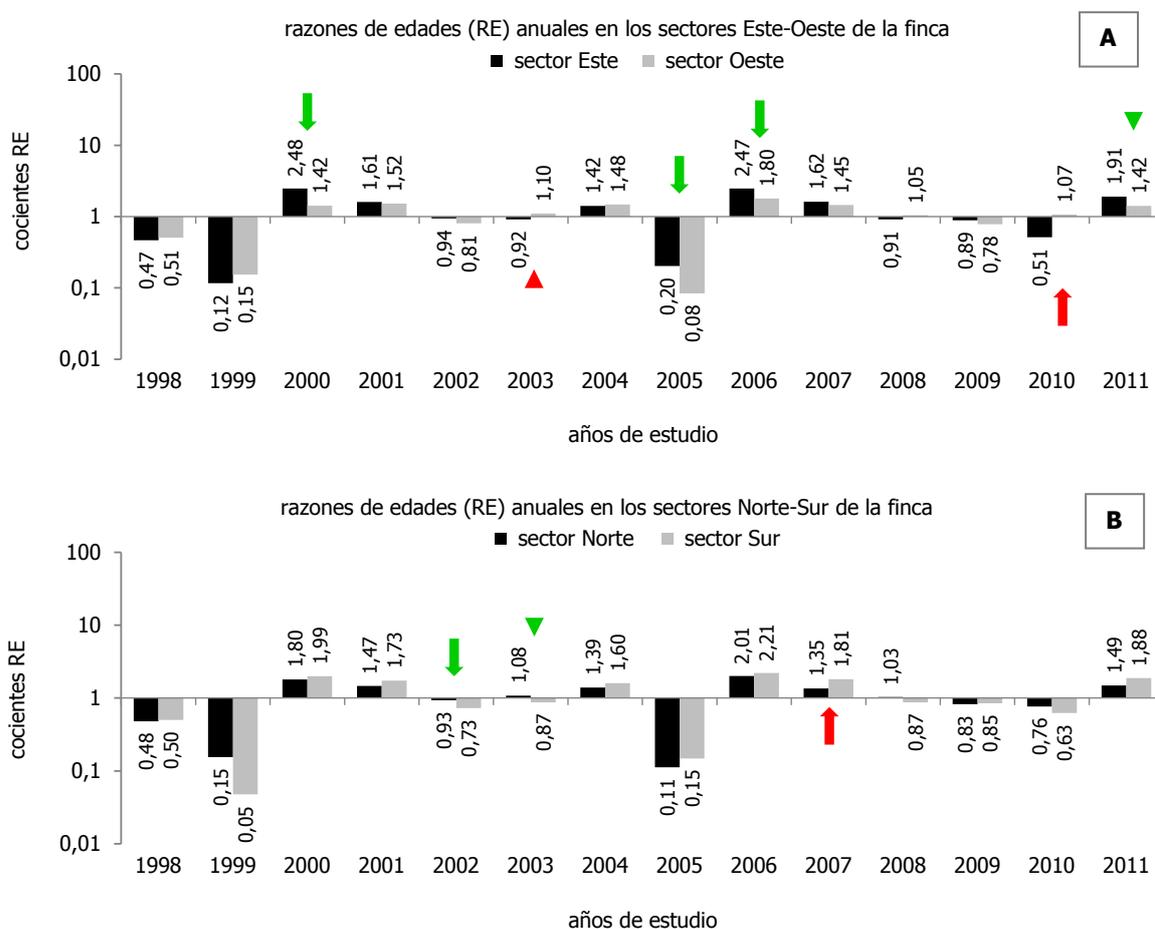
**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 14.

Para los datos de cada una de las temporadas de caza

En el análisis detallado para cada temporada de caza (para el conjunto de cacerías de cada temporada) también se detectan variaciones significativas entre las razones de los diferentes sectores y cuarteles de caza de la finca. La razón de edades varía entre los sectores Este-Oeste en un mayor número de años que entre los sectores Norte-Sur. En cualquier caso el número de temporadas que presentan variaciones sectoriales de las razones de edades nunca es superior a cuatro (pruebas de razón de verosimilitud y de Pearson) o a seis (prueba exacta de Fisher). Las razones de edades del sector Este son significativamente superiores a las del sector Oeste en cuatro temporadas, e inferiores en dos. Las razones de edades del sector Norte son significativamente superiores a las del sector Sur en una ocasión (en dos ocasiones según la prueba exacta de Fisher) e inferiores en otra (Figura 62).

**Figura 62:** Cocientes de las razones de edades de los sectores de la finca en cada uno de los años de estudio: sectores Este-Oeste (A) y sectores Norte-Sur (B).

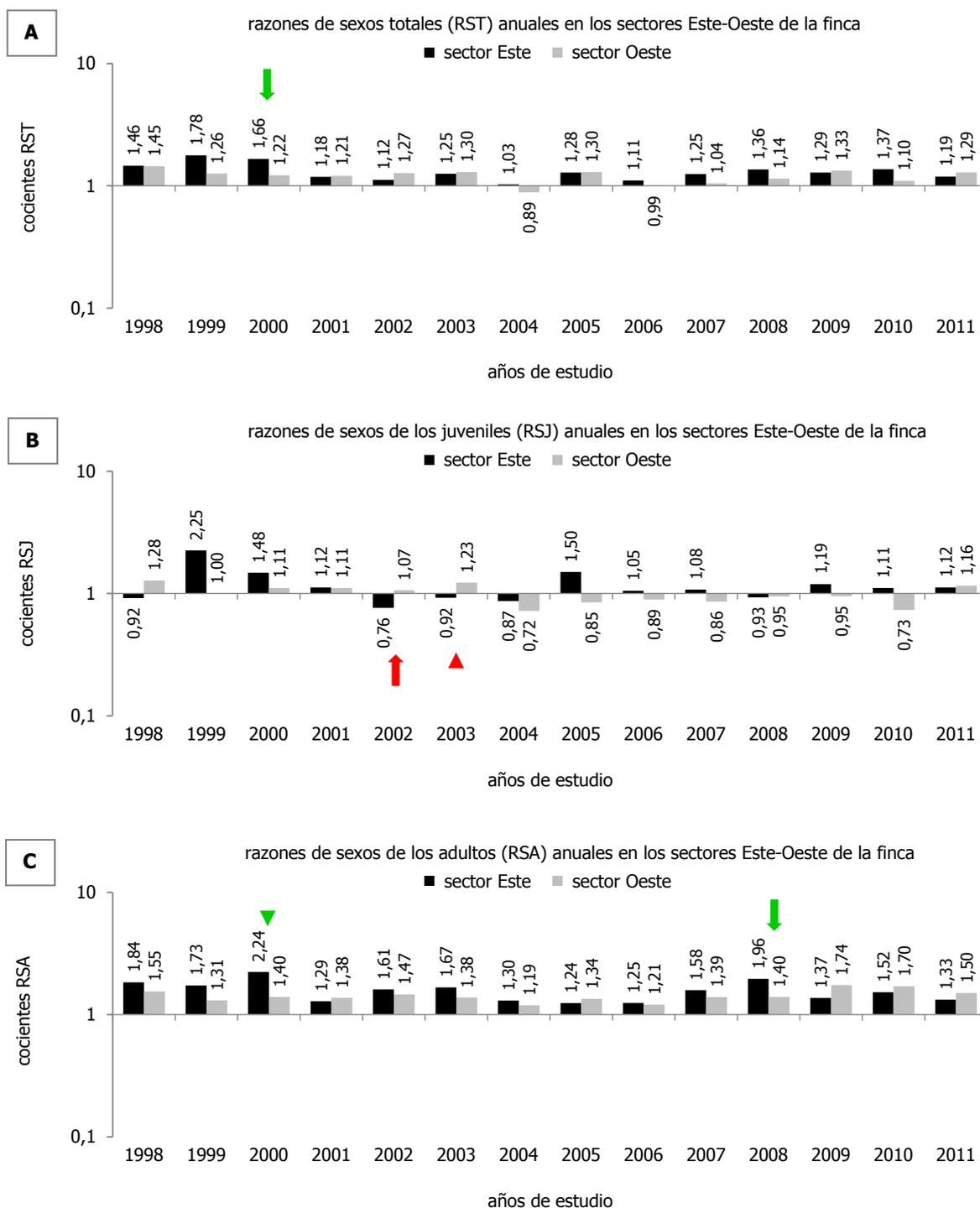


**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del sector Este o del sector Norte son significativamente inferiores a las del sector Oeste o del sector Sur, y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tablas 15-16.

Las tres razones de sexos varían entre los sectores Este-Oeste menos años de los que lo hacen entre los sectores Norte-Sur. En las razones de sexos totales, el número máximo de temporadas que presentan diferencias entre sectores es cuatro, y en las razones de sexos de los juveniles y de los adultos es dos. En aquellas temporadas en las que se han detectado diferencias entre los sectores Este y Oeste, las razones de sexos totales y las razones de sexos de los adultos del sector Este son superiores a las del sector Oeste, mientras que en las razones de sexos de los juveniles sucede lo contrario. En el caso de los sectores Norte y Sur, las razones de sexos totales del sector Norte son superiores a las del Sur en dos

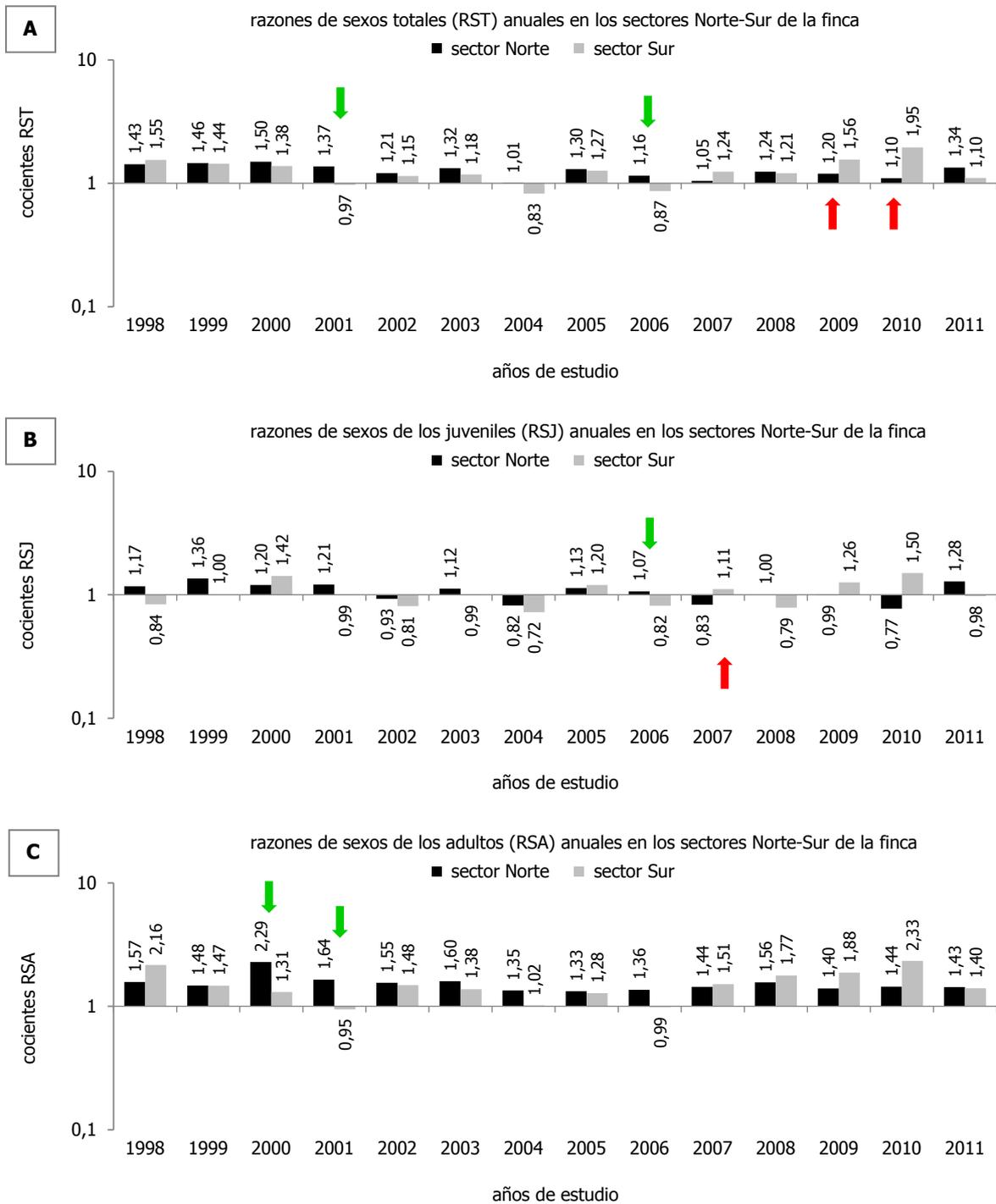
temporadas, e inferiores en otras dos. En el caso particular de los adultos, las razones de sexos del sector Norte son mayores que las del sector Sur en dos temporadas. La razón de sexos de los juveniles del sector Norte es superior a la del sector Sur en un año, y resulta inferior en otro (Figura 63 y Figura 64).

**Figura 63:** Cocientes de las razones de sexos de los sectores Este-Oeste de la finca en cada uno de los años de estudio: razón de sexos totales (A), razón de sexos de los juveniles (B) y razón de sexos de los adultos (C).



**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del sector Este son significativamente inferiores a las del sector Oeste y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 17.

**Figura 64:** Cocientes de las razones de sexos de los sectores Norte-Sur de la finca en cada uno de los años de estudio: razón de sexos totales (A), razón de sexos de los juveniles (B) y razón de sexos de los adultos (C).



**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del sector Norte son significativamente inferiores a las del sector Sur y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 18.

La razón de edades varía significativamente entre los cuarteles de caza en siete de los 14 años estudiados. La razón de sexos totales lo hace únicamente en dos temporadas, al igual que la razón de sexos de los adultos, y la razón de sexos de los juveniles lo hace tan sólo en un año (Tabla 49).

El análisis de medias de proporciones indica que en Cervalera (CER), la proporción de juveniles es significativamente inferior al promedio de las proporciones conjuntas en 1998. Sucede lo mismo en Escopetas (ESC) en 2000 y 2006, y en Matagorda (MAT) en 2002. En 2005, 2007 y 2010, pese a que existen diferencias entre las proporciones de los cuarteles, ninguno de ellos presenta proporciones significativamente diferentes al promedio de las proporciones conjuntas. Respecto a las razones de sexos, el análisis de medias de proporciones señala que en Hito Chico (HIT), la proporción de machos adultos y la proporción de machos juveniles son significativamente superiores al promedio de las proporciones conjuntas en 2000 y en 2006 respectivamente. En Matagorda (MAT), las proporciones de machos totales y machos adultos registradas en 2011 son significativamente inferiores al promedio de las proporciones conjuntas. En 2006, aunque se observan diferencias entre las proporciones de sexos totales de los cuarteles, ninguno difiere significativamente del promedio conjunto (Tabla 50).

**Tabla 49:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los siete cuarteles de caza menor de la finca en cada uno de los años de estudio.

año	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
		RE	RST	RSJ	RSA
1998	948	*	ns	ns	ns
1999	290	ns	ns	ns	ns
2000	794	**	ns	ns	**
2001	1477	ns	**	ns	*
2002	1398	*	ns	ns	ns
2003	1350	ns	ns	ns	ns
2004	1111	ns	ns	ns	ns
2005	488	**	ns	ns	ns
2006	1354	*	**	*	ns
2007	1255	*	ns	ns	ns
2008	1208	ns	ns	ns	ns
2009	1001	ns	ns	ns	ns
2010	319	*	ns	ns	ns
2011	593	ns	ns	ns	ns

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Nota:** Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 19.

**Tabla 50:** Cocientes de las razones de edades y sexos de los siete cuarteles de caza menor de la finca en cada uno de los años de estudio.

cuartel	años de estudio													
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
<b>RAZÓN DE EDADES</b>														
BAE	0,50	0,05	2,50	1,66	0,83	0,79	1,89	0,19	2,38	1,68	0,91	0,90	0,45	2,02
CER	0,17	0,15	2,31	1,16	0,79	1,04	1,57	0,00	1,79	1,74	1,27	0,87	1,11	1,56
ESC	0,62	0,22	0,88	1,48	0,90	0,90	1,63	0,07	1,14	1,21	1,06	0,66		1,00
GAT	0,51		1,60	1,56	0,97	1,68	1,22	0,09	1,53	1,19	1,02		0,97	1,33
GRU	0,59	0,04	1,04	1,36	0,74	1,25	1,96	0,13	2,08	1,00	1,16	0,77	1,07	1,52
HIT	0,44	0,16	2,45	1,56	1,05	1,02	1,24	0,22	2,54	1,51	0,91	0,88	0,54	1,76
MAT			1,49	1,84	0,39	1,04	1,28	0,08	2,03	2,07	0,83	0,78	1,43	1,56
<b>RAZÓN DE SEXOS TOTALES</b>														
BAE	1,55	1,44	1,59	1,11	1,17	1,21	0,82	1,08	0,86	1,33	1,18	1,51	2,20	1,00
CER	1,16	0,97	0,96	1,65	0,94	1,17	0,81	0,80	1,64	0,87	0,90	1,40	0,67	1,71
ESC	1,22	1,30	2,00	1,16	1,35	1,47	1,50	1,30	1,08	1,03	0,95	0,81		1,29
GAT	1,92		1,08	1,41	1,34	1,12	0,82	1,47	1,05	1,11	1,42		1,33	1,00
GRU	1,38	2,50	1,47	1,60	1,89	1,84	1,00	1,23	0,86	1,24	1,29	1,30	1,21	1,15
HIT	1,39	2,00	1,75	1,25	1,08	1,29	1,15	1,67	1,33	1,10	1,46	1,17	1,14	1,57
MAT			1,14	0,80	1,06	1,13	0,83	1,67	0,88	1,09	1,24	1,62	1,43	1,46
<b>RAZÓN DE SEXOS DE LOS JUVENILES</b>														
BAE	0,84	1,00	1,62	1,13	0,78	1,03	0,78	1,13	0,79	1,19	0,76	1,38	2,00	0,92
CER	3,00	1,00	1,06	1,28	0,73	1,15	0,76		1,35	0,74	0,69	1,14	0,62	2,11
ESC	1,42	0,83	1,10	0,90	1,55	1,78	1,21	0,67	1,28	0,70	0,83	0,77		1,00
GAT	1,67		0,78	1,31	1,00	1,11	0,61	1,00	0,85	0,97	1,54		0,72	0,78
GRU	0,77		1,67	1,56	1,15	1,40	0,63	0,67	0,74	0,96	1,11	0,81	0,78	1,06
HIT	1,00	2,67	1,33	1,12	0,75	0,86	0,92	2,25	1,28	0,90	1,02	1,10	0,91	1,57
MAT			1,15	0,82	1,11	0,93	0,64	1,50	0,84	1,00	0,82	1,10	1,00	1,17
<b>RAZÓN DE SEXOS DE LOS ADULTOS</b>														
BAE	2,16	1,47	1,52	1,08	1,65	1,37	0,91	1,07	1,03	1,63	1,78	1,65	2,30	1,19
CER	1,00	0,97	0,78	2,27	1,14	1,20	0,89	0,80	2,40	1,17	1,26	1,70	0,73	1,25
ESC	1,11	1,43	3,80	1,70	1,20	1,24	2,17	1,37	0,89	1,64	1,09	0,84		1,67
GAT	2,06		1,86	1,58	1,82	1,13	1,16	1,53	1,47	1,30	1,31		2,56	1,40
GRU	2,00	2,38	1,30	1,67	2,87	2,69	2,57	1,33	1,15	1,62	1,56	1,91	2,00	1,30
HIT	1,61	1,92	4,00	1,50	1,58	2,00	1,50	1,57	1,44	1,52	2,05	1,23	1,29	1,56
MAT			1,13	0,76	1,04	1,39	1,15	1,68	0,94	1,31	1,77	2,25	2,50	2,13

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** las celdas sombreadas en rojo señalan los cuarteles en los que la proporción de juveniles (en RE) o de machos (en RST, RSJ y RSA) son significativamente inferiores al promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas en verde señalan los cuarteles en los que la proporción de juveniles (en RE) o de machos (en RST, RSJ y RSA) son significativamente superiores (análisis de medias para proporciones con alfa=0,05).

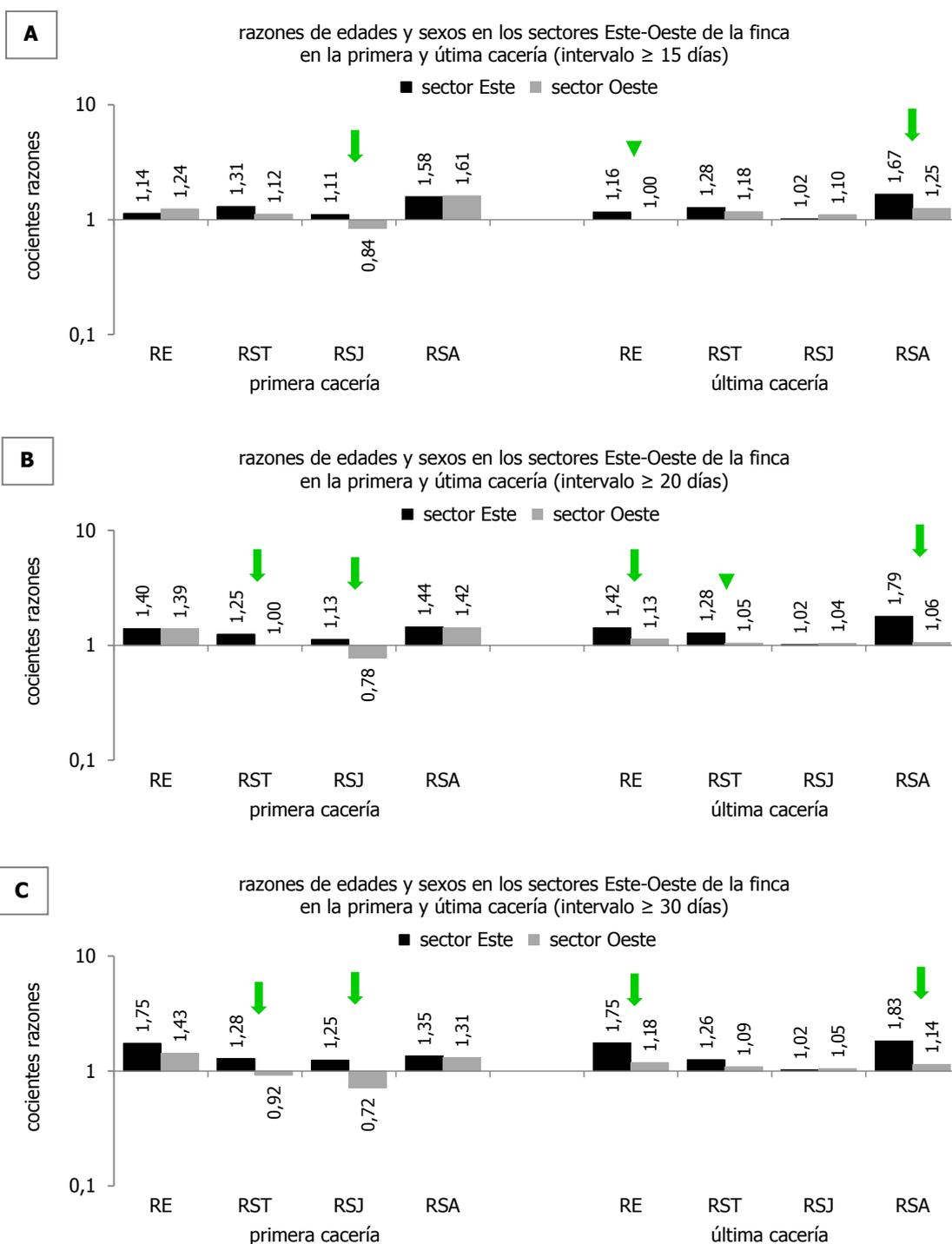
Los contrastes detallados para cada uno de los años respecto a la estructura hipotética de 1:1, ya se han comentado previamente, al evaluar las diferencias entre temporadas en los sectores y cuarteles de la finca (Figura 46 a Figura 49).

#### Para los datos del primer y último día de caza de la temporada

En el análisis detallado para el primer y último día de caza (para el conjunto temporadas) también se detectan variaciones significativas entre las razones de los diferentes sectores y cuarteles de caza de la finca. Al contrastar las razones de edad de los sectores Este-Oeste de la finca del primer día de caza, no se detectan diferencias en ninguno de los tres intervalos de tiempo. Sin embargo, sucede lo contrario con las razones del último día. En los tres intervalos de tiempo, se observa que las razones de edad del sector Este son significativamente superiores a las del sector Oeste. Las razones de sexos totales del inicio de la temporada varían entre los sectores Este-Oeste cuando se utilizan intervalos de tiempo mínimos de 20 o 30 días. En el último día de caza, las variaciones sólo se aprecian en el intervalo mínimo de 20 días. Las razones de sexos de los juveniles del primer día de caza varían entre los sectores Este-Oeste en los tres intervalos de tiempo, mientras que las del último día no presentan diferencias. Sucede exactamente lo contrario con las razones de sexos de los adultos, que no varían sectorialmente al inicio de la temporada, pero sí al final, independientemente del intervalo mínimo de tiempo considerado. En todas las diferencias detectadas, las razones de sexos del sector Este son significativamente superiores a las del sector Oeste (Figura 65).

Al contrastar las razones de edad de los sectores Norte-Sur del primer día de caza, se detectan diferencias en el intervalo de tiempo mínimo de 30 días, pero no en los de 15 y 20 días. En el último día de caza, las diferencias sólo aparecen en el intervalo de tiempo mínimo de 15 días. Tanto al principio como al final de la temporada, las razones de edad del sector Norte son significativamente menores que las del sector Sur. La razón de sexos totales del inicio de la temporada varía entre los sectores Norte-Sur sólo cuando se utiliza el intervalo de tiempo mínimo de 15 días. Sucede lo mismo con la razón del último día de caza. Sin embargo, mientras las razones del primer día de caza del sector Norte son significativamente inferiores a las del sector Sur, ocurre lo contrario con las del último día. Las razones de sexos de los juveniles del primer día de caza varían significativamente entre los sectores Norte-Sur en los tres intervalos de tiempo, mientras que las del último día no presentan diferencias. No se han detectado diferencias significativas entre las razones de sexos de los adultos de los sectores Norte-Sur, ni en el primer ni el último día de caza, en ninguno de los tres intervalos de tiempo utilizados (Figura 66).

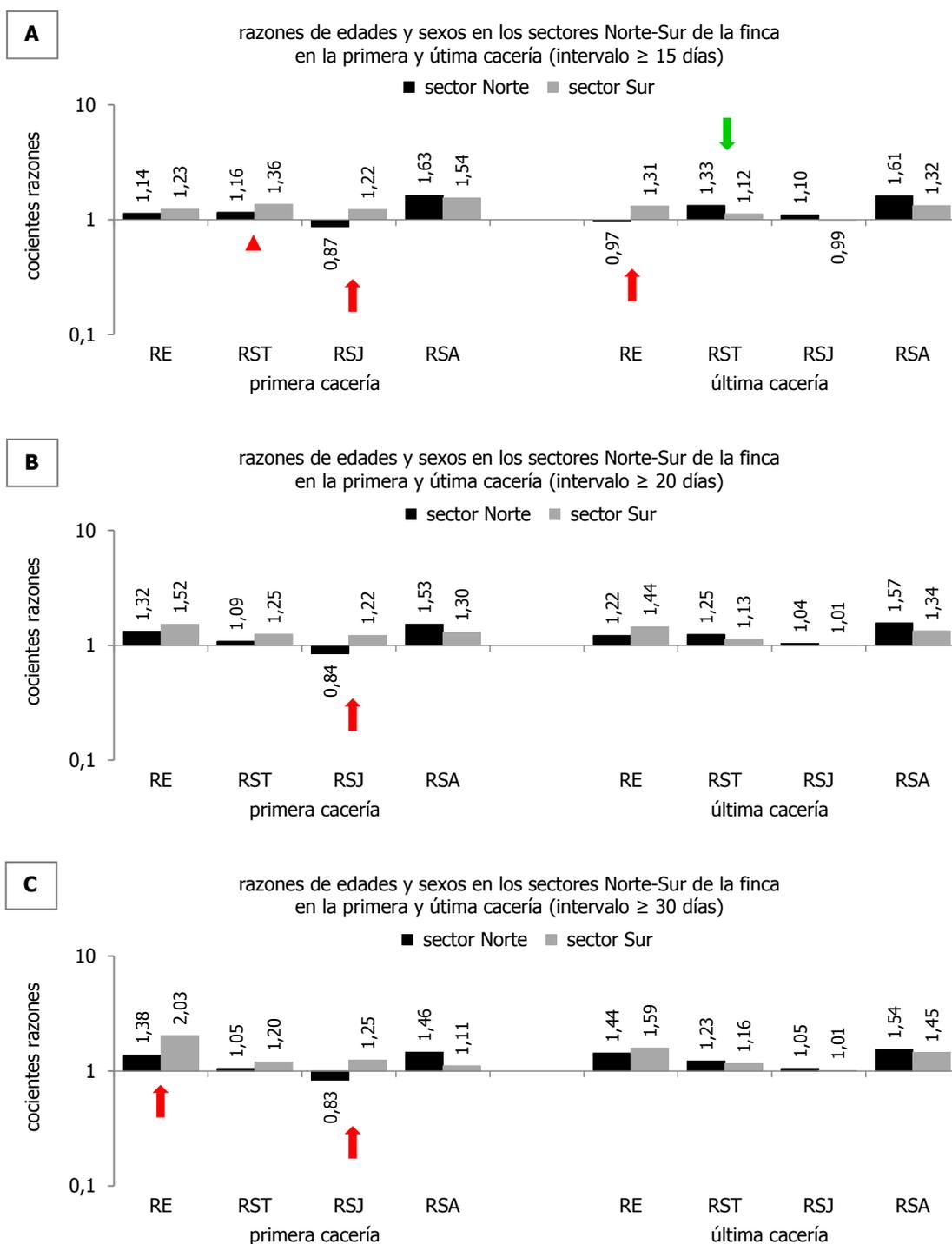
**Figura 65:** Cocientes de las razones de edades y sexos de los sectores Este y Oeste de la finca, en la primera y última cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo: mínimo de 15 días (A), mínimo de 20 días (B) y mínimo de 30 días (C).



**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en verde indican que las razones del sector Este son significativamente superiores a las del sector Oeste ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 20.

**Figura 66:** Cocientes de las razones de edades y sexos de los sectores Norte y Sur de la finca, en la primera y última cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo: mínimo de 15 días (A), mínimo de 20 días (B) y mínimo de 30 días (C).



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** los indicadores sombreados en rojo indican que las razones del sector Norte son significativamente inferiores a las del sector Sur, y los indicadores sombreados en verde señalan que son significativas superiores ( $p \leq 0,05$ ). Se han utilizado flechas cuando los resultados de la prueba exacta de Fisher coinciden con los de las pruebas de razón de verosimilitud y Pearson, y triángulos cuando no lo hacen. Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 21.

Los resultados de los contrastes realizados entre los siete cuarteles para el primer y último día de caza, deben interpretarse con mucha cautela. Pues aunque en todos los cuarteles se ha trabajado con el conjunto de años acumulado, el número de años disponibles para calcularlo no es el mismo para todos (Figura 67).

**Figura 67:** Años en los que los cuarteles presentan un intervalo mínimo de 15 días entre la primera y última cacería de la temporada.

cuarteles	años de estudio													
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
BAE	■		■	■		■	■							■
CER						■	■							
ESC														■
GAT	■			■										■
GRU	■													■
HIT	■		■			■	■							■
MAT			■				■							

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Nota:** Los años utilizados para calcular los resultados de cada cuartel se han sombreado en negro. Los intervalos mínimos de 15 días contrastan los datos acumulados de seis años (1998, 2000, 2001, 2003, 2004 y 2007), los de 20 días contrastan los datos acumulados de cinco años (2000, 2003, 2004 y 2007) y los de 30 días contrastan los datos acumulados de tres años (2000, 2004 y 2007).

Las razones de edades varían significativamente entre los siete cuarteles, tanto en la primera cacería (intervalo mínimo de 30 días) como en la última (intervalo mínimo de 15 días). En los dos casos, el análisis de medias para proporciones señala que Baenar (BAE) presenta una proporción de juveniles significativamente superior al promedio de las proporciones conjuntas. Las razones de sexos totales de los cuarteles del primer y el último día de caza difieren entre sí al utilizar el intervalo mínimo de 15 días. El análisis de medias para proporciones señala que en la primera cacería, Baenar (BAE) presenta una proporción de machos significativamente superior al promedio de las proporciones conjuntas. Las razones de sexos de los juveniles del primer día de caza varían significativamente entre los siete cuarteles, en los tres intervalos de tiempo considerados. No lo hacen las razones del último día. El análisis de medias para proporciones indica que la proporción de machos juveniles de Baenar (BAE) del primer día de caza es significativamente superior al promedio de las proporciones conjuntas. Las razones de sexos de los adultos del primer día de caza de los siete cuarteles no difieren significativamente entre sí, pero sí lo hacen las del último día, en los intervalos mínimos de 15 y 20 días. En ambos intervalos, el análisis de medias para proporciones indica que la proporción de machos adultos de Hito Chico (HIT) es significativamente superior al promedio de las proporciones conjuntas, y el de Cervalera (CER) es significativamente inferior (Tabla 51, Figura 68 y Figura 69).

**Tabla 51:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los siete cuarteles de caza menor de la finca en la primera y última cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo.

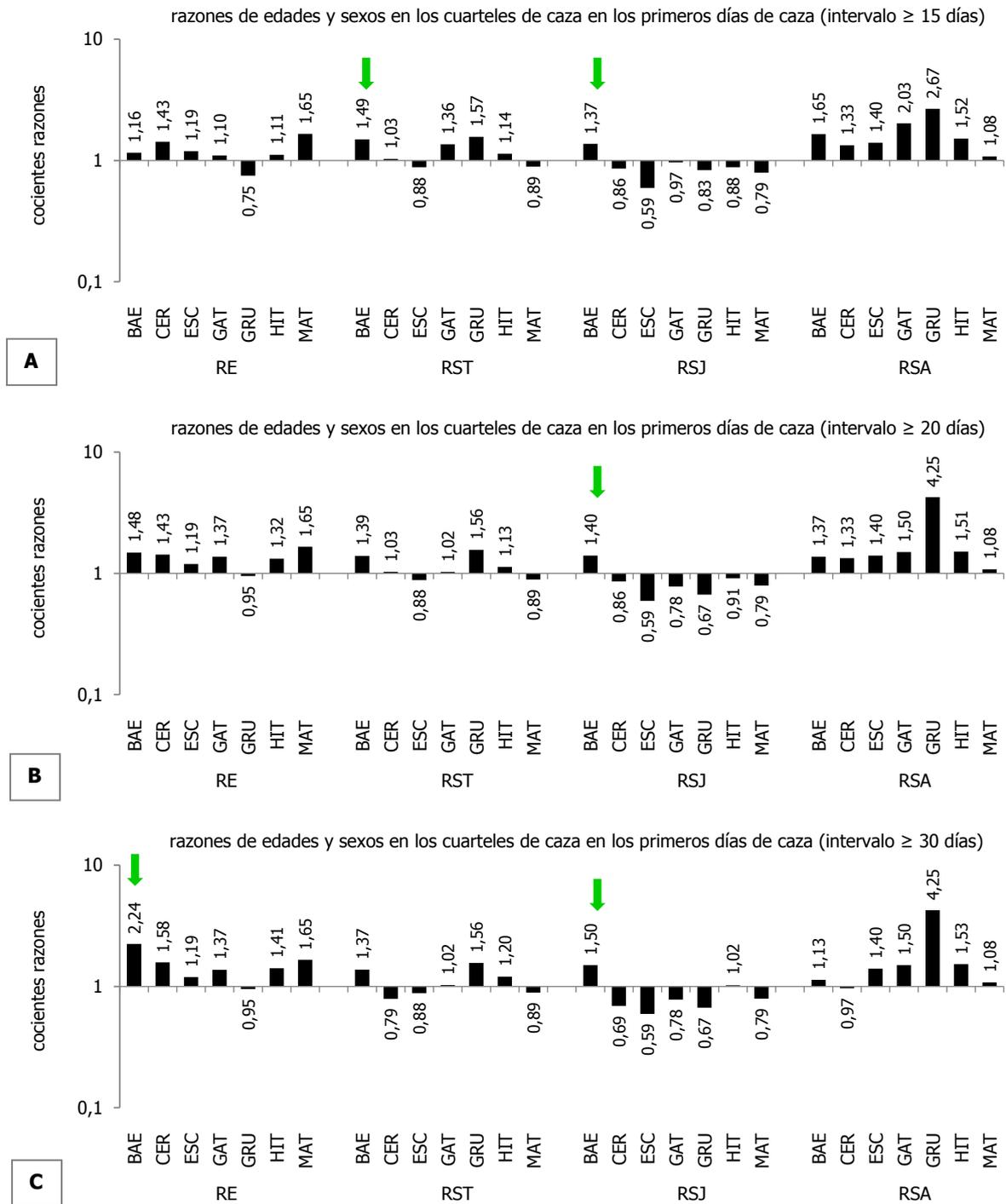
cacería	intervalo	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
			RE	RST	RSJ	RSA
primera	≥15 días	1975	ns	**	*	ns
	≥20 días	1511	ns	ns	*	ns
	≥30 días	1139	*	*	**	ns
última	≥15 días	2183	**	*	ns	**
	≥20 días	1540	ns	ns	ns	**
	≥30 días	1070	ns	ns	ns	ns

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Nota:** Los datos detallados de los contrastes estadísticos se presentan en Anejos, Tabla 22.

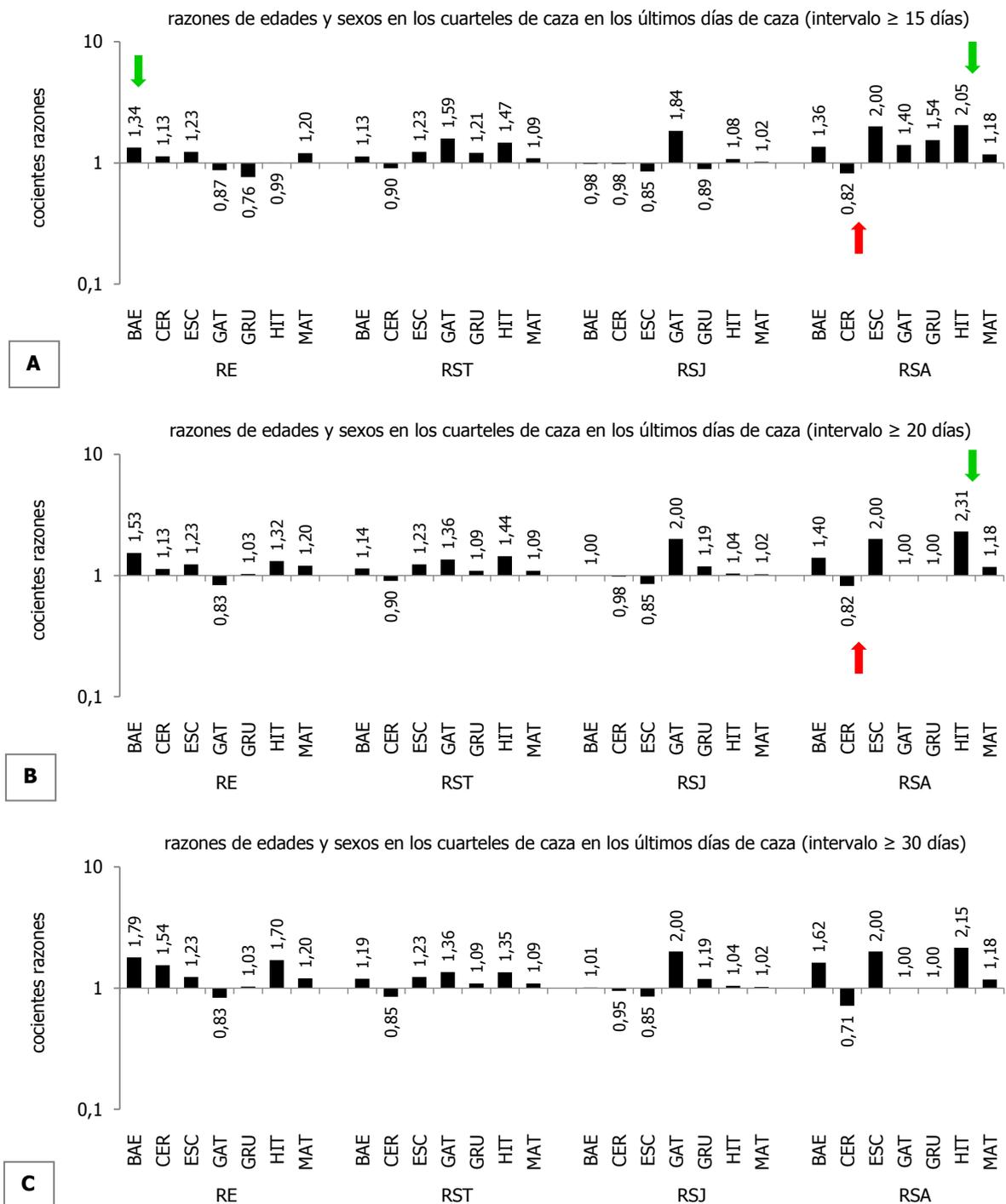
Los contrastes detallados para la primera y la última cacería respecto a la estructura hipotética de 1:1, ya se han comentado previamente, al evaluar las diferencias entre el primer y último día de caza en los sectores y cuarteles de la finca (Figura 55, Figura 56, Figura 57 y Figura 58).

**Figura 68:** Cocientes de las razones de edades y sexos de los siete cuarteles de caza menor de la finca, en la primera cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo: mínimo de 15 días (A), mínimo de 20 días (B) y mínimo de 30 días (C).



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda  
**Nota:** las flechas sombreadas en verde señalan los cuarteles en los que la proporción de juveniles (RE) o de machos (RST, RSJ y RSA) son significativamente superiores al promedio de las proporciones conjuntas (análisis de medias para proporciones con  $\alpha=0,05$ ).

**Figura 69:** Cocientes de las razones de sexos y edades de los siete cuarteles de caza menor de la finca, en la última cacería del conjunto de años de estudio, para los tres intervalos de tiempo: mínimo de 15 días (A), mínimo de 20 días (B) y mínimo de 30 días (C).



**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda  
**Nota:** las flechas sombreadas en rojo señalan los cuarteles en los que la proporción de juveniles (RE) o de machos (RST, RSJ y RSA) son significativamente inferiores al promedio de las proporciones conjuntas y las flechas sombreadas en verde señalan los cuarteles en los que la proporción de juveniles (RE) o de machos (RST, RSJ y RSA) son significativamente superiores (análisis de medias para proporciones con  $\alpha=0,05$ ).

## La estructura poblacional y su variabilidad en las áreas de referencia

En las cuatro áreas de estudio de referencia, la razón de edades del conjunto del periodo de estudio señala una proporción de juveniles significativamente superior a la de adultos. Las tres áreas del norte peninsular presentan diferencias significativas entre la proporción total de machos y hembras, pero mientras en las provincias de Soria y Burgos predominan los machos, en Huesca lo hacen las hembras. En los cotos de Cuenca no se aprecian diferencias significativas entre ambos sexos. La razón de sexos de los juveniles muestra una proporción similar de machos y hembras juveniles en Burgos y Cuenca, una mayor presencia de hembras juveniles en Huesca, y un predominio de los machos juveniles en Soria. Por su parte, la razón de sexos de los adultos, evidencia una proporción de machos adultos significativamente superior a la de hembras adultas en todas las regiones, a excepción de Huesca, donde pese a existir una desproporción a favor de los machos adultos, ésta no alcanza a ser significativa.

**Figura 70:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en las áreas de estudio de referencia en el conjunto del periodo de estudio, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

área de estudio	periodo de estudio	N	razones			
			RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	1997-11	5074				
Soria	1997-10	5132				
Huesca	1997-11	2282				
Cuenca	1998-04	824				

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1.

### ¿Cambia la estructura demográfica entre las temporadas de estudio?

La razón de edades varía significativamente entre los años de estudio en todas las áreas estudiadas. No sucede lo mismo con las razones de sexos: en la provincia de Huesca no varía ninguna de las tres razones, en Cuenca lo hace sólo la razón de sexos de los adultos, en la provincia de Burgos la razón de sexos de los juveniles y en la provincia de Soria la razón de sexos total y la razón de sexos de los juveniles (Tabla 52).

Al evaluar la variabilidad interanual de las razones del comienzo de la temporada de caza (octubre y noviembre) y la de las razones del final (diciembre y enero), se observan algunas diferencias en los resultados de ambos periodos. La variabilidad interanual afecta a más razones en el periodo final de la temporada de caza, que en el inicial. La razón de edades de la provincia de Huesca no varía significativamente entre años en el periodo inicial, pero sí lo hace en el final. Sucede exactamente lo mismo con la razón de sexos de los juveniles de Cuenca y la razón de sexos de los adultos de Burgos (Tabla 53).

Tras examinar la variabilidad interanual de las razones en cada uno de los sectores de las áreas de estudio, se observa que los resultados de los diferentes sectores no siempre coinciden. En algunos casos, en un determinado sector se detecta variabilidad interanual en alguna de las razones, mientras que en los otros sectores o en el área global no se aprecia. Es el caso de la zona semiárida de Huesca, donde la razón de sexos total y la razón de sexos de los juveniles difieren significativamente entre años, a diferencia de lo que ocurre con el sector de transición o con el total provincial. En otros casos, el sector en cuestión no presenta la variabilidad interanual de alguna de las razones, que sin embargo sí se manifiesta en el resto de sectores. Es lo que sucede con los macrohábitats A y C de la provincia de Soria, y con la zona de baja calidad de hábitat de la provincia de Burgos (Tabla 54).

**Tabla 52:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes años de estudio, en cada una de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	periodo de estudio	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
			RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	1997-11	5074	****	ns	**	ns
Soria	1997-10	5132	****	***	***	ns
Huesca	1997-11	2282	****	ns	ns	ns
Cuenca	1998-04	824	**	ns	ns	*

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Tabla 53:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes años de estudio, en el periodo inicial y final de caza de la temporada, en cada una de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	periodo de estudio	periodo de la temporada de caza	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
				RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	1997-11	inicial: meses X+XI	3105	****	ns	ns	ns
		final: meses XII+I	1645	****	ns	ns	*
Soria	1997-10	inicial: meses X+XI	2810	****	**	**	ns
		final: meses XII+I	1503	**	*	*	ns
Huesca	1997-11	inicial: meses X+XI	794	ns	ns	ns	ns
		final: meses XII+I	443	****	ns	ns	ns
Cuenca	1998-04	inicial: meses X+XI	535	*	ns	ns	ns
		final: meses XII+I	209	**	ns	**	ns

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Tabla 54:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes años de estudio, en cada uno de los sectores de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	sectores áreas	periodo de estudio	N	prob>Chi <sup>2</sup>			
				RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	calidad hábitat alta	1997-11	3664	****	ns	**	ns
	calidad hábitat media	1997-11	1165	***	ns	*	ns
	calidad hábitat baja	1997-05	230	ns	ns	ns	ns
Soria	macrohábitat A	1997-09	625	ns	**	ns	ns
	macrohábitat B	1997-09	1644	**	**	**	ns
	macrohábitat C	1997-05	940	****	ns	ns	ns
	macrohábitat D	1997-10	1794	****	*	**	ns
Huesca	transición	1997-11	777	*	ns	ns	ns
	semiárida	1997-11	1505	****	*	*	ns

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Figura 71:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en los 15 años de estudio en las áreas de estudio de referencia, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	área de estudio	años de estudio														
		1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
RE	Burgos	■		■	■	■	■	■	■		■	■	■		■	
	Soria	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■
	Huesca	■	■	■	■	■		■	■			■				
	Cuenca	■					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
RST	Burgos				■		■									
	Soria	■	■	■			■						■			■
	Huesca							■		■						
	Cuenca	■	■							■	■	■	■	■	■	■
RSJ	Burgos		■	■	■			■								
	Soria	■	■	■									■			■
	Huesca							■								
	Cuenca	■								■	■	■	■	■	■	■
RSA	Burgos			■		■	■									■
	Soria	■	■	■	■		■							■		■
	Huesca										■					
	Cuenca	■	■			■				■	■	■	■	■	■	■

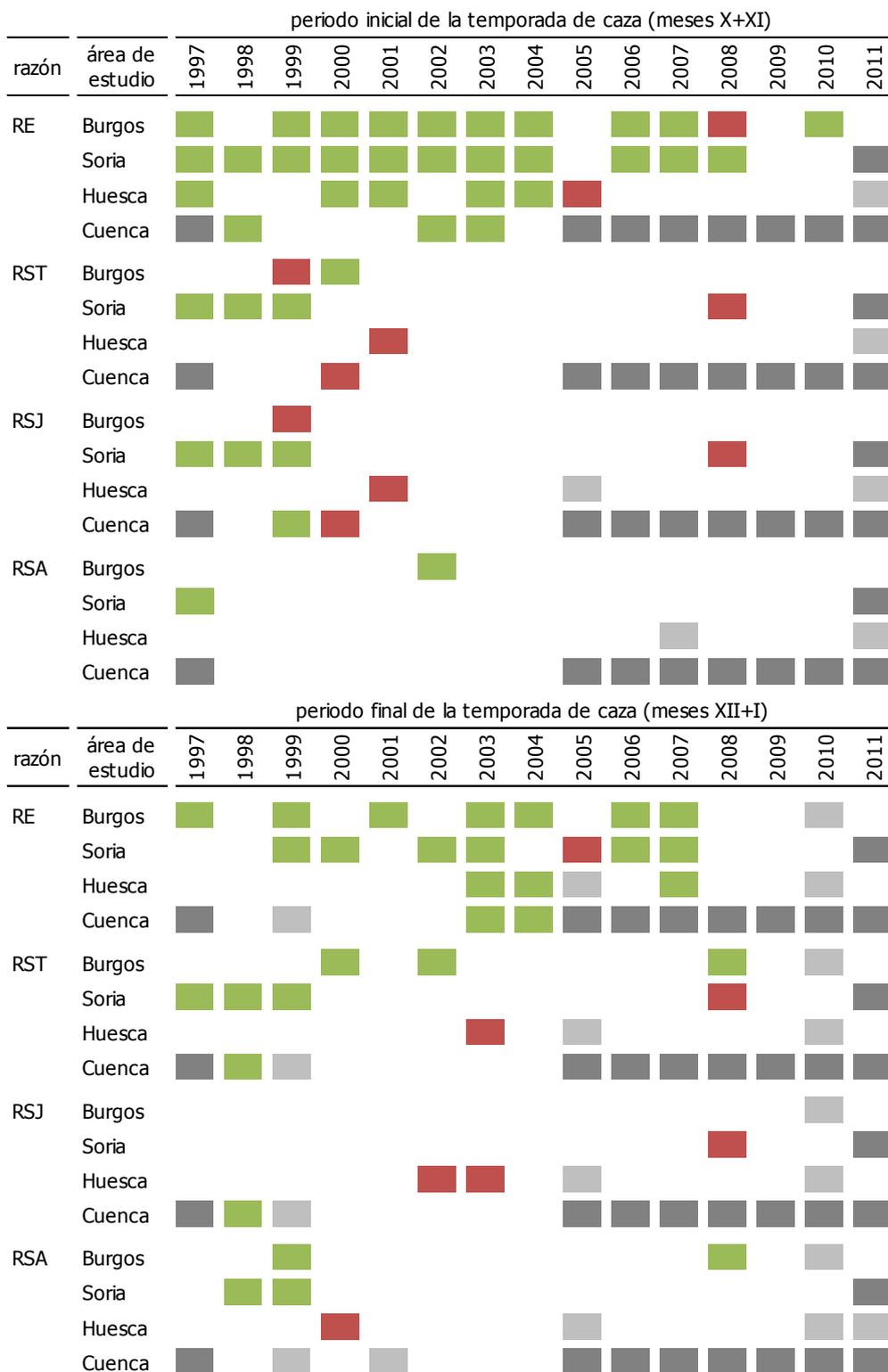
**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Las celdas sombreadas en gris no se han contrastado debido a que no se disponía de ejemplares en ese año y región.

Al evaluar por separado los dos periodos de la temporada de caza, los contrastes realizados respecto a la estructura hipotética de 1:1, muestran que en todas las áreas, las razones de edades del periodo inicial de caza difieren significativamente en más ocasiones que las del segundo del periodo. También se observa que los resultados de la razón de edades del primer periodo se asemejan más a los del total de la temporada que los del segundo. En la provincia de Huesca la desproporción entre machos y hembras juveniles es más frecuente en el periodo final de caza que en el inicial, mientras que en las otras tres regiones sucede lo contrario. En Huesca y Cuenca, las razones de sexos de los adultos del primer periodo de la temporada de caza no evidencian una desproporción significativa entre sexos en ninguno de los años de estudio. En las provincias de Soria y Burgos lo hacen tan sólo en un año, siendo en ambos casos favorable a los machos adultos. En el periodo final, las razones de sexos de los adultos de Huesca difieren significativamente de la situación de equilibrio en un único año, con un predominio de las hembras sobre los machos. En el resto de áreas de estudio, las desproporciones son favorables a los machos, aunque sólo se aprecian en dos años en la provincia de Soria y en otros dos en la provincia de Burgos (Figura 72).

Los contrastes detallados para cada año y sector de las áreas de estudio, señalan que la zona semiárida en Huesca, el macrohábitat D en Soria y zona de alta calidad de hábitat en Burgos son los sectores que presentan un mayor número de años con razones de edades significativamente diferentes a la razón hipotética de 1:1. Las desproporciones entre sexos son mucho menos frecuentes que las que hay entre edades, la zona semiárida en Huesca, los macrohábitats B y C en Soria y la zona de alta calidad de hábitat en Burgos son los sectores que las presentan en más ocasiones. En las desproporciones entre edades, los juveniles siempre predominan sobre los adultos, excepto en 2005. En el desequilibrio entre sexos, en la mayoría de los casos los machos son más abundantes que las hembras, salvo en la zona semiárida de Huesca (Figura 73).

**Figura 72:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en los periodos inicial (A) y final (B) de la temporada de caza de cada año de estudio, en las cuatro áreas de estudio de referencia, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.



razón: **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Las celdas sombreadas en gris no se han contrastado debido a que no se disponía de ejemplares en ese año y región (gris oscuro) o a que su número era insuficiente (gris claro).

**Figura 73:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en los 15 años de estudio en los sectores de las áreas de estudio de referencia, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	área de estudio	sectores áreas	años de estudio														
			1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
RE	Burgos	CH alta	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
		CH media	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
		CH baja								■		■	■	■	■	■	■
	Soria	macroh. A	■	■	■	■		■					■			■	■
		macroh. B	■		■	■	■	■	■	■			■	■		■	■
		macroh. C			■	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
		macroh. D	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■
	Huesca	transición	■				■										
		semiárida	■	■		■	■		■	■			■				
	RST	Burgos	CH alta				■			■							
CH media								■							■		
CH baja						■						■	■	■	■	■	■
Soria		macroh. A	■					■								■	■
		macroh. B			■		■			■				■		■	■
		macroh. C		■	■					■		■	■	■	■	■	■
		macroh. D			■										■		■
Huesca		transición								■							
		semiárida								■		■					
RSJ		Burgos	CH alta				■			■							
	CH media							■				■			■		■
	CH baja		■									■	■	■	■	■	■
	Soria	macroh. A	■					■								■	■
		macroh. B			■		■			■				■		■	■
		macroh. C		■	■					■		■	■	■	■	■	■
		macroh. D			■									■			■
	Huesca	transición										■					
		semiárida								■		■					
	RSA	Burgos	CH alta						■								
CH media															■		■
CH baja						■			■		■	■	■	■	■	■	■
Soria		macroh. A	■								■				■	■	■
		macroh. B			■	■	■									■	■
		macroh. C		■	■	■				■		■	■	■	■	■	■
		macroh. D													■		■
Huesca		transición															
		semiárida															

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1. Las celdas sombreadas en gris no se han contrastado debido a que no se disponía de ejemplares en ese año y región (gris oscuro) o a que su número era insuficiente (gris claro).

### ¿Cambia la estructura demográfica con el transcurso de los días de la temporada de caza?

En la provincia de Huesca, ninguna de las cuatro razones presenta diferencias significativas entre los dos periodos de la temporada de caza. En las provincias de Soria y de Burgos, las razones de edades del primer periodo son significativamente mayores que las del segundo, aunque en ambos periodos y áreas, la proporción de juveniles es significativamente superior a la de adultos. En Burgos y Cuenca la razón de sexos totales del periodo inicial es significativamente inferior a la del periodo final. De hecho, la razón de sexos totales de los meses de octubre y noviembre no difiere de la razón hipotética 1:1, mientras que la de los meses de diciembre y enero sí lo hace, observándose un predominio de machos. En la provincia de Soria, la razón de sexos de los juveniles del periodo inicial de la temporada es significativamente mayor que la del final. El desequilibrio a favor de los machos juveniles observado en los primeros meses, desaparece en los dos últimos. La razón de sexos de los adultos es la única que no varía significativamente entre los dos periodos de la temporada. Aunque en los cotos de Cuenca, se observa que en el periodo final existe un predominio significativo de los machos adultos, que no se aprecia en el periodo inicial (Tabla 55 y Figura 74).

**Tabla 55:** Comparación entre las razones de edades y sexos del periodo inicial (octubre y noviembre) y final (diciembre y enero) de la temporada de caza, en el conjunto de años de cada una de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	N	prob>Chi2				prob prueba exacta de Fisher			
		RE	RST	RSJ	RSA	RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	4830	***	ns	ns	ns	i>f ***	i<f *	ns	ns
Soria	4402	****	ns	ns	ns	i>f ****	ns	i>f *	ns
Huesca	1449	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cuenca	787	ns	ns	ns	ns	ns	i<f *	ns	ns

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**i:** periodo inicial de la temporada de caza (octubre y noviembre); **f:** periodo final de la temporada de caza (diciembre y enero); **ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Figura 74:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en el periodo inicial (octubre y noviembre) y final (diciembre y enero) de la temporada de caza, en las cuatro áreas de estudio de referencia, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	inicio temporada (meses X+XI)				final temporada (meses XII+I)			
	BU	SO	HU	CU	BU	SO	HU	CU
RE	■	■	■	■	■	■	■	■
RST		■	■		■	■	■	■
RSJ		■	■				■	
RSA	■	■			■	■		■

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**BU:** Burgos; **SO:** Soria; **HU:** Huesca; **CU:** Cuenca

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1, y las celdas sombreadas señalan que sí difieren (p≤0,05). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1.

La evaluación de la variabilidad de las razones entre los dos periodos de la temporada de caza, en cada uno de los años de estudio, ofrece resultados significativos en pocas ocasiones. La razón de edades lo hace en el 36% de los años estudiados en Soria, el 25% en Huesca, el 20% en Burgos y ninguno en Cuenca. Los porcentajes para las tres razones de sexos todavía son más bajos, excepto en Cuenca donde se observa variabilidad en la razón de sexos de los juveniles en el 33% de los años, y en la razón de sexos totales en el 17%.

En todas las ocasiones en las que la razón de edades varía significativamente entre los dos periodos, la razón del periodo inicial es mayor que la del final, excepto en Huesca durante 2004. Las razones de sexos totales y las razones de sexos de los juveniles que varían entre los primeros y los últimos meses, siempre presentan valores mayores en los últimos. En el caso de las razones de sexos de los adultos, los resultados varían según las áreas y los años. En Burgos las razones de sexos de los adultos del periodo inicial son inferiores a las del final (1999 y 2008), en Huesca sucede lo contrario (2000), y en Soria en 1998 ocurre una cosa y en 2001 otra (Tabla 56). Los contrastes detallados de las razones respecto a la estructura hipotética de 1:1 para cada área, periodo de la temporada y año de estudio, ya se han comentado previamente (Figura 72).

**Tabla 56:** Resumen de los años en los que la comparación entre las razones de edades y sexos del periodo inicial y final de la temporada de caza resulta significativa, en cada una de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	año	N	prob>chi2				prob prueba exacta Fisher			
			RE	RST	RSJ	RSA	RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	1999	219				*				i<f *
	2000	367	*				i>f **			
	2002	380	***				i>f ***			
	2006	432	*				i>f *			
	2008	267		*		***		i<f *		i<f ***
Soria	1997	333	**				i>f **			
	1998	558	**				i>f **			i<f *
	1999	750	*				i>f *			
	2001	452								i>f *
	2004	169	**				i>f **			
	2005	67	*				i>f *			
Huesca	2000	179				*	i>f *			i>f *
	2001	138	**	*	*		i>f **	i<f *	i<f *	
	2004	171	**				i<f **			
	2006	38		*						
Cuenca	1998	296			*					i<f *
	2000	88		**	**			i<f **	i<f *	

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**i:** periodo inicial de la temporada de caza (octubre y noviembre); **f:** periodo final de la temporada de caza (diciembre y enero); \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

El estudio particular de la variabilidad entre periodos de la temporada de caza en los sectores de cada área, señala por lo general, resultados muy similares para los diferentes sectores de cada área de estudio. Los dos sectores de Huesca ofrecen resultados idénticos a los de la provincia en las cuatro razones, y ninguna de ellas presenta diferencias significativas entre el periodo inicial y final de la temporada de caza. En la provincia de Soria, los cuatro sectores presentan el mismo tipo de variabilidad en la razón de edades, que a su vez coincide con la del total provincial. En la provincia de Burgos, sólo la zona de alta calidad presenta diferencias significativas entre las razones de edades de los dos periodos, y al igual que en el total provincial, la del periodo inicial es mayor que la del final. En las tres razones de sexos no se observa variabilidad entre periodos en ninguno de los sectores de Huesca, Soria y Burgos (Tabla 57).

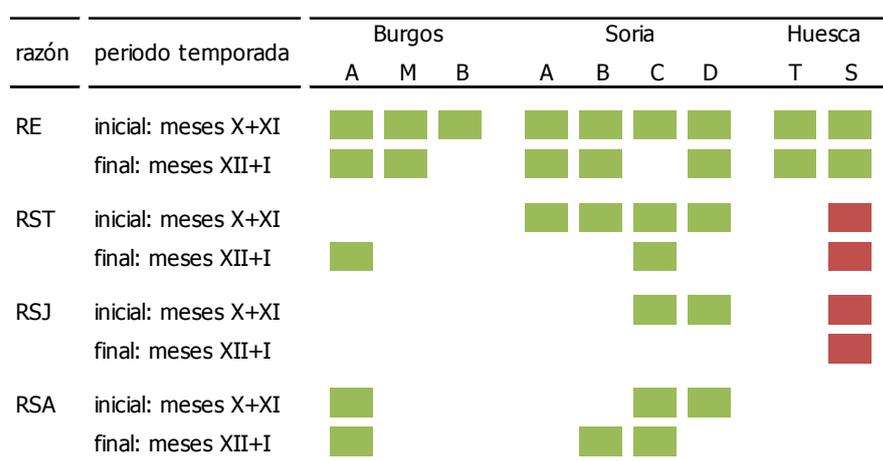
Siempre que los contrastes realizados respecto a la estructura hipotética de 1:1 señalan desequilibrios significativos en la razón de edades, éstos resultan favorables a los juveniles. En el caso de las razones de sexos, las desproporciones siempre evidencian un predominio de machos, excepto en la zona semiárida de Huesca, donde la razón de sexos totales y la razón de sexos de los juveniles señalan una proporción significativamente superior de hembras totales y de hembras juveniles respectivamente (Figura 75).

**Tabla 57:** Comparación entre las razones de edades y sexos del periodo inicial y final de la temporada de caza, en el conjunto de años de cada uno de los sectores de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	sectores áreas	N	prob>chi2				prob prueba exacta de Fisher			
			RE	RST	RSJ	RSA	RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	CH alta	3558	***	ns	ns	ns	i>f ***	ns	ns	ns
	CH media	1049	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CH baja	222	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Soria	macrohábitat A	562	*	ns	ns	ns	i>f *	ns	ns	ns
	macrohábitat B	1393	*	ns	ns	ns	i>f **	ns	ns	ns
	macrohábitat C	642	*	ns	ns	ns	i>f *	ns	ns	ns
	macrohábitat D	1735	**	ns	ns	ns	i>f **	ns	ns	ns
Huesca	transición	362	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	semiárida	1087	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**i:** periodo inicial de la temporada de caza (octubre y noviembre); **f:** periodo final de la temporada de caza (diciembre y enero); **ns:** no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Figura 75:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en el periodo inicial (octubre y noviembre) y final (diciembre y enero) de la temporada de caza, en los diferentes sectores (subregiones) de las áreas de estudio de referencia, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.



**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**Burgos:** A (calidad hábitat alta), M (calidad hábitat media) y B (calidad hábitat baja); **Soria:** A, B, C y D (macrohábitats A, B, C y D); **Huesca:** T (transición) y S (semiárida).  
**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren (p≤0,05). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1.

### ¿Cambia la estructura demográfica en los diferentes sectores de cada área de estudio?

En el periodo global de cada una de las áreas de estudio, la razón de edades siempre varía significativamente entre los diferentes sectores. En Huesca, la razón de edades de la zona semiárida es significativamente superior a la de transición. En Burgos, la de zona de calidad media es significativamente superior a la de calidad alta. No sucede lo mismo con las tres razones de sexos, en las que sólo se han apreciado diferencias entre la razón de sexos de los adultos de los dos sectores de Huesca, donde la zona semiárida presenta valores significativamente inferiores a los de la zona de transición (Tabla 58). En todos los sectores, los contrastes significativos de las razones de edades observadas respecto a la estructura hipotética de 1:1, señalan siempre proporciones de juveniles significativamente superiores a las de adultos. En las razones de sexos, los desequilibrios significativos siempre están a favor de los machos, excepto en los dos sectores de Huesca. Tanto en la zona semiárida como en la de transición, la razón de sexos de los juveniles señala una proporción de hembras juveniles significativamente superior a la de

machos juveniles. En la razón de sexos totales, eso sólo sucede en la zona semiárida, mientras que en la de transición no se aprecian diferencias significativas entre sexos (Figura 76).

**Tabla 58:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes sectores de las áreas de estudio de referencia.

área de estudio	periodo de estudio	N	prob>Chi2				prob prueba exacta Fisher			
			RE	RST	RSJ	RSA	RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	1997-05	3069	****	ns	ns	ns				
	1997-10	4551	***	ns	ns	ns	A<M ***	ns	ns	ns
Soria	1997-05	4208	**	ns	ns	ns				
	1997-09	4058	*	ns	ns	ns				
Huesca	1997-11	2228	*	ns	ns	ns	T<S **	ns	ns	T>S *

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Burgos:** A (calidad hábitat alta) y M (calidad hábitat media); **Huesca:** T (transición) y S (semiárida)

**ns:** no significativa; \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $p \leq 0,001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0,0001$

**Nota:** en Burgos se contrastan 3 subregiones en el periodo 1997-05 y 2 subregiones (A, M) en el periodo 1997-10; en Soria se contrastan 4 subregiones en el periodo 1997-05 y 3 subregiones (A, B y D) en el periodo 1997-09.

**Figura 76:** Comparación de las razones de edades y sexos observadas en los diferentes sectores de las áreas de estudio de referencia, respecto a las razones hipotéticas de 1:1.

razón	sectores de las áreas de estudio									
	Burgos			Soria				Huesca		
	A	M	B	A	B	C	D	T	S	
RE	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
RST	■			■	■	■	■		■	
RSJ					■	■		■	■	
RSA	■			■	■	■	■	■		

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Burgos:** A (calidad hábitat alta), M (calidad hábitat media) y B (calidad hábitat baja); **Soria:** A, B, C y D (macrohábitat A, B, C y D); **Huesca:** T (transición) y S (semiárida).

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que las razones observadas no difieren significativamente de las razones hipotéticas de 1:1 y las celdas sombreadas señalan que sí difieren ( $p \leq 0,05$ ). Las celdas sombreadas en rojo tienen cocientes inferiores a 1 y las sombreadas en verde tienen cocientes superiores a 1.

El análisis de la variabilidad de las razones entre los sectores de cada área, en cada uno de los años de estudio, ofrece pocos resultados significativos. La razón de edades lo hace en el 29% de los años estudiados en Burgos, el 23% en Soria y el 20% en Huesca. Los porcentajes para las tres razones de sexos no superan el 15% en ninguna de las tres provincias, salvo la razón de sexos totales de Soria, que varía significativamente entre los sectores en el 25% de los años estudiados. Las diferencias entre las razones de los sectores de un área determinada no son del mismo tipo todos los años. En la provincia de Huesca, las razones de edades de la zona semiárida son significativamente superiores a la de transición en 1998 y 2004, pero resultan inferiores en 2006. Por el contrario, la razón de sexos de los adultos de la zona de transición es superior a la región semiárida en los dos años en los que se han detectado diferencias significativas (2000 y 2010). La razón de sexos total y la razón de sexos de los juveniles de la zona de transición también son significativamente superiores a las de la zona semiárida en 2003 (Tabla 59). Los contrastes detallados de las razones respecto a la estructura hipotética de 1:1 para cada sector y año ya se han comentado previamente (Figura 73).

**Tabla 59:** Resumen de los años en los que la comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes sectores de cada una de las áreas de estudio de referencia resulta significativa.

área de estudio	año	N	prob>chi2				prob prueba exacta de Fisher			
			RE	RST	RSJ	RSA	RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	2001	428	**							
	2003	324	***		**					
	2005	226	****							
	2006	466		*	**			A>M **	A>M **	
	2007	889	****				A>M ****			
Soria	1997	388	*							
	1998	621	****							
	1999	823		*						
	2004	175		*	*					
	2005	63	*							
	2009	58		*				B<D *		
Huesca	1998	261					T<S *			
	2000	246								T>S *
	2003	314		**	*			T>S **	T>S *	
	2004	212	**				T<S **			
	2006	76	*				T>S *			
	2010	63				*				T>S *

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Burgos:** A (calidad hábitat alta) y M (calidad hábitat media); **Huesca:** T (transición) y S (semiárida)

\* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

**Nota:** aquellas subregiones que para un determinado año y razón tenían un tamaño de muestra insuficiente, se han excluido de los contrastes.

Al evaluar la variabilidad de las razones entre los sectores de las áreas de estudio en el periodo inicial de caza del conjunto de temporadas, se obtienen resultados significativos para las razones de edades de las provincias de Soria y Burgos. Al hacer lo mismo con las del periodo final de caza, únicamente la razón de edades de Burgos difiere significativamente entre sectores (Tabla 60). Los contrastes detallados de las razones respecto a la estructura hipotética de 1:1 para cada sector y periodo de la temporada de caza ya se han comentado previamente (Figura 75).

**Tabla 60:** Comparación entre las razones de edades y sexos de los diferentes sectores de las áreas de estudio de referencia en el periodo inicial (octubre y noviembre) y en el periodo final (diciembre y enero) de la temporada de caza.

área de estudio	periodo de la temporada	N	prob>chi2				prob prueba exacta de Fisher			
			RE	RST	RSJ	RSA	RE	RST	RSJ	RSA
Burgos	inicial	1948	****	ns	ns	ns				
	1997-05 final	943	****	ns	ns	ns				
Burgos	inicial	2970	*	ns	ns	ns	A<M *	ns	ns	ns
	1997-10 final	1532	**	ns	ns	ns	A<M **	ns	ns	ns
Soria	inicial	2460	*	ns	ns	ns				
	1997-05 final	1292	ns	ns	ns	ns				
Soria	inicial	2363	ns	ns	ns	ns				
	1997-09 final	1305	ns	ns	ns	ns				
Huesca	inicial	959	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	final	490	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Burgos:** A (calidad hábitat alta) y M (calidad hábitat media)

ns: no significativa; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001; \*\*\*\* p≤0,0001

## Los modelos poblacionales

### ¿La razón de un año depende de la razón del año anterior?

En ninguna de las razones anuales de edades y sexos se observa que haya dependencia respecto a la razón del año anterior, ni en los valores anuales del conjunto de la finca, ni en los de los sectores, ni en los de los siete cuarteles de caza (Tabla 61).

**Tabla 61:** Modelos de regresión simple que estiman el ajuste de las razones de un año (año t) en función de las razones del año anterior (año t-1), para el conjunto de la finca, los sectores y los cuarteles de caza.

variable dependiente	variable independiente	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob > F
RAZONES ANUALES DEL CONJUNTO DE LA FINCA						
RE año t	RE año t-1	13	1	0,04	0,45	0,5150
RST año t	RST año t-1	13	1	0,13	1,69	0,2207
RSJ año t	RSJ año t-1	13	1	0,04	0,44	0,5196
RSA año t	RSA año t-1	13	1	0,09	1,14	0,3092
RAZONES ANUALES DE LOS SECTORES ESTE-OESTE DE LA FINCA						
RE año t	RE año t-1	26	1	0,03	0,79	0,3822
RST año t	RST año t-1	26	1	0,11	3,08	0,0918
RSJ año t	RSJ año t-1	26	1	0,03	0,72	0,4060
RSA año t	RSA año t-1	26	1	0,05	1,30	0,2652
RAZONES ANUALES DE LOS SECTORES NORTE-SUR DE LA FINCA						
RE año t	RE año t-1	26	1	0,04	0,91	0,3492
RST año t	RST año t-1	26	1	0,04	1,11	0,3024
RSJ año t	RSJ año t-1	26	1	0,01	0,13	0,7190
RSA año t	RSA año t-1	26	1	0,10	2,64	0,1175
RAZONES ANUALES DE LOS CUARTELES DE LA FINCA						
RE año t	RE año t-1	83	1	0,04	3,26	0,0746
RST año t	RST año t-1	83	1	0,02	1,45	0,2321
RSJ año t	RSJ año t-1	79	1	0,00	0,01	0,9070
RSA año t	RSA año t-1	83	1	0,05	3,82	0,0541

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

### ¿La razón del primer día de caza de la temporada afecta a la razón del último?

En las razones del conjunto de la finca, la razón de edades del último día depende significativamente de la razón del primer día, el modelo presenta un coeficiente de determinación de 0,89. En ninguna de las tres razones de sexos se detecta dependencia entre las razones de la primera y la última cacería (Tabla 62 y Figura 77).

Al trabajar a escala sectorial, tanto en los sectores Este y Oeste como en los sectores Norte y Sur, se observa que en la razón de edades, el valor registrado en el último día de caza depende del obtenido en el primero, cuando se considera un intervalo de tiempo mínimo de 15 días. Además, en los sectores Norte y Sur, la razón de sexos totales del último día está estrechamente relacionada con la del primero, en los intervalos mínimos de 15 y 20 días. En los cuarteles individuales, la razón de edades de la última cacería depende significativamente de la razón de la primera, en los tres intervalos de tiempo mínimo considerados entre ambas. También se observa esa dependencia en la razón de sexos totales, pero sólo en el intervalo mínimo de 30 días (Tabla 62 y Figura 77).

En los contrastes de la razón de edades, tanto en los de los sectores como en los de los cuarteles, el valor del coeficiente de determinación disminuye a medida que aumenta el intervalo mínimo de tiempo. Sin embargo, en las razones de sexos sucede lo contrario. En todos los casos en los que se ha detectado

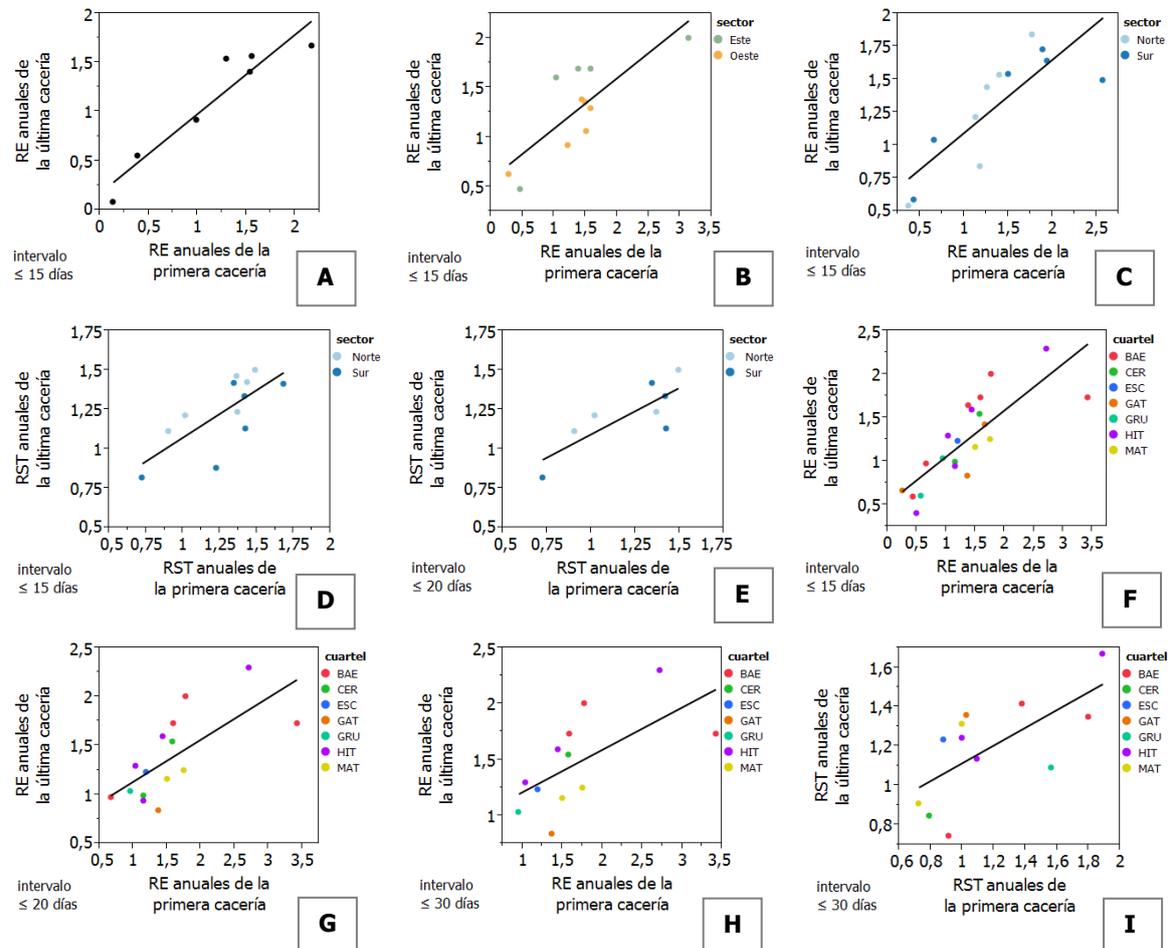
dependencia entre las razones del primer y último día de caza, la relación entre ambas razones es directamente proporcional.

**Tabla 62:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto de las razones del primer día de caza de la temporada sobre las razones del último día de caza de esa temporada, para el conjunto de la finca, los sectores y los cuarteles.

intervalo	variable dependiente	variable independiente	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	leyenda Figura 77		
RAZONES DEL CONJUNTO DE LA FINCA										
≥ 15 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	7	1	0,89	42,59	0,0013	A
		RST		RST	7	1	0,41	3,52	0,1194	
		RSJ		RSJ	7	1	0,21	1,32	0,3019	
		RSA		RSA	7	1	0,05	0,26	0,6297	
RAZONES DE LOS SECTORES ESTE-OESTE DE LA FINCA										
≥ 15 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	11	1	0,63	15,08	0,0037	B
		RST		RST	11	1	0,09	0,88	0,3735	
		RSJ		RSJ	11	1	0,01	0,09	0,7764	
		RSA		RSA	11	1	0,00	0,02	0,8816	
≥ 20 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	7	1	0,44	3,94	0,1039	
		RST		RST	7	1	0,38	3,12	0,1375	
		RSJ		RSJ	7	1	0,28	1,93	0,2234	
		RSA		RSA	7	1	0,00	0,00	0,9779	
RAZONES DE LOS SECTORES NORTE-SUR DE LA FINCA										
≥ 15 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	12	1	0,68	20,91	0,0010	C
		RST		RST	12	1	0,53	11,11	0,0076	
		RSJ		RSJ	12	1	0,23	2,99	0,1146	
		RSA		RSA	12	1	0,10	1,16	0,3068	
≥ 20 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	8	1	0,41	4,09	0,0895	E
		RST		RST	8	1	0,64	10,87	0,0165	
		RSJ		RSJ	8	1	0,34	3,03	0,1326	
		RSA		RSA	8	1	0,03	0,18	0,6839	
RAZONES DE LOS CUARTELES DE LA FINCA										
≥ 15 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	21	1	0,64	33,85	<0,0001	F
		RST		RST	21	1	0,06	1,24	0,2786	
		RSJ		RSJ	21	1	0,01	0,15	0,7026	
		RSA		RSA	21	1	0,02	0,33	0,5709	
≥ 20 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	15	1	0,49	12,51	0,0037	G
		RST		RST	15	1	0,09	1,31	0,2738	
		RSJ		RSJ	15	1	0,01	0,07	0,7909	
		RSA		RSA	15	1	0,03	0,37	0,5520	
≥ 30 días	primera cacería	RE	última cacería	RE	12	1	0,40	6,79	0,0262	H
		RST		RST	12	1	0,45	8,19	0,0169	
		RSJ		RSJ	12	1	0,01	0,10	0,7606	
		RSA		RSA	12	1	0,06	0,66	0,4353	

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos

**Figura 77:** Representación gráfica de los modelos de regresión simple significativos que estiman el efecto de las razones del primer día de caza de la temporada sobre las razones del último día de caza de esa temporada (ver leyenda en Tabla 62).



**¿Qué grado de asociación existe entre la razón de los diferentes sectores y cuarteles de la finca?**

Las razones de edades de los sectores están estrechamente relacionadas entre sí, más entre los dos sectores Norte-Sur, que entre los dos sectores Este-Oeste, con coeficientes de correlación de 0,97 y 0,88 respectivamente. En ninguna de las razones de sexos se ha detectado correlación entre las razones de los sectores de la agrupación Este-Oeste, y tampoco en los de la Norte-Sur (Tabla 63 y Figura 78).

A escala más detallada, en los cuarteles de caza también se observa una asociación de las razones de edades entre todos ellos, tanto entre los cuarteles del mismo sector, como entre los de sectores distintos (Tabla 64). En los cuarteles del mismo sector, el coeficiente de correlación más elevado se ha obtenido en Baenar e Hito Chico, la única pareja del sector Este ( $r=0,96$ ), seguido de Cervalera e Hito Chico en el sector Norte ( $r=0,89$ ), Escopetas y Grulla en el sector Oeste ( $r=0,86$ ), el coeficiente menor es el de la única pareja del sector Sur, Baenar y Matagorda, ( $r=0,74$ ). En los cuarteles de distinto sector, el coeficiente de correlación más elevado corresponde a la pareja Baenar y Cervalera ( $r=0,90$ ).

**Tabla 63:** Modelos de correlación que estiman el grado de relación entre las razones anuales de un sector de la finca y las razones anuales del otro sector.

razón	pareja de sectores	N	coeficiente de correlación	probabilidad de significación
RE	Este - Oeste	14	0,88	<0,0001
	Norte - Sur	14	0,97	<0,0001
RST	Este - Oeste	14	0,40	0,1527
	Norte - Sur	14	0,16	0,5880
RSJ	Este - Oeste	14	-0,06	0,8468
	Norte - Sur	14	-0,07	0,8168
RSA	Este - Oeste	14	0,10	0,7251
	Norte - Sur	14	-0,06	0,8428

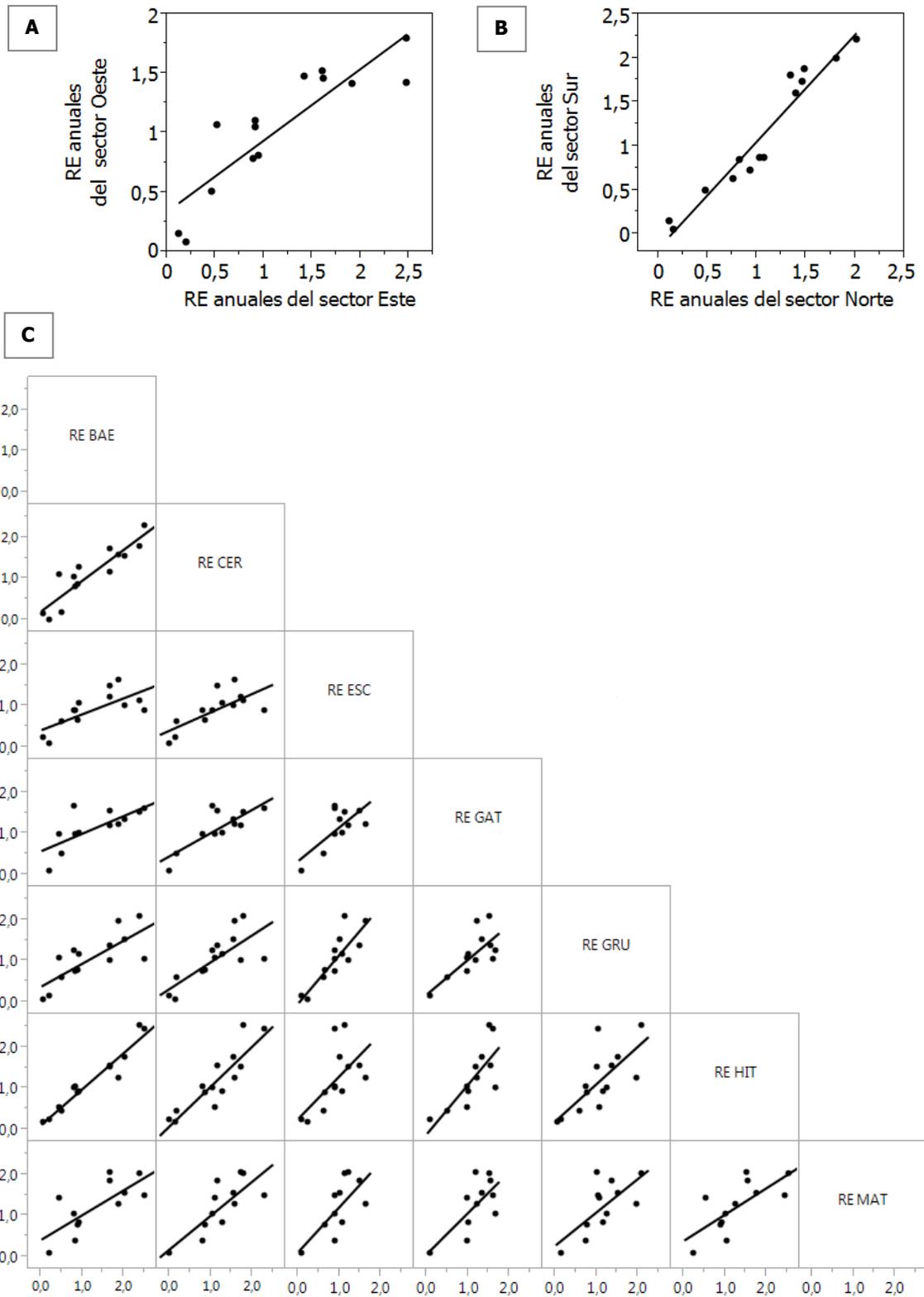
**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Tabla 64:** Modelos de correlación que estiman el grado de relación entre las razones de edades (RE) anuales de cada una de las parejas de cuarteles de la finca.

razón	pareja de cuarteles	N	coeficiente de correlación	probabilidad de significación	
RE	BAE	CER	14	0,90	<0,0001
		ESC	13	0,72	0,0058
		GAT	12	0,72	0,0077
		GRU	14	0,78	0,0011
		HIT	14	0,96	<0,0001
		MAT	12	0,74	0,0063
	CER	ESC	13	0,71	0,0062
		GAT	12	0,80	0,0019
		GRU	14	0,75	0,0019
		HIT	14	0,89	<0,0001
		MAT	12	0,78	0,0030
	ESC	GAT	11	0,70	0,0164
		GRU	13	0,86	0,0002
		HIT	13	0,62	0,0252
MAT		11	0,69	0,0182	
GAT	GRU	12	0,74	0,0062	
	HIT	12	0,77	0,0031	
	MAT	11	0,70	0,0159	
GRU	HIT	14	0,72	0,0034	
	MAT	12	0,69	0,0135	
HIT	MAT	12	0,72	0,0089	

**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

**Figura 78:** Asociación entre la razón de edades (RE) anual de los sectores Este-Oeste (A), los sectores Norte-Sur (B), y las combinaciones de parejas de los cuarteles de la finca (C).



**BAE:** Baenar; **CER:** Cervalera; **ESC:** Escopetas; **GAT:** Calle Gatos; **GRU:** Grulla; **HIT:** Hito Chico; **MAT:** Matagorda

### ¿La razón de sexos influye a la razón de edades?

En ninguno de los contrastes realizados se observa que exista una dependencia significativa entre la razón de edades y la razón de sexos. La razón de edades de un año no se asocia significativamente con la razón de sexos de los adultos de ese año ni con la del año anterior, así como tampoco lo hace con la razón de sexos total del año anterior. La ausencia de influencia de la razón de sexos sobre la razón de edades, se aprecia tanto en los contrastes realizados a partir de las razones anuales registradas en el conjunto de la finca, como en los obtenidos en los diferentes sectores y cuarteles (Tabla 65).

**Tabla 65:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto de la razón de sexos anual sobre la razón de edades anual, para los datos agrupados e individuales del conjunto de la finca, los sectores y los cuarteles de caza.

<b>variable dependiente</b>	<b>variable independiente</b>	<b>N</b>	<b>gl</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>prob &gt; F</b>
<b>RAZONES ANUALES DEL CONJUNTO DE LA FINCA</b>						
RE año t	RSA año t	14	1	0,10	1,39	0,2607
	RSA año t-1	13	1	0,00	0,00	0,9493
	RST año t-1	13	1	0,11	1,34	0,2717
<b>RAZONES ANUALES DE LOS SECTORES ESTE-OESTE DE LA FINCA</b>						
RE año t	RSA año t	28	1	0,00	0,02	0,8811
	RSA año t-1	26	1	0,00	0,02	0,8773
	RST año t-1	26	1	0,13	3,47	0,0748
<b>RAZONES ANUALES DE LOS SECTORES NORTE-SUR DE LA FINCA</b>						
RE año t	RSA año t	28	1	0,07	1,90	0,1804
	RSA año t-1	26	1	0,00	0,07	0,7885
	RST año t-1	26	1	0,06	1,40	0,2485
<b>RAZONES ANUALES DE LOS CUARTELES DE LA FINCA</b>						
RE año t	RSA año t	93	1	0,00	0,00	0,9492
	RSA año t-1	83	1	0,01	0,51	0,4776
	RST año t-1	83	1	0,07	5,90	0,0174

**RE:** razón de edades; **RST:** razón de sexos totales; **RST:** razón de sexos de los adultos

### ¿Cómo afectan las variables meteorológicas anuales a la estructura poblacional?

La razón de edades se asocia significativamente con la precipitación acumulada desde el inicio del año hasta el mes de abril (prec I-IV) y con la temperatura mínima del mes de febrero (Tmin II). El efecto conjunto de las dos variables explica el 65% de la variabilidad del modelo, individualmente la precipitación explica el 53% y la temperatura el 48%. Cuanto más elevada es la precipitación acumulada hasta abril, y menos baja es la temperatura mínima de febrero, mayor es la razón de edades, es decir, mayor es la proporción de juveniles (Tabla 66, Tabla 67 y Figura 79).

La razón de sexos totales está significativamente relacionada con las precipitaciones acumuladas durante los meses de febrero y marzo (prec II-III), y las precipitaciones acumuladas desde el inicio del año hasta el mes de abril (prec I-IV). Resultados que coinciden con las razones de sexos de los adultos y los juveniles respectivamente. La combinación de las dos variables explica el 45% de la variabilidad del modelo. En ambos casos, se observa que la razón de sexos disminuye cuando las precipitaciones acumuladas aumentan (Tabla 66, Tabla 67 y Figura 79).

La razón de sexos de los juveniles disminuye significativamente a medida que aumenta la precipitación acumulada desde el inicio del año hasta el mes de abril (prec I-IV). El modelo presenta un coeficiente de determinación de 0,30. No se han observado asociaciones significativas con las temperaturas de ningún trimestre (Tabla 67 y Figura 79).

La razón de sexos adultos se asocia significativamente con las precipitaciones acumuladas durante los meses de febrero y marzo (prec II-III) y con las temperaturas de los meses del segundo trimestre del año, tanto con las temperaturas máximas (Tmax IV-VI), como con las medias (Tmed IV-VI), y las mínimas (Tmin IV-VI). El efecto conjunto de las precipitaciones de los últimos meses de invierno y las temperaturas medias de primavera, explica el 71% de la variabilidad del modelo. Cuando el modelo utiliza las temperaturas máximas o mínimas en lugar de las temperaturas medias, se obtienen coeficientes de determinación ligeramente inferiores ( $R^2=0,67$ ). Cuanto mayor es la precipitación acumulada hasta abril, y la temperatura de abril a junio, menor es la razón de sexos de los adultos, es decir mayor es la proporción de hembras adultas (Tabla 66, Tabla 67 y Figura 79).

**Tabla 66:** Modelos de regresión múltiple que estiman el efecto conjunto de las variables meteorológicas seleccionadas sobre cada una de las razones poblacionales.

variables dependientes	modelo completo					efecto variables independientes			
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	variables	gl	F	prob>F
RE	13	2	0,65	9,21	0,0054	prec I-IV	1	4,65	0,0564
						Tmin II	1	3,33	0,0980
RST	13	2	0,45	4,12	0,0496	prec I-IV	1	2,03	0,1842
						prec II-III	1	1,36	0,2702
RSA	13	2	0,71	12,24	0,0021	prec II-III	1	8,34	0,0162
						Tmed IV-VI	1	12,13	0,0059
	13	2	0,67	10,34	0,0037	prec II-III	1	5,52	0,0407
						Tmax IV-VI	1	9,69	0,0110
	13	2	0,67	9,96	0,0042	prec II-III	1	5,59	0,0397
						Tmin IV-VI	1	9,20	0,0126

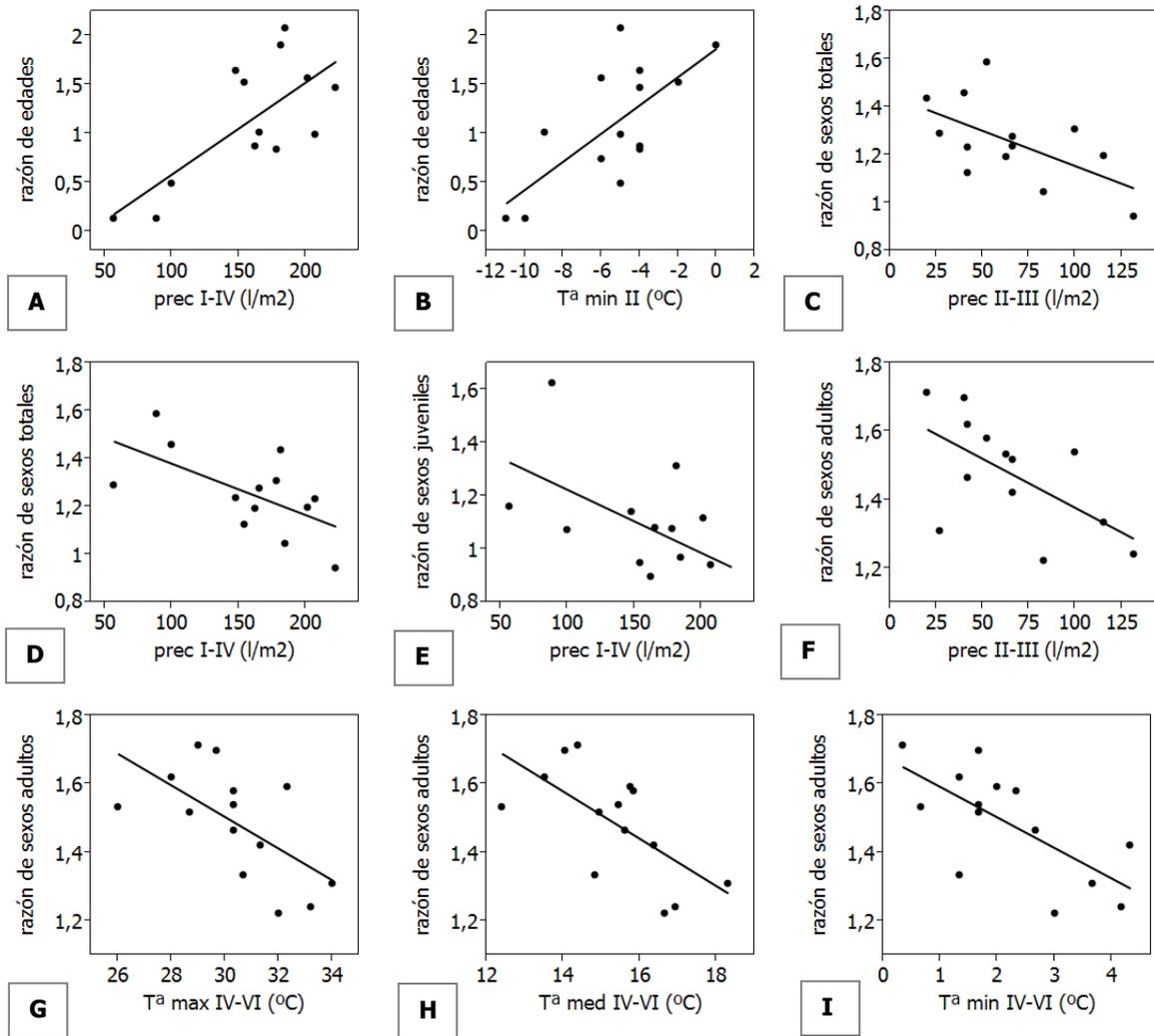
**RE:** razón de edades; **RST:** razón de sexos totales; **RSA:** razón de sexos de los adultos

**Tabla 67:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de las variables meteorológicas sobre cada una de las razones de edades y sexos.

variables poblacionales	variables meteorológicas	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	leyenda Figura 79
RE	prec I-IV	13	1	0,53	12,44	0,0047	A
	Tmin II	14	1	0,48	11,22	0,0058	B
RST	prec II-III	13	1	0,34	5,66	0,0000	C
	prec I-IV	13	1	0,38	6,65	0,0256	D
RSJ	prec I-IV	13	1	0,31	4,86	0,0498	E
RSA	prec II-III	13	1	0,36	6,14	0,0307	F
	Tmax IV-VI	14	1	0,38	7,32	0,0191	G
	Tmed IV-VI	14	1	0,43	8,98	0,0111	H
	Tmin IV-VI	14	1	0,47	10,74	0,0066	I

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**Figura 79:** Representación gráfica de los modelos de regresión simple significativos que estiman el efecto individual de las variables meteorológicas sobre cada una de las razones de edades y sexos (ver leyenda en Tabla 67).



### **¿La variabilidad interanual de la estructura de la población y la de la biometría de los diferentes grupos de edades y sexos están asociadas?**

Todas las variables biométricas estudiadas, a excepción de los espolones, se relacionan significativamente con la estructura anual de la población, concretamente con la razón de edades y/o la razón de sexos de los juveniles (Tabla 68, Tabla 69, Figura 80 y Figura 81).

El promedio anual del peso está asociado con la razón de edades del año, de manera que cuando ésta aumenta, el peso también lo hace. Las regresiones simples para cada uno de los cuatro grupos de sexo y edad, detectan esa asociación significativamente en el caso de los dos grupos más extremos, las hembras juveniles ( $R^2=0,28$ ) y los machos adultos ( $R^2=0,52$ ).

El promedio anual de la longitud total y la longitud del ala de los ejemplares juveniles se relaciona significativamente con la razón de sexos de los juveniles. En ambos casos, se registran longitudes mayores cuando las razones de sexos son mayores. Las regresiones simples señalan, que en el caso de la longitud del ala, existe esa relación tanto en el caso de las hembras ( $R^2=0,50$ ) como en el de los machos juveniles ( $R^2=0,36$ ). En el caso de la longitud total, se aprecia la misma tendencia en las hembras juveniles, pero el contraste no es significativo ( $R^2=0,28$ ;  $N=13$ ;  $gl=1$ ;  $F=4,37$ ;  $p=0,0605$ ).

Las longitudes de las tres rémiges primarias se asocian significativamente con la razón de edades y con la razón de sexos de los juveniles. En el primer caso, la relación es inversamente proporcional, de manera que las longitudes más cortas se registran en los años que presentan razones de edades mayores. En el segundo caso, sucede lo contrario, la asociación es directamente proporcional, observándose las longitudes más largas en los años con razones de sexos juveniles más elevadas. Aunque en las tres plumas se observa la misma tendencia, ésta no se presenta por igual en los diferentes grupos de edades y sexos.

En el caso de la razón de edades, las regresiones simples únicamente detectan asociaciones significativas en las hembras, ya sea en las juveniles (LP9), en las adultas (LP8) o en ambas (LP10). Los coeficientes de determinación de los tres modelos simples oscilan entre 0,41 y 0,60. Cuando se trata de la razón de sexos de los juveniles, las regresiones simples señalan relaciones significativas en los dos sexos en el caso de LP9 y LP8, mientras que en LP10 lo hacen únicamente en las hembras. Los modelos de las hembras juveniles presentan coeficientes de determinación más elevados ( $R^2=0,56$ ,  $R^2=0,58$  y  $R^2=0,72$  para LP10, LP9 y LP8) que los de los machos juveniles ( $R^2=0,48$  y  $R^2=0,36$  para LP9 y LP8).

**Tabla 68:** Modelos de regresión múltiple que estiman el efecto conjunto del grupo de edad y sexo y las variables poblacionales sobre cada una de las variables biométricas.

variables depend.	modelo completo					efecto variables independientes				leyenda Figura 25
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob > F	variable	gl	F	prob>F	
peso	56	4	0,98	757,48	<0,0001	grupo RE	3	1003,52	<0,0001	A
							1	19,35	<0,0001	
	28	2	0,97	361,71	<0,0001	grupo RSJ	1	723,19	<0,0001	
Ltot							1	0,23	0,6360	B
	28	2	0,98	722,74	<0,0001	grupo RSA	1	1445,22	<0,0001	
							1	0,27	0,6073	
Lala	53	4	0,91	128,61	<0,0001	grupo RE	3	171,38	<0,0001	B
							1	1,01	0,3206	
	27	2	0,90	110,41	<0,0001	grupo RSJ	1	216,61	<0,0001	
Lala							1	5,44	0,0284	C
	26	2	0,93	147,40	<0,0001	grupo RSA	1	294,07	<0,0001	
							1	0,72	0,4042	
LP10	56	4	0,97	398,73	<0,0001	grupo RE	3	531,55	<0,0001	C
							1	0,27	0,6086	
	28	2	0,98	507,63	<0,0001	grupo RSJ	1	996,53	<0,0001	
LP9							1	18,73	0,0002	D
	28	2	0,98	512,00	<0,0001	grupo RSA	1	1022,66	<0,0001	
							1	1,35	0,2571	
LP10	56	4	0,99	924,30	<0,0001	grupo RE	3	1229,43	<0,0001	E
							1	8,91	0,0043	
	28	2	0,99	837,45	<0,0001	grupo RSJ	1	1662,59	<0,0001	
LP9							1	12,31	0,0017	F
	28	2	0,99	915,03	<0,0001	grupo RSA	1	1828,44	<0,0001	
							1	1,63	0,2140	
LP8	56	4	0,98	820,74	<0,0001	grupo RE	3	1089,96	<0,0001	G
							1	13,07	0,0007	
	28	2	0,98	491,79	<0,0001	grupo RSJ	1	956,53	<0,0001	
LP9							1	27,06	<0,0001	H
	28	2	0,99	1241,62	<0,0001	grupo RSA	1	2481,88	<0,0001	
							1	1,36	0,2546	
LP8	56	4	0,98	707,88	<0,0001	grupo RE	3	941,56	<0,0001	I
							1	6,86	0,0116	
	28	2	0,98	733,38	<0,0001	grupo RSJ	1	1436,99	<0,0001	
espolones							1	29,76	<0,0001	I
	28	2	0,99	1021,15	<0,0001	grupo RSA	1	2042,28	<0,0001	
							1	0,03	0,8671	
espolones	55	4	0,97	433,56	<0,0001	grupo RE	3	576,19	<0,0001	
							1	1,46	0,2331	
	28	2	0,96	273,64	<0,0001	grupo RSJ	1	547,26	<0,0001	
espolones							1	0,03	0,8691	
	27	2	0,98	545,49	<0,0001	grupo RSA	1	1090,83	<0,0001	
							1	3,47	0,0749	

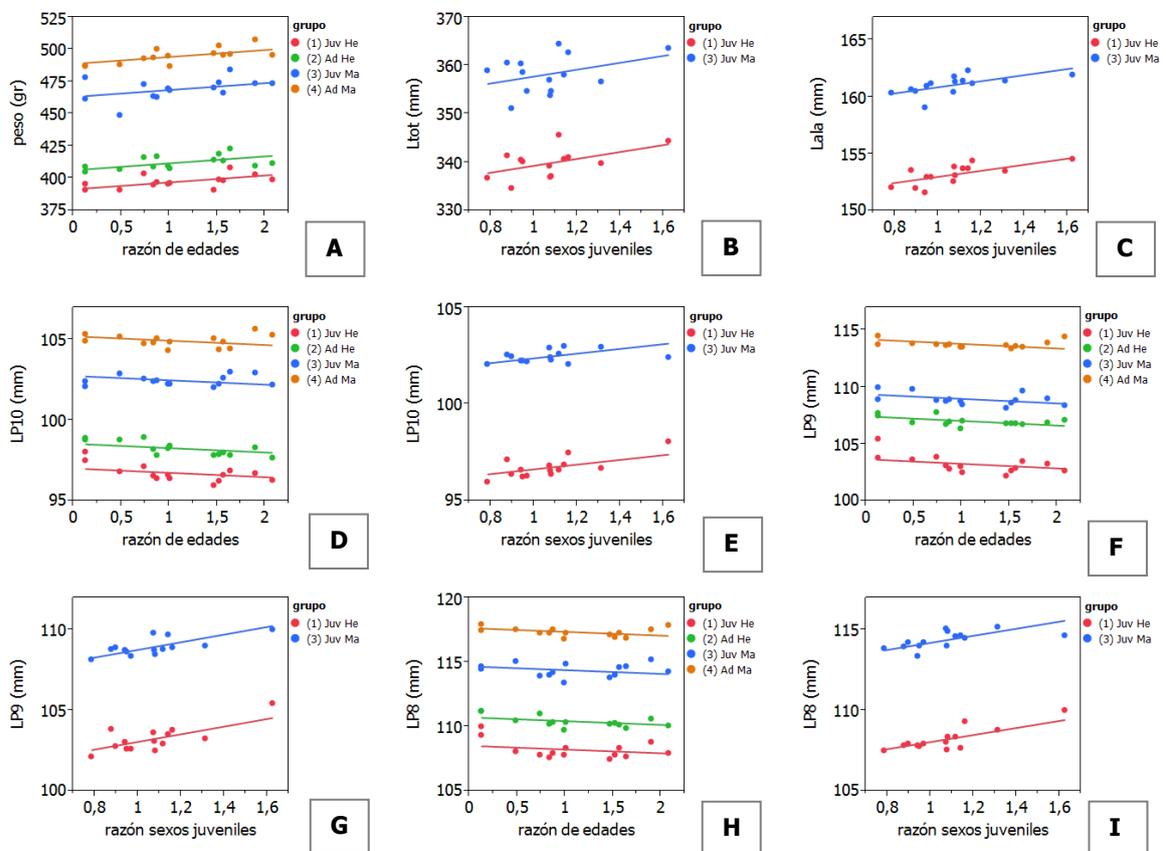
**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**Ltot:** longitud total; **Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria

**Tabla 69:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de las variables poblacionales significativas sobre cada una de las variables biométricas en los diferentes grupos de edad y sexo.

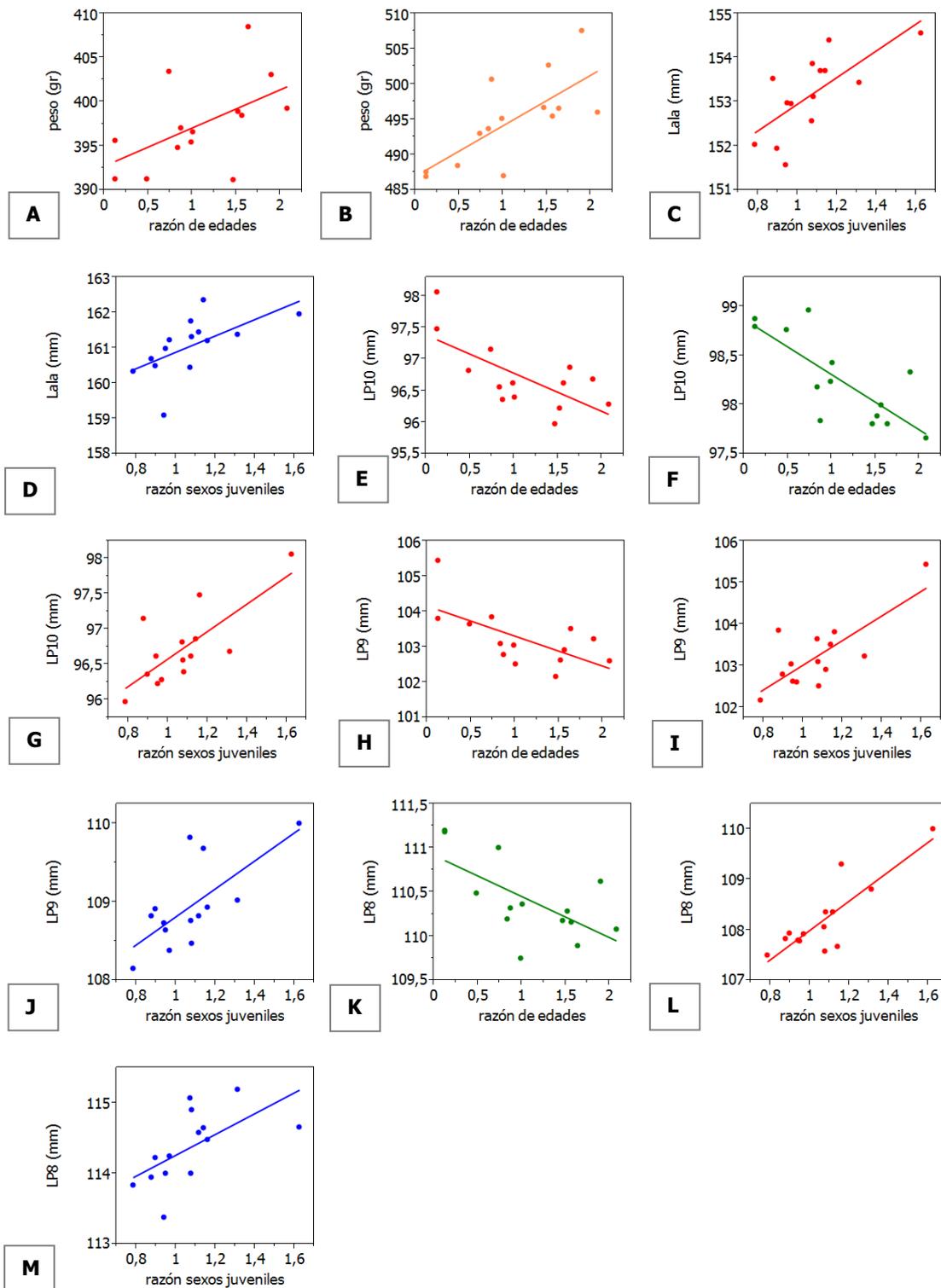
variables biométricas	razones poblacionales	grupo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	Leyenda Figura 81
peso	RE	Juv He	14	1	0,28	4,77	0,0495	A
		Ad Ma	14	1	0,52	13,15	0,0035	B
Lala	RSJ	Juv He	14	1	0,50	11,90	0,0048	C
		Juv Ma	14	1	0,36	6,74	0,0234	D
LP10	RE	Juv He	14	1	0,47	10,67	0,0067	E
		Ad He	14	1	0,60	18,22	0,0011	F
LP9	RSJ	Juv He	14	1	0,56	15,27	0,0021	G
		Juv He	14	1	0,42	8,58	0,0126	H
LP8	RE	Ad He	14	1	0,41	8,45	0,0132	K
		Juv He	14	1	0,72	31,16	0,0001	L
		Juv Ma	14	1	0,36	6,90	0,0221	M

**RE:** razón de edades; **RSJ:** razón de sexos de los juveniles; **Lala:** longitud del ala; **LP:** longitud de la rémige primaria

**Figura 80:** Representación gráfica de los modelos de regresión múltiple que estiman el efecto conjunto del grupo de edad y sexo y las variables poblacionales significativas sobre cada una de las variables biométricas (ver leyenda en Tabla 68).



**Figura 81:** Representación gráfica de los modelos de regresión simple significativos que estiman el efecto individual de las variables poblacionales sobre cada una de las variables biométricas en los diferentes grupos de edad y sexo (ver leyenda en Tabla 69).



**Nota:** los diferentes colores identifican el grupo de edad y sexo al que corresponden las variables biométricas:  
 ● Juvenil Hembra ● Adulto Hembra ● Juvenil Macho ● Adulto Macho

## DISCUSIÓN

Los datos disponibles en la bibliografía no son estrictamente comparables con los de la finca de Las Ensanchas, pues ninguno de ellos describe a la misma población a lo largo de una serie de tiempo tan extensa. Los datos de las áreas de referencia de este propio trabajo no constituyen series homogéneas, pues aunque sí abarcan un largo periodo de estudio, integran un elevado número de cotos o terrenos de caza con cierto grado de disparidad (hábitat, meteorología, tipología de cazador, presión cinegética, medidas de gestión agraria y cinegética, calendarios y cupos de caza, etc). No obstante, esos datos siguen resultando útiles, siempre y cuando se interpreten considerando sus desiguales escalas de tiempo y espacio.

En los estudios previos, los diversos autores no presentan y analizan los datos con los mismos criterios ni métodos estadísticos. Por ello, y con objeto de disponer de resultados homogéneos que permitan la comparación con los de este estudio, se ha optado por realizar de nuevo todos los contrastes estadísticos, a partir de los datos originales presentados por los autores (número de capturas de cada grupo de edad y sexo), especificando su procedencia en las tablas correspondientes.

Todas las razones de edades y sexos analizadas en este estudio se han calculado a partir de las piezas capturadas a lo largo de las jornadas de caza, ya sea en la modalidad de ojeo en el área principal de estudio, o en las modalidades al salto o en mano en las áreas de referencia. Por eso, la primera cuestión a considerar es, si estas razones procedentes de las tablas de caza son un fiel reflejo de la estructura real de las poblaciones, o si por el contrario, la caza ejerce una presión selectiva sobre alguno de los grupos de edad o sexo. La bibliografía presenta opiniones contradictorias al respecto.

Tanto en las poblaciones de perdiz pardilla como en las de perdiz roja, se ha observado que las razones de edades calculadas a partir de las tablas de caza presentan valores inferiores a los de las razones de edades obtenidas a partir de observaciones en campo durante el verano (Birkan 1977b, Pépin 1981, Castián & Zudaire 1983, Llandrés & Otero 1983, Pépin *et al.* 1985, Cabrera & Hernández 1986, citados por Lucio 1989, Peiró 1992, Junco 2002, Lucio y Sáenz De Buruaga 2002). Esto también se observa en Las Ensanchas, al comparar las razones obtenidas durante las jornadas de caza, con las razones estimadas por Tom Gullick en los censos de julio (Potts 2012). Esta disminución de la proporción de juveniles en las tablas de caza, respecto a la de las observaciones en campo previas a la caza, ha llevado a algunos autores a afirmar que la caza es selectiva y que se capturan más perdices adultas que juveniles, debido al comportamiento más solitario de las primeras. Incluso recomiendan el uso de coeficientes de compensación para convertir los cocientes de las cacerías en estimas de la relación en campo (Birkan 1977b, Lucio 1989, Sáenz De Buruaga *et al.* 1991, Lucio & Sáenz De Buruaga 2002). Sin embargo, tras comprobar que ese factor de conversión oscila considerablemente, no sólo en función de los autores y áreas de estudio, sino también según los años y sectores de una misma área, no parece que su aplicación resulte demasiado fiable (Tabla 70).

La perdiz roja tiene una dinámica social muy activa, los bandos familiares del verano se agrupan sucesivamente con la llegada del otoño y del invierno, lo que explica el aumento del número de individuos en los bandos conforme avanza el tiempo (Nadal 1990). Esto significa que desde el comienzo de la temporada de caza, y durante el transcurso de la misma, las perdices están agrupadas en bandos otoño-invernales, en los que los ejemplares, independientemente de su edad, serían igualmente vulnerables a la caza. Tanto en el Norte como en el Sur peninsular, los estudios sobre gregarismo y organización social de la perdiz roja, señalan que aunque en las poblaciones siempre existe una fracción de adultos solitarios, durante los meses de la temporada de caza éstos representan un escaso porcentaje del total, pues la mayoría de ellos acaban integrándose en los bandos de invierno (Calderón 1983, Braza *et al.* 1985, Lucio 1989, Tavares *et al.* 2001, Junco 2002). Esto implica que, aún en el supuesto de que la caza fuese selectiva sobre esos individuos adultos aislados, su incidencia en la población total sería mínima, por lo que no debería sesgar las razones de edades en las tablas de caza.

Buenestado *et al.* (2009), tras el radioseguimiento de juveniles y adultos durante el periodo de caza en un coto de Cádiz, no observaron diferencias significativas entre las tasas mensuales de mortalidad provocadas por la caza en ambos grupos de edad. En otras especies de galliformes, los autores también señalan la

ausencia de selectividad de la caza en función de la edad de los ejemplares. Ejemplo de ello son los estudios de seguimiento de las poblaciones de perdiz pardilla *Perdix perdix* en Dakota del Norte (Kobriger & Schulz 1992) o en los Pirineos franceses (Besnard *et al.* 2010), de la perdiz griega *Alectoris graeca* en los Alpes franceses (Bernard-Laurent *et al.* 1992), del lagópodo común *Lagopus lagopus* en Suecia (Smith & Willebrand 1999) y Noruega (Frilund 2000, citado por Hannon & Martin 2006) o del grévol engolado *Bonasa umbellus* en Wisconsin (Small *et al.* 1991).

**Tabla 70:** Cocientes entre la razón de edades (RE) estimada en los censos de verano y la estimada en las jornadas de caza, en diferentes áreas y periodos de estudio.

área de estudio	periodo de estudio	censos estivales	tablas de caza	RE estival / RE tablas de caza				
				promedio	min	max	DS	CV
Provins <sup>a</sup>	1969-76	ago-sep	oct-dic	1,65	1,16	2,50	0,55	33,52
Witry-lès-Reims <sup>a</sup>	1973-76	agosto	sep-oct	1,45	1,17	1,71	0,30	20,39
León (M+T+LL) <sup>b</sup>	1985-87	julio	oct-nov	2,47	1,31	4,58	0,95	38,54
		agosto	oct-nov	2,02	0,89	3,67	0,86	42,78
		septiembre	oct-nov	1,91	1,16	3,02	0,65	34,25
León Montaña <sup>b</sup>	1985-86	julio	oct-nov	2,40	2,12	2,68	0,40	16,51
		agosto	oct-nov	2,50	2,29	2,71	0,30	11,92
		septiembre	oct-nov	1,71	1,65	1,78	0,09	5,33
León Transición <sup>b</sup>	1985-87	julio	oct-nov	3,07	2,00	4,58	1,35	43,94
		agosto	oct-nov	2,33	1,44	3,67	1,18	50,48
		septiembre	oct-nov	2,36	1,94	2,78	0,59	25,07
León Llanura <sup>b</sup>	1985-87	julio	oct-nov	1,93	1,31	2,41	0,56	29,20
		agosto	oct-nov	1,38	0,89	1,70	0,43	30,98
		septiembre	oct-nov	1,78	1,16	3,02	0,84	46,83
Alicante <sup>c</sup>	1989-90	julio	oct-dic	2,18	1,25	3,10	1,31	60,14
Burgos-Soria <sup>d</sup>	1993-98	septiembre		1,57				
Palencia <sup>e</sup>	1996-97	jul-sep		6,21	4,80	7,61	1,99	32,05
Las Ensanhas <sup>f</sup>	1998-07	julio	oct-nov	1,77	0,80	3,21	0,73	41,38

**a:** Birkan 1977b; **b:** Lucio 1989; **c:** Peiró 1992; **d:** Lucio & Sáenz De Buruaga 2002; **e:** Junco 2002; **f:** presente estudio, calculado a partir de datos propios de las tablas de caza y de datos de Potts 2012 de los censos estivales

**Nota:** los datos de Provins y Witry-lès-Reims corresponden a poblaciones de perdiz pardilla francesas cazadas en modalidad de ojeo y al salto respectivamente. El resto corresponden a poblaciones de perdiz roja españolas cazadas en mano o al salto, a excepción de la llanura de León y Las Ensanhas (Ciudad Real), cazadas parcial y totalmente en ojeo respectivamente.

La disminución de la presencia de juveniles entre los meses de verano y el comienzo de la caza, no implica necesariamente que la caza seleccione a los adultos. Ese descenso puede estar provocado por otras causas, como una mayor desaparición de los juveniles durante ese periodo de tiempo, o una subestima de los adultos en los censos estivales.

Birkan (1977b) consideraba que en la caza en ojeo, los individuos adultos que están solos, en pareja o en pequeños grupos, son más vulnerables a la línea de tiro que a aquellos ejemplares que están integrados en grandes grupos familiares, constituidos principalmente por jóvenes. Eso nos lleva a plantear la cuestión de si esos pequeños bandos, parejas o ejemplares solitarios que no se han reproducido con éxito, son más difíciles de detectar en los censos de verano, que los grandes bandos familiares. De ser así, la presencia de los adultos estaría subestimada en las razones de edad de los meses de junio a septiembre.

La mayor desaparición de los juveniles hasta el comienzo de la caza, también podría deberse a que éstos tengan una tasa de dispersión o mortalidad superior a la de los adultos. Tratándose de los meses de julio a octubre, la hipótesis de la dispersión juvenil pierde peso, pues ésta tiene lugar a finales del invierno y comienzos de primavera (Green 1983, Pintos *et al.* 1985, Ricci 1985, Borralho *et al.* 1997). Por el contrario, la mortalidad diferencial durante ese periodo continúa resultando una explicación factible. En las poblaciones de perdiz roja del Sur de Alicante, Peiró & Seva (1995) estimaron que durante el periodo de

agosto-septiembre a enero-marzo, las tasas de pérdidas de juveniles eran mayores que las de adultos. Ferreras *et al.* (2010) evaluaron mediante diferentes métodos, las tasas de supervivencia de pollos y adultos de perdiz roja en varias áreas de estudio de Navarra. El seguimiento de bandos familiares a partir de censos durante los meses de julio y agosto, evidenció una tendencia decreciente del tamaño de grupo de pollos a lo largo de las cuatro quincenas estudiadas. El seguimiento de los bandos con adultos radiomarcados, también señaló que el número de pollos por adultos decrecía a lo largo del tiempo, sobre todo durante la primera semana y más levemente en las tres siguientes. Obtuvieron cocientes ( $n^{\circ}$  pollos/ $n^{\circ}$  adultos) de 9,8 en el momento de la eclosión, de 4,5 tras una semana de vida y de 3,85 tras las cuatro semanas. La tasa de supervivencia de los pollos durante el primer mes de vida fue sólo del 39,2%, mucho menor que las tasas de supervivencia estimadas para las perdices adultas durante el periodo de radioseguimiento de los bandos con pollos (julio-agosto) y de los bandos otoñales (septiembre-noviembre), con valores del 91,9% y del 92,9% respectivamente. A su vez, la captura, marcaje y radioseguimiento de pollos de pocos días de vida por un lado y de pollos de un mes aproximado de edad por el otro, permitió calcular las correspondientes tasas diarias de supervivencia, a partir de las cuales se estimó que sólo entre el 16,2%-20,7% de los pollos llegaría con vida a los cinco meses de edad (Mateo-Moriones *et al.* 2012). En Málaga, tras el radioseguimiento de un único bando de once pollos, Duarte & Vargas (2004) observaron que sólo el 9% de los pollos sobrevivieron tras los diez primeros días tras la eclosión. En Francia, a partir del radioseguimiento de nueve bandos, Léonard & Reitz (1998) estimaron que las tasas de supervivencia de los pollos de alrededor de cuatro semanas fueron del 4% en una zona y del 47% en la otra.

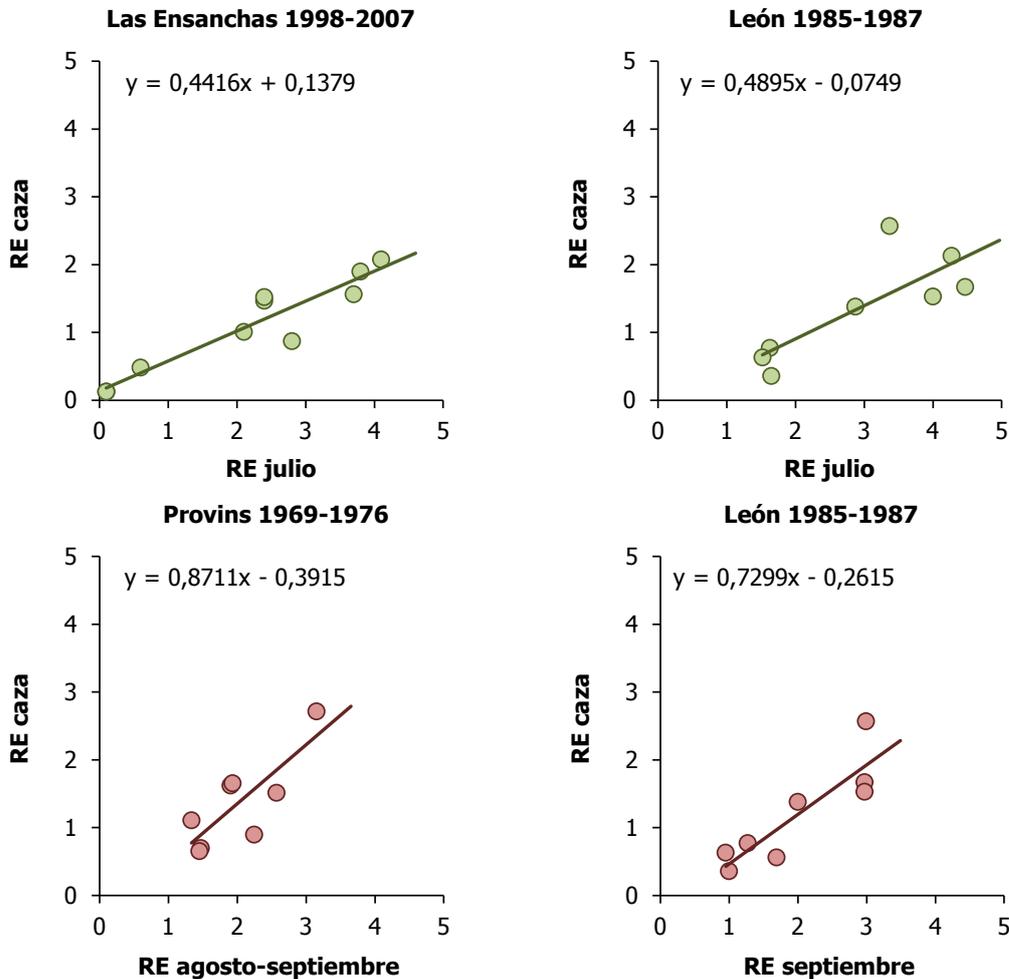
Todos esos resultados evidencian que las tasas de mortalidad de pollos y juveniles son superiores a la de los adultos, lo que podría explicar la disminución de la razón de edades desde julio hasta la temporada de caza. De hecho, al observar las pendientes de los modelos lineales de regresión entre la razón de edades previa a la caza y la razón de edades de las tablas de caza, se aprecia que los valores las razones de edades de las tablas de caza están más próximos a los valores de las razones de edades de agosto y/o septiembre (León y Provins), que a los valores de las razones de julio (León y Las Ensanhas) (Tabla 71 y Figura 82). Lo cual está en consonancia con una mortalidad diferencial de los ejemplares más jóvenes, que sería máxima en sus primeras semanas de vida y que se iría reduciendo paulatinamente a medida que éstos van creciendo.

**Tabla 71:** Modelos de correlación y regresión simple que estiman el grado de asociación y dependencia entre la razón de edades (RE) estimada en los censos de verano y la estimada en las jornadas de caza en diferentes áreas de estudio.

área de estudio	variable dependiente	variable independiente	N	r	R <sup>2</sup>	F	prob > F
Provins <sup>a</sup>	RE caza	RE agosto-septiembre	8	0,80	0,65	11,01	0,0160
León <sup>b</sup>	RE caza	RE julio	8	0,81	0,65	11,10	0,0158
		RE septiembre	8	0,88	0,78	21,04	0,0037
Las Ensanhas <sup>c</sup>	RE caza	RE julio	10	0,94	0,89	61,73	0,0000

**a:** Birkan 1977b; **b:** Lucio 1989; **c:** Potts 2012 datos censos estivales, presente estudio datos tablas de caza

**Figura 82:** Representación gráfica de los modelos de regresión simple que estiman el grado de asociación y dependencia entre la razón de edades (RE) estimada en los censos de verano y la estimada en las jornadas de caza en diferentes áreas de estudio.



Respecto a la selectividad de la caza sobre alguno de los sexos, los mismos autores que consideran que los adultos son más vulnerables a la caza que los juveniles, también señalan que los machos lo son más que las hembras, concretamente los machos adultos, sobre todo en la modalidad de ojeo. Sexar la perdiz puede resultar difícil incluso con el ejemplar en la mano, por lo que apenas se conocen datos de las razones de sexos en los censos estivales y por tanto no se pueden comparar con los de las tablas de caza. Birkan (1977b) es de los pocos que comparó las razones de sexos en ambos periodos. En Witry-les-Reims estimó que el promedio de la razón de sexos en los censos estivales era 1,07 y que el de las tablas de caza (al salto) era 1 para los adultos y 0,69 para los juveniles. En Provins (caza en ojeo), los promedios fueron 1,24, 1,52 y 1,10 respectivamente. A partir de estos resultados, concluyó que mientras la caza al salto no seleccionaba ningún sexo, la caza en ojeo seleccionaba a los machos adultos. El argumento para justificar la selectividad de la caza continúa siendo el mismo: el comportamiento solitario de los machos adultos durante el periodo de caza los hace más vulnerables, por lo que proporcionalmente, se abaten más machos que hembras.

Para los autores que apuestan por la selectividad de la caza sobre los machos adultos, ésta explicaría el excedente de machos que frecuentemente se observa en los datos procedentes de las tablas de caza. Sin embargo, otros estudios (Ricci 1985, Nadal 1994) consideran que esa desproporción entre sexos no se debe a la selectividad de la caza sino a una mayor mortalidad de las hembras adultas durante el periodo de incubación y de las hembras juveniles en el periodo de dispersión. Precisamente, Buenestado *et al.* (2009), mediante el radioseguimiento de perdices adultas a lo largo de nueve meses (desde abril a

diciembre) en un coto de Cádiz, situado en una zona de elevada densidad de perdices donde se practica la modalidad de ojeo, detectó que la tasa de supervivencia de los machos era significativamente superior a la de las hembras.

En resumen, la ausencia de resultados significativos que demuestren la hipótesis de la selectividad de la caza, sumada a la existencia de resultados que avalan estadísticamente la hipótesis contraria, tanto en la perdiz roja como en otros galliformes, nos ha llevado a escoger la opción de la no selectividad de la caza. Por lo que en este estudio, se ha considerado que los resultados procedentes de las tablas de caza, reflejan el estado real de las poblaciones durante los meses en los que son objeto de estudio.

### La estructura poblacional en el conjunto del periodo de estudio

Las razones de edades y sexos son descriptores del estado de una población, de si hay o no hay equilibrio. Además la razón de edades nos informa sobre la tendencia poblacional, es decir si está en declive, se mantiene o aumenta. Por su parte, la razón de sexos nos advierte sobre la productividad potencial de la poblacional, en función de si ésta es menor, igual o mayor que la esperada para la proporción de un macho por cada hembra (Nadal 1998).

Las razones de edades y sexos globales, estimadas a partir los datos acumulados de una serie más o menos larga de temporadas de caza, además de incrementar el tamaño de muestra, aportan información complementaria a la obtenida a través de las razones anuales de cada temporada de caza. Esto puede resultar útil a la hora de tomar decisiones de gestión (Nadal *et al.* 2001). Las razones de una determinada temporada de caza no tienen por qué coincidir con las razones globales. Estas últimas, al acumular datos de varios años pueden amortiguar resultados de tendencias contrarias o fortalecer resultados de la misma tendencia. Las razones globales, al abarcar una escala de tiempo más amplia, nos permiten conocer el estado de la población más allá de los posibles desequilibrios anuales. Por ejemplo, a lo largo de los 14 años de estudio, la población de Las Ensanhas ha compensado años de productividad media (razones de edades de 1,5-2) con años de productividad baja o muy baja (razones de edades 0,12-0,87). De modo que no conviene extraer conclusiones precipitadas a partir de los resultados de una sola temporada de caza, pues éstos pueden describir una situación muy distinta a la real. No obstante, tampoco deben perderse de vista los resultados anuales, pues se puede llegar a un mismo valor de razón global a partir de situaciones muy distintas. Por ejemplo, un valor global de 1 se puede obtener acumulando razones anuales muy próximas a ese valor (ver la opción a de la Tabla 72) o compensando razones muy alejadas de ese valor. A su vez, esas compensaciones pueden estar intercaladas o concentradas al principio o al final del periodo de estudio (ver las opciones b, c y d de la Tabla 72 respectivamente), lo que podría describir una población estable, en expansión o en retroceso y todo ello con el mismo valor global.

**Tabla 72:** Ejemplo hipotético de dinámicas poblacionales distintas en poblaciones con un mismo valor de razón de edad global

razón de edad: valores anuales y valor global acumulado											
opción	año 1	año 2	año 3	año 4	año 5	año 6	año 7	año 8	año 9	año 10	global
a	0,94	1,04	1,02	0,99	0,96	1,03	1,06	0,97	0,98	1,01	1,00
b	0,25	2,13	1,35	0,54	2,09	0,67	0,74	2,33	0,57	1,69	1,00
c	0,25	0,54	0,57	0,67	0,74	1,35	1,69	2,09	2,13	2,33	1,00
d	2,33	2,13	2,09	1,69	1,35	0,74	0,67	0,57	0,54	0,25	1,00

### La razón de edades

La perdiz roja es una especie de estrategia *r* que se caracteriza demográficamente por su alta tasa de renovación (50-300%), pequeña longevidad y esperanza de vida (3 y 1,5 años), gran número de individuos (densidades altas de 1 perdiz/ha), pequeño periodo de cuidados parentales (4 meses), corto periodo hasta la madurez sexual (ocho meses), elevado porcentaje de fecundidad (más del 95%), amplias fluctuaciones del número total de individuos (50-30%), gran capacidad de adaptación a diversos medios (0-2000 m de altitud), gran potencial de recuperación después de situaciones adversas y plasticidad genética que posibilita su adaptación (Nadal 2005).

Dado su elevado potencial reproductor, la razón de edades esperada para la perdiz roja es mayor que uno. Sin embargo, la hipótesis de referencia utilizada ha sido 1:1, ya que es el valor esperado de la distribución al azar de las dos clases de edad de los individuos, además tiene sentido ecológico, pues es el valor mínimo necesario para la renovación de la población. No hay que olvidar que la producción de excedentes de individuos propios de la estrategia  $r$  está contrarrestada por la presión de los depredadores que ejercen una acción contraria consumiendo esos excedentes poblacionales (Nadal 1994).

Cuando la razón de edades es menor que 1, la población no es capaz de renovar el total de sus individuos adultos, lo que normalmente coincide con la disminución de la densidad de las poblaciones, por lo que se aconseja no cazar. Si la razón de edad es igual a 1 la población se mantiene estable y produce suficientes excedentes como permitir algunas capturas, aunque moderadas, que no superen más del 20% de la población de otoño. Si la razón de edades es mayor que 1, la población produce excedentes y se puede cazar, estableciendo un número de capturas proporcional a la razón de edad (Birkan 1979, citado por Nadal 1994). En Las Ensancharas, la razón de edades global, obtenida con el conjunto de las 14 temporadas de estudio, es prácticamente 1 (1,07). Este valor es suficiente para que los adultos sean sustituidos anualmente por los juveniles y confirma la estabilidad de la población. En la mayoría de datos de la bibliografía, ya sean de poblaciones francesas, portuguesas o españolas, la razón global de edades presenta valores significativamente mayores a 1, lo que suele ser propio de poblaciones estables o en expansión (Nadal *et al.* 2001). Tan sólo las poblaciones de Huesca del periodo 1983-87 y las de la montaña de Palencia, presentan razones de edades significativamente menores que 1 (Tabla 73). En el caso de Huesca, la reducida tasa de renovación concuerda con el descenso de la densidad de las poblaciones (Nadal *et al.* 1990, 1992), asociados no tan sólo a los efectos de una climatología adversa que ocasiona la escasez de recursos, sino también a la degradación de los hábitats de la especie y a la ausencia de la gestión científica de sus poblaciones (Nadal *et al.* 1996). En el caso de Palencia, el reducido tamaño de muestra y de años de estudio no permite una interpretación comparable a la de las otras áreas de estudio. Desconocemos si la baja productividad registrada se debe simplemente a los efectos de una climatología adversa durante los dos últimos años del periodo de estudio, o por el contrario, responde a un verdadero retroceso de la población.

La razón de edades es un índice que refleja la tendencia de una población en función de la tasa de renovación de los individuos adultos. Por eso se usa para determinar el porcentaje de capturas que se puede extraer de cada terreno de caza (Larson & Taber 1980, citados por Nadal 1994). Sin embargo hay que ser muy cauteloso con la interpretación de la razón de edades, pues una población puede aumentar, disminuir o estar estable sin variar sus razones de edades o sexos (Nadal 2005). Un aumento o un descenso en la tasa de mortalidad que afectase por igual a todas las clases de edad no modificaría la razón de edades, pero sí la densidad (Caughley 1974). En Las Ensancharas, se puede afirmar que la población permanece más o menos estable, pues el equilibrio de la razón de edades está en consonancia con los datos de abundancia obtenidos a partir de los rendimientos de caza, que pese a las oscilaciones interanuales no señalan ningún tipo de tendencia ascendente o descendente a lo largo de los 14 años de estudio ( $N=14$ ;  $R^2=0,02$ ;  $F=0,29$ ;  $p<0,60$ ).

El valor global de la razón de edades de Las Ensancharas está muy próximo a 1, lo que indica que la tasa de renovación no es elevada. No es de extrañar que una población de alta densidad como ésta, tenga una productividad baja o moderada. De lo contrario, la población acabaría saturando el hábitat disponible. En la finca se realiza una constante gestión del hábitat con objeto de garantizar alimento y refugio a las perdices durante todo el año, sobre todo en los periodos más críticos de su ciclo biológico. Ese manejo permite aumentar considerablemente la disponibilidad de hábitat favorable, pero el incremento de la capacidad de carga de la finca tiene un límite, como la de cualquier territorio a pesar de lo bien gestionado que esté, por lo que la población no puede crecer indefinidamente. Es conocido que para una misma calidad de hábitat, las poblaciones de alta densidad son menos productivas que las de densidad media, pues existen factores naturales de regulación que operan frenando la productividad de la población, para que ésta no sobrepase la capacidad de carga (Nadal 1998). Ricci (1985) evaluó la influencia del aumento de la densidad en dos poblaciones del Suroeste francés, una con casi el doble de densidad primaveral que la otra. Observó que en la población más densa el número de jóvenes por adultos era inferior al observado en la población menos densa y que el número de adultos sin jóvenes era mayor, sin embargo no detectó diferencias en el tamaño de las puestas o en las tasas de eclosión entre ambas poblaciones. También

Lucio (1989) señaló que en densidades elevadas, la tasa de reproducción y la tasa de reclutamiento disminuyen a causa de una regulación demográfica dependiente, destinada a evitar la competencia intraespecífica.

**Tabla 73:** Contrastes de las razones de edades y sexos observadas respecto a la estructura hipotética 1:1 en el conjunto del periodo de estudio de las poblaciones de perdiz en diferentes áreas de estudio.

área de estudio	periodo de estudio	N	RE	RST	RSJ	RSA
Provins, Centro-Norte F <sup>b</sup>	1968-76	3079	>1 ****	>1 ****	>1 ns	>1 ****
Pays de Loire, Oeste F <sup>c</sup>	1973-75	101	>1 ****			
Massif Central, Centro-Sur F <sup>c</sup>	1974-75	19	>1 ns			
Midi-Mediterráneo, Sureste F <sup>c</sup>	1973-75	179	>1 ***			
Aude y Hérault, Sureste F <sup>e</sup>	1979-86	2982	>1 ****	>1 ***	>1 **	>1 **
Región Aquitaine, Suroeste F <sup>c</sup>	1973-75	60	>1 *			
Sur Portugal <sup>a</sup>	1969			>1 ns		
Sur Portugal <sup>d</sup>	1978-83	718	>1 ****	<1 *	<1 **	≈1 ns
Vale de Perditos, Sur P <sup>l</sup>	2011	693	>1 **			
León, RNC Riaño <sup>f</sup>	1985-86	140	>1 ***	>1 ns		
León <sup>g</sup>	1984-88	1581	>1 ****	>1 **	≈1 ns	>1 ****
montaña	1985-86	233	>1 ns	>1 ns	>1 ns	>1 ns
transición	1985-87	118	>1 **	>1 ns	<1 ns	>1 ns
llanura	1985-88	1129	>1 ****	>1 **	>1 ns	>1 ***
Palencia <sup>k</sup>	1993-97	362	<1 **	<1 ns	<1 ****	>1 *
Burgos <sup>m</sup>	1997-11	5074	>1 ****	>1 **	≈1 ns	>1 ****
hábitat de calidad alta	1997-11	3664	>1 ****	>1 **	≈1 ns	>1 ***
hábitat de calidad media	1997-11	1165	>1 ****	≈1 ns	≈1 ns	>1 ns
hábitat de calidad baja	1997-05	240	>1 **	>1 ns	≈1 ns	>1 ns
Soria <sup>m</sup>	1997-10	5132	>1 ****	>1 ****	>1 ****	>1 ****
macrohábitat A	1997-09	642	>1 ****	>1 **	>1 ns	>1 *
macrohábitat B	1997-09	1644	>1 ****	>1 **	>1 *	>1 *
macrohábitat C	1997-05	940	>1 ****	>1 ****	>1 ***	>1 ****
macrohábitat D	1997-10	1794	>1 ****	>1 **	>1 ns	>1 **
Azuara, Sur Zaragoza <sup>j</sup>	1984-87	1342	>1 ****	<1 *	<1 **	≈1 ns
Huesca <sup>i</sup>	1983-87	1381	<1 ****	>1 ****	>1 ns	>1 ****
alrededores Huesca	1985-87	712	<1 **	>1 *	≈1 ns	>1 ***
Bajo Cinca	1983-87	669	<1 *	>1 ***	>1 ns	>1 **
Huesca <sup>m</sup>	1997-11	2282	>1 ****	<1 *	<1 ****	>1 ns
transición	1997-11	777	>1 ****	≈1 ns	<1 *	>1 **
semiárida	1997-11	1505	>1 ****	<1 **	<1 ***	≈1 ns
Cuenca <sup>m</sup>	1998-04	824	>1 ****	>1 ns	≈1 ns	>1 **
Las Ensanclas, Sureste C. Real <sup>m</sup>	1998-11	13813	>1 ***	>1 ****	≈1 ns	>1 ****
Orihuela, Sur Alicante <sup>h</sup>	1988-90	560	<1 ns	>1 ***	>1 ns	>1 ***

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos

**área de estudio:** Francia se abrevia F y Portugal P. Los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones: a: Vizeu-Pinheiro 1969; b: Birkan 1977b; c: Treussier & Fouquet 1978; d: Ruela & Barbosa 1983 (citados por j); e: Pépin *et al.* 1985 y Ricci *et al.* 1987 y 1988 (citados por j); f: Llamas de Juan y Lucio 1988; g: Lucio 1989; h: Peiró 1992; i: Nadal 1994; j: Nadal 2001; k: Junco 2002; l: Livreiro 2012; m: presente estudio

**Nota:** los datos de Provins corresponden a poblaciones de perdiz pardilla, el resto a poblaciones de perdiz roja

En las poblaciones de alta densidad, la productividad potencial real suele ser inferior a la productividad potencial teórica, pues aunque el número de parejas establecidas en el territorio en el periodo reproductor sea elevado, el número de parejas que realmente llega a reproducirse no tiene por qué serlo, sobre todo si el número de interacciones agonísticas entre ellas es elevado (Green 1983). Desconocemos cuales son los mecanismos que intervienen en el proceso de regulación de la población de Las Enanchas, aunque probablemente se trate de la combinación e interacción de varios factores, ya sean extrínsecos como la meteorología, la depredación, el parasitismo, la cantidad de alimento, la disponibilidad de hábitat favorable, o intrínsecos como la competencia intraespecífica, el comportamiento agresivo o la dispersión (Rabinovich 1978, Margalef 1986).

### **Las razones de sexos**

El patrón general del comportamiento reproductor de la perdiz roja es la monogamia (Cramp & Simmons 1980). Aunque hay estudios en los que se han detectado cópulas extra-pareja, que sugieren que los fuertes vínculos de las parejas observados en el campo no se deben a un comportamiento monógamo real, sino a fuerte vigilancia de la pareja por parte del macho (Casas *et al.* 2008). Según Ricci (1985), la perdiz roja tiene un comportamiento reproductor monógamo en condiciones de densidad media, pero por encima de un cierto umbral de densidad, a las perdices les resulta muy difícil defender un territorio y adquirir un compañero, entonces las parejas pasan de una estrategia de espaciamiento en el territorio a una de solapamiento, y la monogamia da paso a la promiscuidad sexual.

Aunque puedan existir cambios en los ejemplares que constituyen la pareja, ésta es la agrupación más frecuente durante el periodo reproductor (Calderón 1983, Braza *et al.* 1985, Tavares *et al.* 2001, Junco 2002). Eso, unido al hecho de que los dos sexos incuban en condiciones naturales (Bump 1958, Cramp & Simmons 1980, Calderón 1983, Green 1984a, Casas *et al.* 2009) nos permite considerar que la pareja constituye el núcleo reproductor más importante. Por lo que cabe esperar que las poblaciones presenten razones de sexos equilibradas. Por ello, la hipótesis de referencia utilizada ha sido 1:1, que a su vez es el valor esperado según la distribución de los individuos de los dos sexos al azar.

La **razón de sexos total** es un indicativo del estado de equilibrio de la población y de su productividad potencial, de manera que cuando el número de machos es superior al de hembras, la productividad potencial de la población es reducida y cuando sucede lo contrario, la productividad potencial de la población es elevada (Nadal 1998). Aunque como se ha comentado anteriormente, una productividad potencial elevada no siempre se traduce en una productividad real elevada.

La razón de sexos total de Las Enanchas (1,21) es significativamente mayor que 1, al igual que sucede en las poblaciones de la mayoría de las áreas de estudio de referencia evaluadas, como la de perdiz pardilla de Provins y las de perdiz roja de Aude y Hérault, León (total provincial y sector llanura), Burgos (total provincial y sector de alta calidad de hábitat), Soria (total provincial y los cuatro sectores), Huesca durante 1983-87 (total provincial, alrededores de Huesca y Bajo Cinca) y Alicante. También hay poblaciones con razones similares a 1, pero tras descartar de la comparación las poblaciones de reducido tamaño muestral y/o corto periodo de estudio (Portugal<sup>a</sup>, Palencia, RNC Riaño, sectores de transición y montaña de León, zona de baja calidad de hábitat de Burgos), su número es bastante reducido. Es el caso de las poblaciones del sector de alta calidad de hábitat de Burgos, la zona de transición de Huesca y Cuenca. Lo menos habitual es que la razón sea menor que 1, tal y como sucede en las poblaciones del Sur de Portugal<sup>d</sup>, Azuara y Huesca (total provincial y zona semiárida).

En Las Enanchas, la razón de sexos total mayor que 1 se asocia con una población estable. Sucede lo mismo en otras poblaciones estables como las de Aude y Hérault o las de la llanura de León, pero también ocurre en poblaciones en declive como las de Huesca (Nadal 2001). Por ello, la razón de sexos totales debe interpretarse siempre de manera conjunta con la razón de edades y la densidad.

La razón de sexos total es resultado del promedio ponderado entre las razones de sexos de los juveniles y de los adultos. Cronológicamente, la razón de sexos de los adultos es previa a la razón de sexos de los juveniles, pues estos últimos se incorporan más tarde a la población. Por ello, lo lógico es evaluar qué efecto ejerce la razón de sexos de los juveniles sobre la razón de sexos total, una vez combinada con la

razón de sexos de los adultos. Si su influencia es nula o escasa, el equilibrio o desequilibrio de la razón de sexos de los adultos coincidirá con el de la razón de sexos total. Si por el contrario, su influencia es relativamente importante, será capaz de modificar la razón de sexos total. Aunque dejando a un lado la cuestión cronológica de las razones, no hay que olvidar que en términos matemáticos, el mayor o menor peso de la razón de sexos de los juveniles o de los adultos en la razón de sexos total estará determinado por el tamaño de muestra de cada grupo de edad. De manera que cuando hay más juveniles que adultos, el peso de la razón de sexos de los juveniles en la razón de sexos total es mayor que el de la razón de sexos de los adultos, aunque ésta última sea previa, y cuando predominan los adultos sucede lo contrario.

Cuando los desequilibrios de la razón de sexos de los adultos y de los juveniles tienen el mismo sentido, coinciden con los de la razón de sexos total. Pero si van en sentido contrario, los valores de una razón pueden contrarrestar los de la otra, provocando que la desproporción final de la razón total disminuya (amortiguación), o llegue incluso a desaparecer (compensación). Por eso hay que ser muy cauteloso con la interpretación de la razón de sexos total. Las combinaciones teóricas posibles de las tres razones de sexos son muy numerosas (Tabla 74), aunque bastantes de ellas carecen de sentido matemático. Por ejemplo, cuando las razones de sexos de los adultos y los juveniles presentan un sesgo favorable hacia un sexo determinado, no es posible que la razón de sexos total lo presente hacia el sexo contrario (casos 9 y 19 de la Tabla 74). Si la razón de sexos de uno de los dos grupos de edad está equilibrada y la del otro grupo presenta un sesgo favorable hacia uno de los sexos, la razón de sexos total no puede estar sesgada hacia el sexo contrario (casos 6, 8, 20 y 22 de la Tabla 74). Cuando las razones de sexos de los adultos y de los juveniles presentan un sesgo favorable hacia el mismo sexo, es imposible que la razón de sexos total no lo haga (casos 10 y 18 de la Tabla 74). Otras combinaciones sólo tienen sentido si están limitadas estadísticamente por el tamaño de muestra. Esto sucede cuando las razones de sexos de los adultos y de los juveniles no presentan diferencias significativas respecto a la situación de equilibrio, pero la razón de sexos total sí lo hace (opciones 5 y 23 de la Tabla 74). De las 17 combinaciones restantes, sólo seis de ellas se han observado en las poblaciones de perdiz roja evaluadas. En tres de esas opciones, el efecto de la razón de sexos de los juveniles es relevante, pues es capaz de modificar el equilibrio previo de la razón de sexos de los adultos, decantando a la razón de sexos total hacia un equilibrio favorable a las hembras (opción 4 de la Tabla 74), o llega a compensar el desequilibrio de la razón de sexos de los adultos, logrando una razón de sexos total equilibrada (opciones 16 y 17 de la Tabla 74). En las otras tres opciones registradas, el efecto de la razón de sexos de los juveniles no modifica el resultado previo de la razón de sexos de los adultos, ya sea una situación de equilibrio (opción 14 de la Tabla 74) o de desequilibrio (opciones 26 y 27 de la Tabla 74).

**Tabla 74:** Combinaciones teóricas posibles de las tres razones de sexos.

opción	RST	RSA	RSJ	opción	RST	RSA	RSJ	opción	RST	RSA	RSJ
(1)	<1	<1	<1	(10)	no ≠ 1	<1	<1	(19)	>1	<1	<1
(2)	<1	<1	no ≠ 1	(11)	no ≠ 1	<1	no ≠ 1	(20)	>1	<1	no ≠ 1
(3)	<1	<1	>1	(12)	no ≠ 1	<1	>1	(21)	>1	<1	>1
(4)	<1	no ≠ 1	<1	(13)	no ≠ 1	no ≠ 1	<1	(22)	>1	no ≠ 1	<1
(5)	<1	no ≠ 1	no ≠ 1	(14)	no ≠ 1	no ≠ 1	no ≠ 1	(23)	>1	no ≠ 1	no ≠ 1
(6)	<1	no ≠ 1	>1	(15)	no ≠ 1	no ≠ 1	>1	(24)	>1	no ≠ 1	>1
(7)	<1	>1	<1	(16)	no ≠ 1	>1	<1	(25)	>1	>1	<1
(8)	<1	>1	no ≠ 1	(17)	no ≠ 1	>1	no ≠ 1	(26)	>1	>1	no ≠ 1
(9)	<1	>1	>1	(18)	no ≠ 1	>1	>1	(27)	>1	>1	>1

**RST:** razón de sexos total; **RSA:** razón de sexos de los adultos; **RSJ:** razón de sexos de los juveniles

**Nota:** no≠1 indica que la razón no presenta diferencias significativas respecto a la razón hipotética 1:1, <1 que es significativamente inferior a ésta, y >1 que es significativamente superior

En Las Ensanhas, el equilibrio de la razón de sexos de los juveniles (1,01) sólo amortigua ligeramente el desequilibrio significativo de la razón de sexos de los adultos (1,47), obteniéndose un valor de la razón de sexos total (1,21) inferior al de la razón de sexos de los adultos, pero que continúa siendo significativamente mayor que 1 (opción 26 de la Tabla 74). Este efecto de amortiguación es el que se repite con mayor frecuencia en las poblaciones de referencia evaluadas. Se ha observado tanto en las poblaciones de perdiz pardilla francesa de Provins, como en las poblaciones de perdiz roja de León (total provincial y sector llanura), Burgos (total provincial y sector de alta calidad de hábitat), sectores A y D del

área de estudio de Soria, Huesca durante 1983-87 (total provincial, alrededores de Huesca y Bajo Cinca) y Alicante.

La siguiente situación observada con mayor frecuencia en las áreas de referencia, es aquella en la que el desequilibrio de la razón de sexos de los juveniles (sesgo favorable a las hembras) sí es capaz de modificar el equilibrio previo de la razón de sexos de los adultos, provocando que la razón de sexos total también presente ese sesgo favorable a las hembras (opción 4 de la Tabla 74). Se ha observado en las poblaciones de Portugal<sup>d</sup>, Azuara y Huesca 1997-11 (total provincial y sector semiárido), y describe las únicas ocasiones en los que la razón de sexos total es significativamente inferior a 1. También hay casos, como el de las poblaciones francesas de Aude-Hérault y las de Soria (total provincial, sectores B y C) en los que tanto los adultos como los juveniles presentan un desequilibrio a favor de los machos, que se traduce en una razón de sexos totales significativamente superior a 1 (opción 27 de la Tabla 74). Las situaciones de compensación son mucho más escasas, se trata de los casos en los que la razón de sexos totales está equilibrada, después de que la razón de sexos de los juveniles haya neutralizado las desproporciones parciales de la razón de sexos de los adultos. Esto sucede en las poblaciones de Cuenca, en las que el equilibrio de la razón de sexos de los juveniles compensa el desequilibrio de la razón de sexos de los adultos (opción 17 de la Tabla 74). También ocurre y de manera más extrema, en las poblaciones de Palencia y en las del sector de transición del área de estudio de Huesca, donde el predominio de las hembras juveniles logra compensar la desproporción a favor de los machos adultos (opción 16 de la Tabla 74). Finalmente, también se ha observado que hay casos en los que ninguna de las tres razones de sexos difiere significativamente de la proporción hipotética de 1:1 (opción 14 de la Tabla 74). Es el caso de las poblaciones de los sectores de montaña y transición de León, y los de calidad de hábitat baja y media de Burgos. A excepción de éste último, el tamaño de muestra es bastante pequeño, lo que provoca que sea más difícil detectar diferencias significativas en las razones, no tanto en la razón de sexos totales, pero sí en las razones de sexos de los juveniles y de los adultos (Tabla 73).

En resumen, la mayoría de las poblaciones evaluadas amortiguan o compensan los desequilibrios entre sexos de los adultos a través del equilibrio o desequilibrio (en sentido contrario) de sexos de los juveniles. La desproporción significativa entre machos y hembras adultos resulta más frecuente que la de machos y hembras juveniles. Mientras la primera siempre describe un predominio de machos adultos, la segunda señala un predominio de machos juveniles en algunas ocasiones, y de hembras juveniles en otras. Sólo cuando la desproporción es favorable a las hembras juveniles, puede amortiguarse o compensarse el desequilibrio de la razón de sexos de los adultos, ya que ésta siempre es favorable a los machos adultos.

La razón de sexos total es una herramienta útil para la gestión de las poblaciones, porque informa de la estructura total de sexos de forma exacta. Pero necesita complementarse con la precisión de la información que proporcionan las razones de sexos de los juveniles y los adultos. Éstas son las que aportan información de los segmentos de los grupos de edades, y por tanto son las que permiten diseñar actuaciones más precisas sobre los problemas concretos de la población (Nadal 1994).

La **razón de sexos de los juveniles** de Las Ensanhas (1,01) no presenta diferencias significativas respecto a la proporción 1:1. Este es el resultado observado con mayor frecuencia en las áreas de referencia evaluadas. Tanto en las poblaciones de los periodos de estudio más antiguos como en los contemporáneos. Al primer grupo corresponden las poblaciones de perdiz pardilla de Provins y las de perdiz roja de León (provincial y sector llanura), Huesca 1983-87 (provincial y sectores alrededores de Huesca y Bajo Cinca) y Cuenca. Al segundo grupo pertenecen las poblaciones de Burgos (provincial y sectores de alta y media calidad de hábitat) y las del sector D de Soria. Aunque es menos usual, también hay poblaciones que presentan razones sesgadas hacia alguno de los sexos. En los periodos de estudio más antiguos, se observan sesgos favorables a las hembras en las poblaciones de Portugal y Azuara, y favorables a los machos en la de Aude-Hérault. En los estudios más recientes, las poblaciones de Huesca (provincial y zonas de transición y semiárida) presentan una mayor proporción de hembras juveniles, mientras que las poblaciones de Soria (provincial y sectores B y C) señalan un predominio de machos juveniles.

Estos resultados contrastan con los de la **razón de sexos de los adultos**, que sí presenta diferencias significativas respecto a la proporción 1:1, tanto en Las Ensanhas (1,47) como en la mayoría de áreas de

estudio de referencia. Esas diferencias significativas siempre revelan un sesgo favorable a los machos adultos. Son muy poco habituales las poblaciones que presentan una razón de sexos de los adultos equilibradas. En los periodos de estudio más antiguos, sólo se ha observado en las poblaciones de Portugal y Azuara. En los estudios actuales, se ha advertido únicamente en las poblaciones del sector de calidad media del hábitat de Burgos y en las poblaciones de Huesca (provincial y zona semiárida).

A partir de los datos de las tablas de caza sólo se puede calcular la razón de sexos de los juveniles y de los adultos. Pero además existe un tercer grupo, la razón de sexos primaria, que es la proporción de machos y hembras en el momento de la concepción. Aunque no es exactamente lo mismo, en su lugar suele emplearse la proporción de sexos en el nacimiento. Mientras ésta última sólo considera el sexo de los pollos recién eclosionados, la primera también tiene en cuenta el sexo de los embriones que no han llegado a nacer. La razón de sexos primaria (embriones), secundaria (juveniles) y terciaria (adultos) permanecerán iguales únicamente si las tasas de mortalidad de machos y hembras transcurren paralelamente durante el periodo prenatal y postnatal. Sin embargo, lo más habitual es que las tasas de mortalidad de machos y hembras difieran en las distintas etapas de su vida. Estas diferencias pueden estar causadas por factores genéticos, fisiológicos o ambientales. Éstos últimos son los responsables de las diferencias entre las razones de sexos secundarias y terciarias de muchas especies, y consisten principalmente en una vulnerabilidad diferencial de machos y hembras frente a determinados peligros (Mayr 1939).

En la perdiz roja, el equilibrio o desequilibrio de la **razón de sexos de los juveniles** de las tablas de caza podría explicarse por el sesgo inicial de la razón de sexos primaria, o por una mortalidad diferencial de los dos sexos, desde el nacimiento de los pollos hasta que éstos son capturados en la temporada de caza, o lo que es más probable, por una combinación de ambos factores.

El control facultativo de la razón de sexos primaria por parte de los progenitores, se ha convertido en un foco importante en la biología evolutiva de las aves en los últimos años. Ewen *et al.* (2004) tras una revisión meta-analítica de los estudios publicados hasta esa fecha, consideraron que éstos no mostraban ninguna variación más allá de lo que podría esperarse debido a errores de muestreo. Por lo que concluyeron que las hembras no eran capaces de controlar la asignación de sexo en su descendencia. Sin embargo, existen evidencias sobre la capacidad parental para ajustar la razón primaria de sexos de la descendencia, a través de mecanismos fisiológicos o señales ambientales (Pike & Petrie 2003, Alonso-Álvarez 2006, Rutkowska & Badyaev 2008). Un estudio reciente realizado con palomas bravías (*Columbia livia*) ha señalado que los niveles hormonales de plasma materno pueden afectar a varios mecanismos preovulatorios que afectan a la razón de sexos primaria. Esto señala que la razón de sexos primaria puede variar en función de las condiciones ambientales, ya que éstas influyen en la condición física de la madre, que a su vez afecta a la producción de esteroides maternos implicados en la reproducción y que se acumulan en el foliculo en desarrollo antes de la meiosis (Goerlich-Jansson *et al.* 2013). También se ha observado que en las especies con cuidados parentales, la razón de sexos secundaria puede manipularse mediante una inversión postnatal diferente para los dos sexos, que puede llevar a una mortalidad diferencial de machos y hembras (Lessels 2002, Leech *et al.* 2006, Griggio *et al.* 2009, Mainwaring *et al.* 2011). Aunque puede que esa mortalidad diferencial no sea adaptativa y provenga simplemente de la mayor vulnerabilidad de uno de los sexos a los parásitos, hormonas, escasez de alimentos, o a su diferente habilidad para extraer recursos de los padres (Clutton-Brock 1991, citado por Martínez-Benito 2013).

Se desconoce si en la perdiz roja existen mecanismos parentales de ajuste que puedan manipular la razón de sexos primaria (antes del nacimiento) o secundaria (después del nacimiento). En caso de haberlos, parece más lógico que los primeros tengan más peso que los segundos, pues los pollos de la perdiz son nidífugos y precociales. Esto significa que a pesar de que necesitan protección de los padres, sobre todo durante las dos-tres primeras semanas de vida, en las que todavía no pueden volar, no requieren tantos cuidados parentales como los de los pollos altriciales que no abandonan el nido hasta bastantes semanas después. Los pollos de la perdiz roja, aunque acompañados de cerca por sus padres, se alimentan por sí mismos desde el primer día. En estas circunstancias, parece más difícil que los padres puedan interferir activamente en la supervivencia selectiva de alguno de los sexos. Además, manipular la razón de sexos

secundaria no resulta una estrategia demasiado eficaz, energéticamente hablando, ya que supone perder recursos previamente invertidos (Myers 1978).

Los resultados de las razones de sexos juveniles obtenidas en las poblaciones de Las Ensanclas y de las otras áreas de estudio, describen principalmente situaciones de equilibrio, aunque también de sesgos favorables a cualquiera de los dos sexos. Frente a estos resultados, se nos plantean diferentes posibilidades de interpretación.

Una primera opción es que la razón de sexos primaria esté equilibrada. Si la mortalidad no fuera diferencial entre sexos, esa situación de equilibrio se mantendría hasta la razón de sexos de los juveniles. En cambio, si la mortalidad fuese diferencial, la razón de sexos de los juveniles estaría sesgada a favor de los machos o de las hembras, según la mortalidad de las hembras fuera superior o inferior a la de los machos respectivamente.

Otra posibilidad es que la razón de sexos primaria esté sesgada a favor de los machos. Este desequilibrio entre sexos se mantendría hasta la razón de sexos de los juveniles, siempre y cuando la mortalidad de los machos fuese igual o inferior a la de las hembras durante ese periodo. En el caso de que la mortalidad de los machos fuese superior a la de las hembras, el desequilibrio entre sexos podría desaparecer en la razón de sexos de los juveniles, e incluso quedar sesgado a favor de las hembras, en caso de que la mortalidad diferencial fuese lo suficiente elevada.

La tercera opción es que la razón de sexos primaria esté desequilibrada a favor de las hembras. Si la mortalidad diferencial durante los primeros meses de vida fuese muy baja o incluso nula, seguiría existiendo un sesgo favorable a las hembras. Si por el contrario, la mortalidad de las hembras fuera superior a la de los machos, la razón de sexos de los juveniles quedaría equilibrada, y si fuese muy superior, el sesgo sería favorable a los machos.

Los resultados obtenidos señalan que lo más habitual es que las poblaciones de perdiz roja presenten una razón de sexos de los juveniles equilibrada, tal y como sucede en Las Ensanclas. Esto significa que si la razón primaria de sexos no está sesgada, la mortalidad de machos y hembras juveniles desde un nacimiento hasta la temporada de caza debería ser muy similar, lo suficiente como para no alejar la proporción de sexos de la paridad. En los casos menos frecuentes en los que las razones de sexos de los juveniles están sesgadas, la supervivencia de uno de los dos sexos debería ser superior a la del otro. El problema está en que los sesgos no siempre se producen en el mismo sentido. En algunas poblaciones los machos juveniles serían más vulnerables que las hembras juveniles, y en otras sucedería lo contrario, lo que resulta algo difícil de interpretar.

Martínez-Benito & González-Solís (2007), tras un estudio interespecífico, señalaron que la mortalidad diferencial entre pollos machos y hembras de una misma puesta, mostraba una tendencia inversa respecto al grado de dimorfismo sexual en tamaño, lo que sugería que el sexo más grande sufría una mayor mortalidad. En el caso particular de los galliformes, la bibliografía señala que en algunas especies, los pollos machos presentan tasas de mortalidad superior a las de las hembras cuando los años son climatológicamente adversos y/o los alimentos son escasos. Esta mortalidad diferencial se ha observado en poblaciones de urogallo de las artemisas (*Centrocercus urophasianus*) de Montana en Norteamérica (Swenson 1986), en las de gallo lira (*Tetrao tetrix*) de Finlandia y Suecia (Lindén 1981a, Hörnfeldt *et al.* 2001) y en las de urogallo (*Tetrao urogallus*) de Escocia, Noruega, Finlandia (Moss 1980 citado por Swenson 1986, Wegge 1980, Lindén 1981a, Hörnfeldt *et al.* 2001). Todas ellas son especies con un elevado dimorfismo sexual en tamaño, en las que los machos son mucho más grandes que las hembras. Los autores atribuyen la mortalidad diferencial de los machos al hecho de que las tasas de crecimiento y los requisitos energéticos de los machos son más elevados que los de las hembras. Lindén (1981b) cuantificó en laboratorio la energía asimilada por los polluelos de urogallo durante el primer mes después de la eclosión, lo que le permitió calcular las tasas y curvas de crecimiento de machos y hembras. Comprobó que los machos presentaban mayores requerimientos de energía que las hembras, a las dos semanas de edad la diferencia era del 27% y a las cuatro semanas ya era del 37%. Además los machos presentaban un periodo de crecimiento mucho más largo que las hembras, de aproximadamente 100 y 55 días respectivamente. Los machos deben aprovechar al máximo la disponibilidad de los alimentos durante

el periodo libre de nieve, por eso los años en que este periodo se acorta y los alimentos son más escasos, tienen serios problemas para completar su crecimiento, siendo más vulnerables que las hembras. Sin embargo, en especies de galliformes monomórficos como la perdiz pardilla (*Perdix perdix*), se ha observado que la escasez de recursos no implica una mayor mortalidad de los machos (Swenson 1986). La perdiz roja es una especie que se encuentra en una posición intermedia entre ambos grupos de especies. Presenta un moderado dimorfismo sexual en tamaño, pues aunque los machos son de mayor talla que las hembras, su diferencia es mucho menos acusada que la de las especies dimórficas anteriores. A diferencia de éstas, en condiciones de ausencia o escasez de disponibilidad de recursos, Nadal (1994) considera que el menor tamaño de los pollos hembras de la perdiz roja, hace que éstas sean más vulnerables que los machos. Los pollos se ven obligados a incrementar los desplazamientos diarios para encontrar el alimento. En esos desplazamientos los pollos machos, de mayor capacidad física, pueden resistir trayectos más largos y competir ventajosamente por el alimento y defenderse más eficazmente de los depredadores. Por tanto cabe esperar que en condiciones adversas, la tasa de mortalidad de las hembras juveniles sea superior a la de los machos. Precisamente, Kalmbach & Martínez-Benito (2007) señalan que a nivel conductual, un mayor tamaño suele influir positivamente en la capacidad competitiva. Dependiendo de las circunstancias sociales, por ejemplo en grandes nidadas, la desventaja competitiva del sexo más pequeño puede pesar más que sus ventajas fisiológicas. Por lo que el sexo menor, que en la perdiz roja son las hembras, podría ser más vulnerable y presentar mayor mortalidad o retraso en el crecimiento que el sexo mayor.

De acuerdo a la teoría de Fisher (1930), una mortalidad diferencial de uno de los sexos durante el periodo de inversión parental, favorecería una asignación por sexo diferencial. Si los pollos de los dos sexos fueran igualmente costosos de producir, pero las hembras fuesen más propensas a morir, el coste promedio de un pollo hembra sería inferior al de un pollo macho. Esto favorecería un sesgo hacia las hembras en la razón de sexos primaria, para igualar la inversión total. Aunque la razón de sexos de los juveniles podría acabar sesgada a favor de los machos, debido a la mayor mortalidad de las hembras. También Smith (1980), en su teoría sobre la inversión sexual, señalaba que si para una inversión dada, la probabilidad de supervivencia es menor para uno de los sexos, la selección favorecería una mayor inversión en ese sexo. De modo que la mayor vulnerabilidad y mortalidad de las hembras juveniles de perdiz roja, podría apoyar la hipótesis de una razón de sexos primaria favorable a las hembras.

El dimorfismo sexual en tamaño no sólo está asociado con la mortalidad diferencial de los pollos de los dos sexos, también está relacionado con los sesgos de la razón primaria y secundaria de sexos. Myers (1978) consideraba que en las especies dimórficas, la limitación de recursos durante sucesivas generaciones podía seleccionar un sesgo de la razón de sexos primaria a favor del sexo menos costoso, que es el de talla más pequeña. Martínez-Benito & González-Solís (2007) evaluaron las razones de sexos a escala interespecífica, con datos procedentes de 83 especies pertenecientes a 12 órdenes. Detectaron una relación inversa significativa entre el grado de dimorfismo sexual en tamaño de las especies estudiadas y las razones primarias y secundarias de sexos. En ambas razones, la proporción de machos disminuía a medida que el índice de dimorfismo sexual aumentaba su sesgo hacia los machos. De manera que las especies dimórficas mostraban una mayor proporción del sexo más pequeño. Los autores atribuyeron ese tipo de asociación a las diferencias en los costes de producción o cría de los machos y hembras. Según ellos, los padres ajustan la razón de sexos de la descendencia a través de una producción diferencial, más que a través de una mortalidad diferencial, posiblemente por tratarse de un mecanismo menos costoso. De acuerdo con esto, en la perdiz roja, el moderado dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos, respaldaría las hipótesis de una razón primaria de sexos favorable a las hembras, que son el sexo menos costoso. Si el dimorfismo se considerase muy leve, también podría sustentar la hipótesis de una razón primaria de sexos equilibrada.

En resumen, una vez asumido que la vulnerabilidad y mortalidad de las hembras juveniles de perdiz roja es mayor que la de los machos, la única manera de explicar la diversidad de resultados obtenidos en la razón de sexos de los juveniles de las diferentes poblaciones evaluadas, es considerar que la razón de sexos primaria está sesgada a favor de las hembras. Tal y como sucede en la perdiz pardilla (*Perdix perdix*), especie en la que se ha comprobado, mediante técnicas histológicas, que la razón de sexos embrionaria estaba sesgada a favor de las hembras (Mottl 1970, citado por Lucio 1989). Una mortalidad diferencial de los pollos hembra, combinada con una razón de sexos primaria equilibrada o sesgada a

favor de los machos, difícilmente podría explicar una razón secundaria de sexos sesgada a favor de las hembras. Sin embargo, la mortalidad diferencial de las hembras, asociada a una razón de sexos primaria sesgada a favor de las hembras, sí permitiría interpretar todos los resultados obtenidos en las razones de sexos de los juveniles. Según la tasa de mortalidad diferencial fuera muy leve, moderada o elevada, la razón de sexos de los juveniles estaría sesgada a favor de las hembras, en equilibrio o sesgada a favor de los machos.

En Las Ensanclas, al igual que en la mayoría de áreas de referencia, las poblaciones presentan una razón de sexos juveniles equilibrada, que refleja una mortalidad diferencial moderada. Los sesgos detectados en algunas de las áreas de referencia, responderían a aumentos y descensos de las tasas de mortalidad diferencial, provocados posiblemente por las características del hábitat, la abundancia de depredadores y la benevolencia climática de los años del periodo de estudio. Esos factores inciden directa e indirectamente sobre la vulnerabilidad y mortalidad de las perdices, ya que actúan limitando la disponibilidad de recursos disponibles. Cuanto menos adversas sean las condiciones, la mortalidad diferencial será menos acusada. Para confirmar estas hipótesis, se necesitan estudios que evalúen en un número suficiente de puestas, las razones primarias de sexos y las tasas de mortalidad de los pollos macho y hembra durante los primeros meses de vida.

Respecto a la **razón de sexos de los adultos**, la bibliografía señala que en las aves silvestres, las razones de sexos terciarias desequilibradas son bastante comunes. Donald (2007) realizó una exhaustiva revisión de la razón de sexos de los adultos, a partir de más de 200 referencias que abarcaban 173 especies de una amplia gama de grupos taxonómicos, regiones y hábitats. Sus resultados señalaron que en 65% de los casos las razones diferían de la proporción 1:1, y que el 83% de esas desproporciones eran favorables a los machos. En promedio, los machos superaban a las hembras en un 30-35%. Por el contrario, las estimaciones de las razones de sexos de los juveniles, en general no diferían de la igualdad. Según el autor, las desproporciones entre sexos de los adultos se debían a las mayores tasas de mortalidad de las hembras entre las etapas de independencia y madurez sexual. La perdiz roja es una de esas especies en las que el sesgo favorable a los machos de la razón de sexos de los adultos (razón terciaria) se puede explicar por una mortalidad diferencial. Las hembras son más vulnerables que los machos en determinadas etapas de su vida, como son la dispersión y el periodo reproductor, sobre todo éste último.

En la mayoría de las aves, al contrario de lo que sucede en los mamíferos, las hembras se dispersan más que los machos. El hecho de que uno de los sexos sea más filopátrico que el otro evita la endogamia y favorece un mayor acceso a los compañeros y los recursos. Los machos se dispersan menos que las hembras porque son los que compiten por los recursos, concretamente por la adquisición del territorio de cría y por la selección de una hembra con la que aparearse (Greenwood 1980). En la perdiz roja, se ha comprobado que durante la primavera, los machos juveniles suelen establecerse en las proximidades de su lugar de nacimiento. De hecho, los machos juveniles procedentes de un mismo bando invernal suelen ocupar territorios vecinos, las interacciones agonísticas entre esos machos son menos frecuentes que las existentes entre machos de diferentes grupos invernales y además sus territorios están más solapados que los de los machos de diferentes grupos. En contraposición, las hembras juveniles suelen trasladarse a zonas mucho más alejadas (Green 1983, Ricci 1985). Esa mayor tasa de dispersión de las hembras aumenta su vulnerabilidad, pues los riesgos de depredación son más grandes cuanto más largos y numerosos son los desplazamientos, tal y como sucede en los territorios desconocidos, donde resulta más difícil encontrar alimento y refugio durante los primeros días de asentamiento (McCullough 1996). Las pérdidas de esas hembras juveniles (de ocho-diez meses de edad) que no logran establecerse en un nuevo territorio en primavera, se traducen en un sesgo favorable a los machos en la razones de sexos de los adultos de las tablas de caza de otoño e invierno.

El final del periodo reproductor es una etapa muy crítica para la supervivencia de las hembras, pues al estar al cuidado del nido y de los pollos, éstas son muy vulnerables a los depredadores y a los atropellos por maquinaria agrícola durante la cosecha (Potts 1980, Rands 1988, Lucio 1989, Ricci *et al.* 1990, Nadal 1994, Yanes *et al.* 1998, Bro *et al.* 2000b, Herranz *et al.* 2002, Casas & Viñuela 2010, Villanúa *et al.* 2011). Aunque la perdiz roja presente un comportamiento reproductivo de doble puesta, las hembras son las que más se implican en el cuidado del nido y de los pollos. No sólo la participación de las hembras en la

incubación es significativamente superior a la de los machos, sino que la proporción de machos que incuban, varía enormemente de un año a otro, en función de si las condiciones climáticas son o no favorables (Green 1984a, Casas *et al.* 2009, Potts 2012). Por ello, pese a la relativa implicación de los machos en los cuidados parentales, las hembras son el sexo más vulnerable. Durante los últimos días de la incubación y los primeros días del cuidado de los pollos, las hembras son muy reacias a moverse. Esto facilita que sean atrapadas por maquinaria agrícola o que sean capturadas por los depredadores, especialmente por carnívoros antropófilos durante la incubación y por rapaces y/o carnívoros durante el cuidado de los pollos, pues los progenitores se exponen sin dudar a los depredadores, para intentar salvar a su prole (Nadal 1994, 1995).

En Las Ensanclas, el impacto de la maquinaria agrícola sobre las hembras que están incubando o que están con pollos de corta edad, debería ser prácticamente nulo, ya que la finca ha subordinado la explotación agrícola a la explotación cinegética: hay parcelas que no se cultivan en varias temporadas, alrededor de los cultivos siempre se dejan unos metros de terreno para que crezcan plantas adventicias y haya insectos que puedan servir de alimento a los pollos en sus primeras semanas de vida; algunos años no se cosecha para que el grano sirva de alimento a las perdices y los conejos, los olivares no están arados, etc. Por todo ello y pese a la ausencia de un seguimiento específico de atropellos, no parece que las prácticas agrícolas de Las Ensanclas puedan aumentar significativamente la mortalidad de las hembras reproductoras.

Respecto a la depredación, no disponemos de datos sobre su impacto, pero es evidente que la población de perdiz de Las Ensanclas se ha convertido en los últimos años, en una valiosa fuente de alimentación de un amplio abanico de especies depredadoras, la mayoría de ellas protegidas. En la finca habitan, de forma puntual o habitual, casi todas las especies de reptiles, aves y mamíferos que se ha identificado como depredadoras de la perdiz roja (Calderón 1977, Donázar & Castián 1989, Yanes *et al.* 1998, Onrubia 2002, Duarte *et al.* 2008, Otero 2009). La finca, aparte de albergar nidos de especies emblemáticas como el águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*), también proporciona alimento a ejemplares procedentes de otros lugares. Tal y como señala Beatriz Sánchez del Programa de Conservación del águila imperial ibérica de SEO/Birdlife, Las Ensanclas es uno de los principales lugares de alimentación de ejemplares juveniles de águila imperial de la mitad sur de España. Se ha comprobado que ejemplares jóvenes anillados en Doñana, tras ser expulsados del nido a los ocho meses de edad, se ven obligados a buscar alimento fuera de la zona que sus progenitores ocupan y acaban alimentándose en esta finca de Ciudad Real (Corral 2007).

Aunque la perdiz roja aparece en los estudios de dieta de un amplio rango de depredadores, la presión que muchos de éstos ejercen sobre ella no es elevada. Esto se debe a que la mayoría son depredadores generalistas, con una alimentación muy amplia y variada, que consumen perdiz de manera ocasional, por lo que ésta parece en su dieta con una frecuencia bastante baja. No obstante, sí existen algunas rapaces que pueden presentar un consumo bastante elevado de perdiz roja, superior al 20% en especies como el águila real (*Aquila chrysaetos*), el águila calzada (*Hieraaetus pennatus*) y el águila de Bonelli (*Aquila fasciata*), y de hasta un 10% en especies como el busardo ratonero (*Buteo buteo*), el aguilucho lagunero (*Circus aeruginosus*), el aguilucho pálido (*Circus cyaneus*), el aguilucho cenizo (*Circus pigargus*), el azor (*Accipiter gentilis*), el gavilán (*Accipiter nisus*), el águila imperial (*Aquila adalberti*) y el búho real (*Bubo bubo*) (Mañosa 2002, Onrubia 2002, Valkama *et al.* 2005, Lloveras *et al.* 2014). Según las observaciones del ornitólogo Tom Gullick todas estas rapaces están presentes en Las Ensanclas (Otero 2009), por lo que es previsible que actúen con mayor o menor incidencia sobre la población de perdices y que cuando lo hagan sea sobre los individuos más vulnerables.

Un impacto probablemente mayor que el de las rapaces y otras especies protegidas, es el causado por los depredadores antropófilos (zorro, roedores y córvidos) y los depredadores domésticos asilvestrados (perro y gato), sobre todo durante la incubación (Nadal 1995, Yanes *et al.* 1998, Duarte *et al.* 1999, Duarte & Vargas 2001, Herranz *et al.* 2002). A pesar de que la guardería de la finca lleva a cabo un control de predadores mediante trampeo tradicional autorizado de perro y gato asilvestrados, zorro y urraca, es muy difícil minimizar su incidencia, pues son especies muy abundantes.

Además de la mayor vulnerabilidad de las hembras a la depredación, se ha comprobado que durante el periodo de la incubación y eclosión de los pollos, éstas son más susceptibles a contraer algunas enfermedades, principalmente enteritis bacterianas (Buenestado *et al.* 2009), lo que todavía aumenta más su mortalidad diferencial respecto a los machos.

En resumen, en la perdiz roja existe una mortalidad diferencial por sexo, a causa de la mayor vulnerabilidad de las hembras durante varias etapas de su ciclo biológico. Esto provocaría que el sesgo favorable a las hembras de la razón primaria fuera desapareciendo y cambiando de tendencia en las etapas postnatales, hasta llegar a una razón de sexos terciaria con mayor presencia de machos.

## ¿La estructura de la población cambia a lo largo de los años de estudio?

### La razón de edades

¿Cambia la razón de edades entre los años de estudio? La razón de edades de Las Ensanclas varía significativamente entre los años de estudio. El valor promedio de los 14 años es 1,09 y únicamente dos razones anuales no difieren de ese valor, mientras que seis están por encima, y otras seis están por debajo (Figura 36). Los resultados de la existencia de variabilidad interanual coinciden con los obtenidos para las poblaciones de perdiz pardilla de Provins, en el Centro-Norte de Francia y con los de las poblaciones de perdiz roja de la península Ibérica, tanto en el tercio Norte, como en el Centro-Sur. Las diferencias interanuales de las razones de edades se observan en prácticamente todas las áreas de estudio revisadas, así como en los diferentes sectores que las integran. Tan sólo en tres de las áreas de estudio de Francia (Pays de Loire, Region Aquitaine y Midi-Mediterráneo), no se han detectado diferencias en las razones de edades de los diferentes años de estudio. Esto puede deberse a su reducido tamaño de muestra, combinado con un corto periodo de estudio, de tan sólo tres años (Figura 83).

¿La razón de edades difiere de la proporción 1:1 todos los años? En Las Ensanclas, el número de años con una proporción de juveniles significativamente inferior a la de adultos, es idéntico al número de años que la presentan superior. Esto no es habitual en las otras áreas de estudio examinadas, de hecho sólo se observa en Provins y en la provincia de León. En la mayoría de zonas predominan los años cuya razón de edades es significativamente superior a uno, tanto en Francia (Pays de Loire, Midi-Mediterráneo, Aude y Hérault), como en Portugal y en España (Burgos, Soria, Azuara, Huesca 1997-11 y Cuenca). Si bien, también hay áreas de estudio que presentan una mayor proporción de años con razones de edades inferiores a uno, es el caso de Palencia, Huesca 1983-87 y Alicante (Tabla 75).

¿Cambian las razones de edades del inicio y del final de la temporada de caza entre los años de estudio? En Las Ensanclas, la variabilidad interanual de la razón de edades se observa tanto en el conjunto de la temporada, como en el primer y el último día de caza (Tabla 46). En otras áreas de estudio, las diferencias entre años también están presentes al comienzo y al final de la temporada de caza, es el caso de Burgos, Soria y Cuenca. Sin embargo, en la provincia de Huesca, las diferencias sólo se observan al final de la temporada de caza, tanto durante el periodo de estudio de 1983-87 como en el de 1997-11 (Figura 84). El hecho de que las razones al final de la temporada varíen significativamente entre años, pese a que al comienzo no lo hagan, o viceversa, nos advierte que se debe prestar atención a las fechas de captura. Éstas resultan imprescindibles para poder interpretar correctamente la variabilidad interanual de las razones del conjunto de la temporada de caza y de cada uno de sus periodos. Al trabajar con las razones del conjunto de la temporada, conviene que todos los periodos estén representados por un número suficiente de animales. Cuando esto no es posible, es recomendable comparar sólo las razones del mismo periodo de la temporada de caza, que normalmente será el primero, ya que a medida que transcurre la temporada, el número de jornadas, cazadores y capturas suele disminuir, lo que hace más difícil conseguir un tamaño de muestra suficientemente representativo.

¿Las razones de edades del inicio y del final de la temporada de caza difieren de la proporción 1:1 todos los años? En Las Ensanclas hay el mismo número de años con una proporción de juveniles significativamente superior a la de adultos en el primer día de caza que en el último (Figura 41). Sucede lo mismo con el número de años cuya proporción de juveniles es significativamente inferior a la de adultos. Estos resultados no se observan en ninguna de las otras áreas de estudio examinadas. En todas ellas, excepto en Huesca 1983-87, el porcentaje de años que presentan razones de edades significativamente superiores a uno, es mayor en el periodo inicial de la temporada que en el final (Tabla 76). Aunque debe tenerse en cuenta que las cacerías de Las Ensanclas se realizan tan sólo durante los meses de octubre y noviembre, mientras que los de las otras áreas se extienden hasta diciembre y enero. Por otra parte, destacan especialmente los resultados de Huesca durante el periodo 1983-87, pues ninguna de las razones anuales señala un predominio significativo de juveniles, ni en el comienzo ni en el final de la temporada de caza. De hecho, ocurre todo lo contrario, los años en los que existe una desproporción significativa entre los dos grupos de edad, los juveniles están en inferioridad. Esto sucede en más ocasiones al final de la temporada de caza que al principio. Estos resultados no son de extrañar, pues corresponden a poblaciones en declive (Nadal 1994).

Las variaciones de las razones de edades entre temporadas pueden atribuirse a la meteorología anual. Una climatología benévola favorece la productividad anual de la perdiz roja, a la vez que una climatología adversa la disminuye (Green 1984b, Lucio 1989, 1990, Nadal 1995 y Casas *et al.* 2009). La escasa productividad de unos años se compensa con la elevada productividad de otros, lo que se refleja en valores más o menos elevados de la razón de edades.

### **La razón de sexos total**

¿Cambia la razón de sexos total entre los años de estudio? La razón de sexos total de Las Ensanhas sufre variaciones a lo largo de los años de estudio. El valor promedio de los 14 años es 1,25 y tan sólo en dos ocasiones las razones anuales difieren de ese valor promedio, una está por encima, y la otra por debajo (Figura 37A). La variabilidad interanual de la razón de sexos totales también existe en las poblaciones del Sur de Portugal, Palencia, Soria y Azuara, así como en los sectores A, B y D del área de estudio de Soria, y en la zona semiárida del área de Huesca. Por el contrario, no se observan diferencias interanuales en la razón de sexos totales en ninguna de las áreas de Francia, ni en León, Burgos, Huesca, Cuenca, Ciudad Real y Alicante (Figura 83).

¿La razón de sexos total difiere de la proporción 1:1 todos los años? Las Ensanhas presenta un 79% de contrastes anuales en los que la razón de sexos totales observadas difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1 y en todos ellos, los machos predominan sobre las hembras. Se trata de un porcentaje mucho más elevado que el observado en cualquiera de las otras áreas de estudio examinadas. Azuara y Provins con un 60% y un 56% de contrastes anuales significativos son las que más se aproximan a los resultados de Las Ensanhas, el resto oscilan entre el 0-36%. En la mayoría de las áreas de referencia, así como en sus sectores, cuando la razón anual difiere significativamente de 1, suele ser superior a ese valor. Aunque también hay áreas en las que sucede lo contrario, como es el caso del Sur de Portugal, Palencia, Azuara y Huesca 1997-11, donde todos los contrastes anuales que resultan significativos, evidencian un predominio de hembras (Tabla 75).

¿Cambian las razones de sexos totales del inicio y del final de la temporada de caza entre los años de estudio? La variabilidad interanual de la razón de sexos totales detectada para el conjunto de la temporada, también se observa para el primer y último día de caza en Las Ensanhas. Sucede exactamente lo mismo en la provincia de Soria para los meses iniciales y finales. En Burgos, Huesca y Cuenca, tal y como ocurre en el conjunto de la temporada, no se aprecian diferencias interanuales ni al comienzo ni al final de la misma (Figura 84).

¿Las razones de sexos totales del inicio y del final de la temporada de caza difieren de la proporción 1:1 todos los años? En Las Ensanhas, hay el mismo número de años con una proporción de machos significativamente superior al de hembras en el primer día de caza y en el último. Estos resultados coinciden con los observados en Soria y en Huesca, aunque el porcentaje de años significativos es mucho más elevado en Las Ensanhas (71%) que en las otras dos áreas (0-21%). En Burgos y Cuenca se observan ligeras diferencias entre ambos periodos: en uno de los años de estudio, la razón al comienzo de la temporada, señala un predominio significativo de las hembras, mientras que al final de la temporada no lo hace; y en otro año, la desproporción favorable a los machos observada en el periodo final, no se aprecia en el periodo inicial (Tabla 76).

### **La razón de sexos de los juveniles**

¿Cambia la razón de sexos de los juveniles entre los años de estudio? La razón de sexos de los juveniles de Las Ensanhas varía significativamente entre años. El valor promedio de los 14 años es 1,07 y al igual que sucede con la razón de sexos totales, las razones anuales difieren de ese valor promedio únicamente en dos ocasiones, en una está por encima y en la otra por debajo (Figura 37B). La existencia de esa variabilidad entre años también se detecta en muchas de las áreas examinadas. La detección de diferencias interanuales de la razón de sexos de los juveniles, coincide generalmente con la existencia de variaciones interanuales de la razón de sexos totales. Aunque se observan algunas excepciones: en Burgos la razón de sexos de los juveniles varía significativamente entre años, mientras que la razón de sexos totales no lo hace, y en Azuara ocurre lo contrario (Figura 83).

¿La razón de sexos de los juveniles difiere de la proporción 1:1 todos los años? Sólo un 14% de los contrastes anuales de Las Ensanclas señalan que la razón de sexos de los juveniles observadas difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1. Corresponden únicamente a dos años, los mismos en los que la razón de ese año difiere de la razón promedio del conjunto de años, de manera que en un caso los machos juveniles predominan sobre las hembras juveniles y en el otro sucede al revés. En el resto de áreas examinadas existe un abanico muy amplio de situaciones. Los resultados de Burgos son los que más se asemejan a los de las Ensanclas, con un 26% de contrastes anuales significativos, de los cuales una mitad señala mayor abundancia de machos juveniles y la otra mitad lo contrario. En algunas áreas ninguno de los contrastes anuales resulta significativo (Hérault, León, Cuenca y Alicante). En otras áreas, todos o la mayoría de los contrastes que son significativos, indican una mayor proporción de machos juveniles (Provins, Aude y Hérault, Soria y Huesca 1983-97), aunque éstos nunca suponen más del 33% de contrastes anuales. También hay áreas en las que los contrastes anuales significativos siempre indican una mayor proporción de hembras juveniles, representan el 7% de los contrastes anuales de Huesca 1997-11, el 25% de Azuara y el 50% de Palencia y el Sur de Portugal (Tabla 75).

¿Cambian las razones de sexos de los juveniles del inicio y del final de la temporada de caza entre los años de estudio? En Las Ensanclas, la variabilidad interanual de la razón de sexos de los juveniles existe tanto para el conjunto de la temporada, como para el primer y el último día de caza (Tabla 46). En el resto de áreas examinadas, sólo en Soria se registra variabilidad interanual de las razones al comienzo y al final de la temporada. En Burgos y en Huesca no se detectan diferencias entre años ni al comienzo ni al final de la temporada de caza y en Cuenca, sólo al final (Figura 84). El hecho de que en Burgos sí existan diferencias interanuales en el conjunto de la temporada, pero no en ninguno de los dos periodos por separado, resalta la importancia de disponer un elevado tamaño de muestra para poder detectar diferencias que no resulten demasiado evidentes. Por su parte, el caso de Cuenca, que presenta variabilidad interanual al final de la temporada, pero no al comienzo ni en el conjunto de la misma, pone de manifiesto la relevancia de las fechas de captura. Las razones del conjunto de la temporada, al combinar las razones de los dos periodos, en ocasiones pueden amortiguar las desproporciones que existan en alguno de ellos, quedando éstas enmascaradas.

¿Las razones de sexos de los juveniles del inicio y del final de la temporada de caza difieren de la proporción 1:1 todos los años? En Las Ensanclas, el 28% de los años presentan una desproporción significativa entre machos y hembras juveniles en el primer día de caza (una mitad a favor de los machos y la otra a favor de las hembras), mientras que el 14% de los años lo hace en el último día (a favor de las hembras). Por lo general estos resultados están en consonancia con los obtenidos en el resto de áreas examinadas (Tabla 76).

Las variaciones interanuales de la razón de sexos de los juveniles probablemente estén asociadas a la depredación. Los adelantos y los retrasos en el desarrollo fenológico anual de los cultivos y la vegetación natural pueden alterar el grado de cobertura vegetal disponible, ofreciendo mayor o menor cantidad de refugio y alimento a las perdices, lo que las hace más o menos vulnerable a los depredadores, especialmente a las hembras (Nadal 1995).

### **La razón de sexos de los adultos**

¿Cambia la razón de sexos de los adultos entre los años de estudio? La razón de sexos de los adultos de Las Ensanclas no varía significativamente entre los años de estudio, el valor promedio de los 14 años es 1,48 y ninguna de las razones anuales difiere significativamente de ese valor (Figura 37C). La ausencia de variabilidad interanual de las razones de sexos de los adultos se observa en todas las áreas examinadas, salvo en Palencia, Azuara y Cuenca (Figura 83).

¿La razón de sexos de los adultos difiere de la proporción 1:1 todos los años? Las razones de sexos de los adultos de Las Ensanclas difieren significativamente del valor hipotético de equilibrio 1:1 todos los años, siempre con un predominio de los machos adultos sobre las hembras adultas. Esa mayor presencia de los machos adultos se observa en prácticamente todas las áreas de estudio examinadas, con porcentajes de contrastes anuales significativos que oscilan entre el 78% en Provins y el 7% en Huesca 1997-11 y (Tabla 75).

¿Cambian las razones de sexos de los adultos del inicio y del final de la temporada de caza entre los años de estudio? En Las Ensanclas, la ausencia de variabilidad interanual de la razón de sexos de los adultos para el conjunto de la temporada, se repite para el primer y el último día de caza. Sucede lo mismo en Soria, Huesca y Cuenca para los periodos iniciales y finales de la temporada. Sin embargo en Burgos, sí existe variabilidad interanual para las razones de sexos de los adultos del final de la temporada, pese a que no la hay para el conjunto de la temporada. Se trata de otro caso en el que los valores más extremos de las razones del final de la temporada de alguno de los años de estudio, se compensan con los valores más equilibrados de las razones del comienzo de la temporada de esos mismos años (Figura 84).

¿Las razones de sexos de los adultos del inicio y del final de la temporada de caza difieren de la proporción 1:1 todos los años? En Las Ensanclas, el 71% y el 57% de los años presentan una desproporción significativa entre los sexos de los adultos en el primer y en el último día de caza respectivamente. En todos esos años se registra una mayor presencia de machos adultos. Los resultados coinciden con los de la mayoría de áreas de estudio examinadas, donde todos los contrastes anuales significativos señalan una mayor presencia de machos adultos, salvo un solo contraste del periodo final de la temporada en Huesca 1997-11, que refleja un predominio de las hembras adultas. En todas esas áreas, los porcentajes de contrastes anuales significativos son menores que en Las Ensanclas, tanto en el periodo inicial de la temporada como en el final. Cuenca es la única área de estudio en la que ninguno de los contrastes anuales de los dos periodos evidencia diferencias significativas entre machos y hembras adultas (Tabla 76).

**Figura 83:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos de las poblaciones de perdiz de los diferentes años del periodo de estudio.

área de estudio	periodo de estudio	N	razón			
			RE	RST	RSJ	RSA
Provins, Centro-Norte F <sup>a</sup>	1968-76	3079	■			
Pays de Loire, Oeste F <sup>c</sup>	1973-75	101		.	.	.
Region Aquitaine, Suroeste F <sup>c</sup>	1973-75	55		.	.	.
Midi-Mediterranéen, Sureste F <sup>c</sup>	1973-75	179		.	.	.
Aude y Hérault, Sureste F <sup>e</sup>	1979-86	2982	■			
Sur Portugal <sup>d</sup>	1977-80		■	■	■	
León <sup>f</sup>	1985-88	1480	■			
montaña	1985-86	233	■			
transición	1985-87	118				
llanura	1985-88	1129	■			
Palencia <sup>i</sup>	1993-97	362	■	■	■	■
Burgos <sup>j</sup>	1997-11	5074	■		■	
CH alta	1997-11	3664	■		■	
CH media	1997-11	1165	■		■	
CH baja	1997-05	230				
Soria <sup>j</sup>	1997-10	5132	■	■	■	
macrohábitat A	1997-09	625		■		
macrohábitat B	1997-09	1644	■	■	■	
macrohábitat C	1997-05	940	■			
macrohábitat D	1997-10	1794	■	■	■	
Azuara, Sur Zaragoza <sup>h</sup>	1984-87	1342	■	■		■
Huesca <sup>h</sup>	1983-87	1381	■			
alrededores Huesca	1985-87	712	■			
Bajo Cinca	1983-87	669	■			
Huesca <sup>j</sup>	1997-11	2282	■			
transición	1997-11	777	■			
semiárida	1997-11	1505	■	■	■	
Cuenca <sup>j</sup>	1998-04	824	■			■
Valdepeñas, Este C. Real <sup>b</sup>	1973-76		■		.	.
Las Ensanchas, Sureste C. Real <sup>j</sup>	1998-11	13813	■	■	■	
Orihuela, Sur Alicante <sup>g</sup>	1988-90	560	■			

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos

**área de estudio:** Francia se abrevia F, los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones: a: Birkan 1977b; b: Coles 1977 (citado por h); c: Treussier & Fouquet 1978; d: Ruela & Barbosa 1983 (citados por h); e: Pépin *et al.* 1985 y Ricci *et al.* 1987 y 1988 (citados por h); f: Lucio 1989; g: Peiró 1992; h: Nadal 1994; i: Junco 2002; j: presente estudio

**Nota:** las celdas sombreadas señalan que existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones de los diferentes años del periodo de estudio. Las celdas sombreadas en negro corresponden a resultados de contrastes realizados por el autor en el presente estudio y las celdas sombreadas en gris corresponden a citas de resultados de contrastes realizados por otros autores.

**Tabla 75:** Porcentaje de contrastes anuales en los que las razones de edades y sexos observadas difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1.

área de estudio	periodo de estudio	RE		RST		RSJ		RSA	
		<1	>1	<1	>1	<1	>1	<1	>1
Provins, Centro-Norte F <sup>a</sup>	1968-76	44%	44%	0%	56%	0%	11%	0%	78%
Pays de Loire, Oeste F <sup>b</sup>	1973-75	0%	100%	.	.	.	.	.	.
R. Aquitaine, Suroeste F <sup>b</sup>	1973-75	0%	0%	.	.	.	.	.	.
Midi-Medit., Sureste F <sup>b</sup>	1973-75	0%	33%	.	.	.	.	.	.
Hérault, Sureste F <sup>d</sup>	1979-82	0%	75%	0%	0%	0%	0%	0%	25%
Aude y Hérault, Sureste F <sup>e</sup>	1983-87	0%	67%	0%	33%	0%	33%	0%	0%
Sur Portugal <sup>c</sup>	1977-82	0%	75%	20%	0%	50%	0%	0%	0%
León <sup>f</sup>	1985-88	50%	50%	0%	25%	0%	0%	0%	50%
Montaña	1985-86	0%	50%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Transición	1985-87	33%	33%	0%	0%	50%	0%	50%	0%
Llanura	1985-88	50%	25%	0%	25%	0%	0%	0%	50%
Palencia <sup>i</sup>	1993-97	50%	25%	25%	0%	50%	0%	0%	50%
Burgos <sup>j</sup>	1997-11	7%	67%	0%	13%	13%	13%	0%	27%
CH alta	1997-11	13%	67%	0%	13%	0%	13%	0%	7%
CH media	1997-11	0%	71%	0%	7%	8%	8%	0%	0%
CH baja	1997-05	0%	11%	0%	11%	0%	0%	0%	14%
Soria <sup>j</sup>	1997-10	7%	79%	7%	29%	7%	21%	0%	43%
macrohábitat A	1997-09	0%	46%	0%	15%	0%	15%	0%	9%
macrohábitat B	1997-09	0%	69%	8%	23%	8%	15%	0%	0%
macrohábitat C	1997-05	0%	50%	0%	25%	0%	25%	0%	38%
macrohábitat D	1997-10	7%	79%	0%	14%	7%	7%	0%	7%
Azuara, Sur Zaragoza <sup>h</sup>	1984-87	0%	50%	60%	0%	25%	0%	0%	75%
Huesca <sup>h</sup>	1983-87	40%	0%	0%	20%	0%	20%	0%	60%
alrededores Huesca	1985-87	67%	0%	0%	33%	0%	0%	0%	33%
Bajo Cinca	1983-87	20%	0%	0%	20%	0%	20%	0%	40%
Huesca <sup>j</sup>	1997-11	0%	53%	13%	0%	7%	0%	0%	7%
Transición	1997-11	0%	13%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Semiárida	1997-11	0%	47%	13%	0%	7%	0%	0%	0%
Cuenca <sup>j</sup>	1998-04	0%	43%	0%	14%	0%	0%	0%	29%
Las Ensanhas, C. Real <sup>j</sup>	1998-11	43%	43%	0%	79%	7%	7%	0%	100%
Orihuela, Sur Alicante <sup>g</sup>	1988-90	67%	33%	0%	33%	0%	0%	0%	33%

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos

**área de estudio:** Francia se abrevia **F**, los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones: **a:** Birkan 1977b; **b:** Treussier & Fouquet 1978; **c:** Ruela & Barbosa 1983 (citados por h); **d:** Pépin *et al.* 1985 (citados por h); **e:** Ricci *et al.* 1987 y 1988 (citados por h); **f:** Lucio 1989; **g:** Peiró 1992; **h:** Nadal 1994; **i:** Junco 2002; **j:** presente estudio

**<1:** la razón observada es significativamente inferior a 1; **>1:** la razón observada es significativamente superior a 1

**Figura 84:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos de los diferentes años del periodo de estudio, en el periodo inicial y final de la temporada de caza.

área de estudio	periodo de estudio	periodo de la temporada	N	razón			
				RE	RST	RSJ	RSA
Burgos <sup>b</sup>	1997-11	inicial: meses X+XI	3105	■			
		final: meses XII+I	1645	■			■
Soria <sup>b</sup>	1997-10	inicial: meses X+XI	2810	■	■	■	
		final: meses XII+I	1503	■	■	■	
Huesca <sup>a</sup>	1983-87	inicial: meses X+XI	762				
		final: meses XII+I	596	■			
Huesca <sup>b</sup>	1997-11	inicial: meses X+XI	794				
		final: meses XII+I	443	■			
Cuenca <sup>b</sup>	1997-10	inicial: meses X+XI	535	■			
		final: meses XII+I	209	■		■	
Las Ensancharas <sup>b</sup>	2000,4,7	primer día de caza	1189	■	■	■	
		último día de caza	1266		■		

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.

**Nota:** las celdas sombreadas en negro señalan que existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones de los diferentes años del periodo de estudio. En Las Ensancharas sólo se indican los resultados obtenidos al utilizar intervalos de un mínimo de 30 días entre el primer y el último día de caza de la temporada

**Tabla 76:** Porcentaje de contrastes anuales en los que las razones de edades y sexos observadas difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1, durante el periodo inicial y el periodo final de la temporada de caza.

área de estudio	periodo de estudio	RE		RST		RSJ		RSA	
		<1	>1	<1	>1	<1	>1	<1	>1
PERIODO INICIAL DE LA TEMPORADA DE CAZA									
Burgos <sup>b</sup>	1997-11	7%	67%	7%	7%	7%	0%	0%	7%
Soria <sup>b</sup>	1997-10	0%	79%	7%	21%	7%	21%	0%	7%
Huesca <sup>a</sup>	1983-87	20%	0%	0%	20%	0%	0%	0%	40%
Huesca <sup>b</sup>	1997-11	7%	36%	7%	0%	8%	0%	0%	0%
Cuenca <sup>b</sup>	1998-04	0%	43%	14%	0%	14%	14%	0%	0%
Las Ensancharas <sup>b</sup>	2000,4,7	29%	57%	0%	71%	14%	14%	0%	71%
PERIODO FINAL DE LA TEMPORADA DE CAZA									
Burgos <sup>b</sup>	1997-11	0%	50%	0%	21%	0%	0%	0%	14%
Soria <sup>b</sup>	1997-10	7%	43%	7%	21%	7%	0%	0%	14%
Huesca <sup>a</sup>	1983-87	40%	0%	0%	20%	0%	20%	0%	0%
Huesca <sup>b</sup>	1997-11	0%	23%	8%	0%	15%	0%	8%	0%
Cuenca <sup>b</sup>	1998-04	0%	33%	0%	17%	0%	17%	0%	0%
Las Ensancharas <sup>b</sup>	2000,4,7	29%	57%	0%	71%	0%	14%	0%	57%

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio  
**<1:** la razón observada es significativamente inferior a 1; **>1:** la razón observada es significativamente superior a 1

### ¿Las razones del comienzo de la temporada de caza son diferentes de las del final?

En general, puede afirmarse que en el conjunto del periodo de estudio, las razones globales de edades y sexos de Las Ensanclas no varían significativamente entre el primer y último día de la temporada de caza. Aunque no hay que olvidar que las razones globales, al estar calculadas a partir de los datos acumulados del conjunto de años del periodo de estudio, pueden atenuar o reforzar los resultados de las razones anuales. El hecho de que una razón global no muestre diferencias entre el primer y último día de caza de la temporada, puede deberse a que pocos o ninguno de los años estudiados las presenten, o a que las diferencias detectadas en uno o varios de los años de estudio vayan en sentido contrario a la de otro/s, por lo que éstas acaban neutralizadas. Por el contrario, puede que diferencias que anualmente no resultan significativas, sí lo sean tras acumular los datos de varios años, si las diferencias de éstos van en el mismo sentido.

La razón de edades global de Las Ensanclas presenta diferencias entre el primer y último día de la temporada de caza, pero sólo cuando el intervalo mínimo de días transcurridos entre ambas fechas es igual o superior a los 20 días. Sin embargo, al utilizar intervalos de tiempo menores ( $\geq 15$  días) o mayores ( $\geq 30$  días) no se aprecian diferencias significativas (Figura 85). La disparidad en los resultados según el intervalo utilizado, se debe a que para las comparaciones de las razones de cada intervalo no ha sido posible utilizar ni el mismo número ni los mismos años de estudio. Dado que los años que intervienen en los análisis globales de cada intervalo no son los mismos, los efectos de las compensaciones (diferencias en sentido contrario) o refuerzos (diferencias en el mismo sentido) interanuales tampoco lo son.

El análisis global de las temporadas con un intervalo  $\geq 15$  días, no evidencia diferencias significativas entre las razones de edades del primer y último día de caza de la temporada. Este resultado está en consonancia con los obtenidos en los contrastes anuales. Dos de los siete años del periodo de estudio, presentan diferencias significativas entre las razones de edades del primer y último día de caza. Mientras en uno la razón del primer día es superior a la del último, en el otro sucede lo contrario, lo que acaba anulando las diferencias en los datos conjuntos. Por su parte, el resultado global para el intervalo  $\geq 20$  días, señala que la razón de edades del primer día de caza es significativamente menor que la del último. Esto podría parecer contradictorio con los resultados anuales obtenidos, ya que el único año en el que se observan diferencias significativas entre la razón de edades de los días de caza, la razón del primer día es mayor que la del último. Además, en los años restantes, sólo uno presenta resultados en el mismo sentido que el resultado global. Sin embargo, esto puede atribuirse a que el tamaño de muestra de ese año es mayor que el de los otros años, y por tanto su contribución al resultado global tiene más peso. Las diferencias entre las razones de edades de ambos días de caza que no resultaban significativas ese año, sí lo son en el resultado global, debido al mayor tamaño de muestra de éste último. Sucede algo similar con el resultado global para el intervalo  $\geq 30$  días, obtenido a partir de tres años de estudio. Únicamente la razón de edades de uno de los años presenta diferencias significativas entre el primer y el último día de caza, resultando mayor la razón del primero. Los resultados de dos años se contrarrestan con los del tercero, que va en sentido en contrario y presenta un mayor tamaño de muestra que los anteriores. Al combinar todos los datos, no se aprecian diferencias significativas en el resultado conjunto (Figura 85, Figura 86 y Tabla 77).

A escala global, en ninguna de las tres razones de sexos se han hallado diferencias significativas entre los dos días de caza. Anualmente, únicamente se han detectado en la razón de sexos de los adultos, aunque de manera minoritaria, pues tan sólo se han observado en uno de los años de estudio (Figura 85, Figura 86 y Tabla 77).

Apenas se han encontrado datos en la bibliografía que comparen las diferencias en la estructura de las poblaciones de perdiz roja a escala quincenal o mensual, que son los intervalos de tiempo más similares a los utilizados en Las Ensanclas para contrastar las diferencias entre el primer y el último día de caza de la temporada. Nadal (1994) comparó las razones de edades y sexos de las diferentes quincenas de la temporada de caza en los alrededores de Huesca y en Azuara (Zaragoza), durante una y dos temporadas respectivamente. Halló diferencias significativas entre parejas de quincenas en las razones de edades de Azuara, pero no en las de los alrededores de Huesca. En ninguna de las dos áreas, las razones de sexos totales de las quincenas mostraron diferencias significativas. Tampoco lo hizo la razón de sexos de los

juveniles de Azuara ni la razón de sexos de los adultos de los alrededores de Huesca. Pero sí se detectaron diferencias significativas entre parejas de quincenas en la razón de sexos de los juveniles de los alrededores de Huesca y en la razón de sexos de los adultos de Azuara.

En ese mismo estudio, el autor también realizó comparaciones mensuales de las razones de las poblaciones del Bajo Cinca y los alrededores de Huesca, Azuara y Portugal. En general, la razón de edades presentó mayor variabilidad mensual que las razones de sexos. Los contrastes de las razones de edades señalaron diferencias mensuales significativas en Portugal y Azuara a escala global y anual, y en el Bajo Cinca a escala anual. En ninguna de las áreas de estudio, los análisis de las razones de sexos de los juveniles revelaron diferencias significativas entre los distintos pares de meses de la temporada de caza. La razón de sexos de los adultos únicamente mostró diferencias mensuales en Azuara, tanto anual como globalmente. La razón de sexos total de Portugal fue la única en la que se detectaron diferencias mensuales, pero sólo en uno de las cuatro temporadas evaluadas.

Una década después, Nadal & Ponz (2003b) evaluaron los cambios mensuales en las razones de edades y sexos de las poblaciones de Burgos y Huesca durante cinco temporadas de estudio. En las dos provincias, la razón de edades variaba significativamente entre los meses, tanto a escala global como anual. Las razones de edades globales de octubre eran significativamente superiores a las del resto en Burgos, y a las de los dos últimos meses en Huesca. En las razones de sexos sólo se registraron variaciones en las poblaciones de Huesca, a escala global y anual en el caso de los juveniles, y a escala anual en el caso de los adultos.

Los contrastes de este estudio responden a preguntas distintas a las planteadas en los trabajos anteriores. En Las Ensancharas se comparan dos únicas fechas de la temporada de caza, separadas en el tiempo un mínimo de 15, 20 o 30 días. Sin embargo, en los datos de la bibliografía se evalúa si existen diferencias entre las diferentes quincenas o meses de la temporada. No obstante, aunque los contrastes respondan a preguntas diferentes, todos hacen referencia a la posible variabilidad de las razones entre diferentes etapas de la temporada.

Los resultados de todos los estudios indican que existe cierta variabilidad de las razones a lo largo del transcurso de la temporada de caza. Esas diferencias son más usuales a escala anual que a escala global, aún a pesar de que el tamaño de muestra siempre es mayor en los datos conjuntos. Lo que indica que en estos casos, las razones globales tienden a atenuar las diferencias registradas en las razones anuales. Aunque a escala anual, las diferencias entre las razones de diferentes etapas de la temporada tampoco son demasiado frecuentes. En Las Ensancharas, o no se han detectado en ninguno de los años de estudio (razón de sexos total y razón de sexos de los juveniles), o se observan en menos de un tercio de los años evaluados (razón de edades y razón de sexos de los adultos). Lo mismo sucede en las áreas estudiadas por Nadal (1994) y Nadal & Ponz (2003b), donde el porcentaje de contrastes significativos entre quincenas o meses nunca superara el 40%. De todos modos, aunque la variación de las razones durante el transcurso de la temporada no sea demasiado frecuente, ésta no debe despreciarse. Pues tal y como apuntaba Nadal (1994), en caso de que existan diferencias de las razones entre las distintas quincenas o meses, las razones obtenidas a partir de una sola quincena o un solo mes pueden no ser representativas del conjunto de la temporada. Por lo que fundamentar las medidas de gestión en los datos de una quincena o un mes concreto podrían llevar a actuaciones contraproducentes si las razones cambian significativamente entre los distintos meses o quincenas. Por ello, no conviene utilizarlas como herramienta de gestión a menos que previamente se hayan comprobado si la razón cumple ciertos requisitos de validez. En primer lugar, las muestras de la quincena o el mes elegido seleccionado deben representar un porcentaje suficiente del total de capturas que se conseguirán en el conjunto de la temporada de caza. A su vez, el periodo elegido debe estar lo más centrado posible en la amplitud de la temporada de caza, ya que las diferencias de las razones durante el devenir de las quincenas y los meses se encuentran principalmente entre las quincenas y meses del extremo final de la temporada. Finalmente, la muestra escogida debe garantizar la representatividad de todos los hábitats que incluya el área de estudio.

Según Nadal (1994), el análisis de las razones mensuales y de sus diferencias entre las distintas temporadas permite diseñar planes de gestión con tratamientos mensuales que se adecúan mejor a la

dinámica demográfica de la perdiz roja. Además, sugiere que la división de la temporada en dos, tres, cuatro o cinco intervalos de tiempo (distintos de los meses), podría proporcionar mejores resultados que los ofrecidos por la agrupación mensual. Precisamente esa ha sido la metodología escogida para las áreas de referencia de este estudio, en las que la temporada de caza se ha fraccionado en dos periodos, donde el primero agrupa las capturas de octubre y noviembre y el segundo las de diciembre y enero. Los resultados de las áreas de referencia no son directamente comparables con los de Las Ensanchas, a causa de las diferencias metodológicas. No obstante, resultan de gran interés, ya que permiten evaluar si el comportamiento de las razones de Las Ensanchas a lo largo de la temporada, se repite en distintas circunstancias, al trabajar con otras escalas de tiempo y espacio.

En todas las áreas de referencia evaluadas, la variabilidad de las razones entre el comienzo y el final de la temporada es más frecuente en los datos anuales que en los datos del conjunto de temporadas, tal y como sucedía en los contrastes de las diferencias mensuales y quincenales de Las Ensanchas, Azuara y los alrededores de Huesca. De nuevo, las razones globales tienden a mitigar las diferencias registradas en las razones anuales. Parece lógico que la variabilidad sea mayor a escala anual, pues en los años con escasez de recursos, las perdices pueden sufrir una vulnerabilidad diferencial según su edad y sexo, mientras que en los años con mayor disponibilidad de recursos, la vulnerabilidad de las distintas clases de edades y sexos es similar (Kobriger & Schulz 1992).

Aparte de eso, los resultados no permiten apreciar un patrón común en la variabilidad de las razones de sexos y edades con el transcurso de la temporada en las áreas de estudio evaluadas, ni a escala global ni a escala anual (Figura 85, Figura 86 y Tabla 77). A excepción de la razón de edades de las dos provincias del Noroeste peninsular, que presentan razones de edades más elevadas al principio que al final de la temporada. El hecho de que al final de la temporada haya una menor proporción de juveniles podría indicar una mortalidad diferencial durante el transcurso de la temporada de caza, siendo los juveniles el grupo más vulnerable. La mayor rigurosidad climática de los inviernos de Burgos y Soria podría intervenir en esa mayor mortalidad juvenil. Otra opción es que al comienzo de la temporada de caza, parte de los juveniles, procedentes de las polladas más tardías, todavía no haya finalizado su crecimiento y/o muda, y por tanto sean más vulnerables a los depredadores, e incluso a la caza. Con ello no se plantea que la caza, por sí misma, sea selectiva con los juveniles, sino que podría serlo con aquellos juveniles que todavía están acabando de crecer, simplemente por el hecho de que están en inferioridad de condiciones a la hora de escapar. De todas las áreas estudiadas, Burgos y Soria son las que están situadas a mayor latitud y altitud, lo que condiciona, tal y como se verá en el capítulo posterior, las fechas de eclosión de los pollos. El retraso de las eclosiones en esas áreas, respecto a las de localidades situadas más al Sur y/o a menor altitud, podría explicar la mayor vulnerabilidad de sus jóvenes al comienzo de la temporada de caza. El primer día de caza de la temporada suele congregarse a la mayoría de los cazadores del coto, por lo que la presión cinegética de ese día es una de las más elevadas de la temporada, al igual que el número de piezas abatidas. De modo que los datos procedentes de las capturas de ese primer día tendrían un peso especial en los datos del periodo inicial de caza (octubre+noviembre). De comprobarse que esto es así, convendría retrasar la apertura del periodo hábil de caza en esas zonas, para garantizar que el periodo de crecimiento de la mayoría de los pollos haya finalizado antes de que comience la temporada de caza.

En cuanto a las razones de sexo, a escala global, las únicas razones que varían significativamente entre el principio y el final de la temporada son las razones de sexos totales de Burgos y Cuenca, y la razón de sexos de los juveniles de Soria. En el caso de las razones de sexo totales, en las dos zonas la razón de la etapa final es superior a la del principio, lo que implica que con el devenir de la temporada, las hembras disminuyen en mayor proporción que los machos, probablemente a causa de su mayor vulnerabilidad frente a los depredadores. Al inicio de la temporada de caza, algunas hembras adultas desarrollan pautas de comportamiento de protección para con su progenie, las hembras que han criado se exponen frente a los depredadores para mantener la seguridad de la descendencia (Nadal & Ponz 2003b). Tanto en Burgos como en Cuenca, la variabilidad de las razones también se registra anualmente, aunque minoritariamente, pues sólo se detecta en el 7% y el 17% de las temporadas evaluadas respectivamente. En el caso de Burgos, la variabilidad anual de la razón de sexos totales se debe a la razón de sexos de los adultos, mientras que en Cuenca, está causada por la razón de sexos de los juveniles. La provincia de Soria sirve de ejemplo para comprobar cómo las razones globales pueden operar en sentidos contrarios, al acumular los datos de todos los años de estudio. La razón de sexos de los juveniles no varía significativamente entre

las dos etapas de la temporada en ninguno de los años evaluados, sin embargo sí lo hace en el conjunto de los mismos. Sucede lo contrario con la razón de sexos de los adultos, el año que presenta una razón superior en la etapa inicial queda compensado con el que la presenta en la etapa final, por lo que las diferencias significativas entre los dos periodos desaparecen a escala global (Figura 85, Figura 86 y Tabla 77). Ninguno de los contrastes realizados con las razones de sexos y edades de las poblaciones de Huesca durante 1983-87 revelan diferencias significativas entre las dos etapas de la temporada, ni a escala anual ni global. El hecho de agrupar los datos en intervalos bimensuales, ha eliminado las diferencias que ocasionalmente aparecían al utilizar agrupaciones quincenales o mensuales. Lo que no es de extrañar, ya que esas diferencias se manifestaban en los periodos más extremos de la temporada. Una vez esos intervalos extremos se agrupan con los de las fechas centrales de la temporada, las diferencias desaparecen.

La homogeneidad del hábitat, modalidad de caza y gestión cinegética propia de Las Ensanchas contrasta con la pluralidad de las áreas de referencia evaluadas. No sólo existe heterogeneidad del hábitat entre las distintas áreas de estudio, sino también entre los diferentes sectores de cada área. De igual forma, esa disparidad se extiende a los modelos de caza y gestión, que son particulares de cada región. Sin duda, los resultados de Las Ensanchas son más precisos y exactos que los de las áreas de referencia, ya que corresponden a un único terreno de caza durante un periodo de la temporada muy concreto, y además proceden de un elevado tamaño de muestra. No obstante, a pesar de las diferencias metodológicas, los resultados de las áreas de referencia han permitido confirmar que el tipo de variabilidad registrada en las razones de Las Ensanchas entre las diferentes fechas de la temporada de caza, también se manifiesta al utilizar otras escalas de espacio y tiempo. Tanto en Las Ensanchas como en las otras áreas de estudio, las razones varían significativamente con el transcurso de la temporada de caza. Lo hace más la razón de edades que las razones de sexos. La variabilidad entre las razones de las diferentes etapas de la temporada se detecta como máximo en un tercio del total de años de estudio. En la mayoría de los casos, las razones del conjunto de las temporadas atenúan las diferencias registradas en las razones de las temporadas individuales. Las razones quincenales, mensuales o de intervalos similares aportan información más precisa y detallada que las razones del total de la temporada, pero menos exacta, por ello ambos tipos de razones deben utilizarse de manera complementaria. Lo mismo sucede con las razones anuales y las razones globales del conjunto de la temporada, mientras las primeras son más útiles para la gestión a corto plazo, las segundas lo son para la gestión a largo plazo.

La dinámica de las razones de edades y sexos durante la temporada de caza, refleja cambios en la vulnerabilidad y desplazamientos de los individuos, relacionados con su edad y su sexo. Aunque la caza no sea selectiva, durante la temporada de caza hay una proporción de la población que es extraída por los depredadores, y éstos sí actúan selectivamente en función de la edad y el sexo de las perdices. Por lo que la selección de las fechas de caza influye en la probabilidad de captura de las perdices de diferente clase de edad y sexo. Los gestores pueden emplear diferentes duraciones y fechas de la temporada de caza para ajustar la estructura de la población a los objetivos específicos que persigan. Gestionando la estructura de la población en otoño, se puede cambiar el impacto de la depredación, haciendo que ésta sea más o menos compensatoria o aditiva a la mortalidad provocada por la actividad cinegética (Nadal & Ponz 2003b).

Finalmente, hay que señalar que los resultados sobre la variabilidad de las razones entre las dos etapas de la temporada, se complementan con los resultados de los contrastes de las razones observadas respecto a las razones hipotéticas 1:1 en cada uno de los periodos de la temporada. En Las Ensanchas, los resultados de los contrastes de la primera cacería son prácticamente idénticos a los de la última en las cuatro razones. Lo que no es de extrañar, considerando que las razones globales de edades y sexos de Las Ensanchas no varían significativamente entre el primer y último día de la temporada de caza. En las áreas de referencia, los resultados de la comparación entre las razones de las dos etapas de la temporada, también están apoyados por los resultados de los contrastes de las razones de cada etapa respecto a la proporción 1:1. En las pocas ocasiones en las que las razones del periodo inicial difieren significativamente de las razones del periodo final, también se observa que las razones de cada etapa se comportan de diferente manera respecto a las razones hipotéticas 1:1. Es el caso de las razones de sexos totales de Burgos y Cuenca y la razón de sexos de los juveniles de Soria. En los dos primeros casos, las razones no difieren significativamente de uno en la etapa inicial, pero sí lo hacen en la etapa final, con valores

superiores a uno. A su vez, las razones del periodo inicial son menores que las del final. En el caso de Soria, sucede lo contrario.

Las razones de edades de todas las áreas de referencia presentan idénticos resultados en las dos etapas de la temporada. En todos los casos la razón de edades es superior a uno, salvo en Huesca 1983-87 donde ocurre lo contrario. La razón de sexos total de Huesca 1997-11 es menor que uno en las dos etapas, las razones de Soria, Huesca 1983-87 y Las Ensanclas son mayores que uno en los dos periodos, y las razones de Burgos y Cuenca son mayores que uno sólo en la etapa final. La razón de sexos de los juveniles no suele presentar diferencias respecto a uno ni al comienzo ni al final de la temporada. Sólo Huesca 1997-11 presenta valores inferiores a uno en las dos etapas, y Soria muestra valores superiores a uno en la primera etapa. Por el contrario, la razón de sexos de los adultos es mayor que uno en la mayoría de las áreas, tanto en el periodo inicial como en el final, aunque algo más en este último (Tabla 78).

**Figura 85:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos del periodo inicial y final de la temporada de caza en el conjunto de años del periodo de estudio.

área de estudio	periodo de estudio	N	razón			
			RE	RST	RSJ	RSA
Burgos <sup>b</sup>	1997-11	4830				
CH alta	1997-11	3558				
CH media	1997-11	1049				
CH baja	1997-05	222				
Soria <sup>b</sup>	1997-10	4402				
macrohábitat A	1997-09	562				
macrohábitat B	1997-09	1393				
macrohábitat C	1997-05	642				
macrohábitat D	1997-10	1735				
Huesca <sup>a</sup>	1983-87	1381				
alrededores Huesca	1985-87	712				
Bajo Cinca	1983-87	669				
Huesca <sup>b</sup>	1997-11	1449				
transición	1997-11	362				
semiárida	1997-11	1087				
Cuenca <sup>b</sup>	1998-04	787				
Las Ensanclas <sup>b</sup>	A	5444				
	B	3694				
	C	2455				

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos

**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:

**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.

**periodo de estudio:** en Las Ensanclas se indican los resultados obtenidos al utilizar las temporadas con un intervalo entre el primer y el último día de caza  $\geq 15$  días (A: 1998-2001, 2003-04; 2007),  $\geq 20$  días (B: 1999-2000, 2003-04, 2007) y  $\geq 30$  días (C: 2000, 2004, 2007).

**Nota:** las celdas sombreadas señalan que para el conjunto del periodo de estudio, existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones del periodo inicial de la temporada de caza y las razones del periodo final. Las celdas sombreadas en verde señalan que las razones del periodo inicial son significativamente superiores a las del periodo final y las sombreadas en rojo señalan lo contrario.

**Figura 86:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos del periodo inicial y final de la temporada de caza en alguno de los años del periodo de estudio.

área de estudio	periodo de estudio	razón			
		RE	RST	RSJ	RSA
Burgos <sup>b</sup>	1997-11				
Soria <sup>b</sup>	1997-10				
Huesca <sup>a</sup>	1983-87				
Huesca <sup>b</sup>	1997-11				
Cuenca <sup>b</sup>	1998-04				
Las Ensanchar <sup>b</sup>	A				
	B				
	C				

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.

**periodo de estudio:** en Las Ensanchar se indican los resultados obtenidos al utilizar las temporadas con un intervalo entre el primer y el último día de caza  $\geq 15$  días (A: 1998-2001, 2003-04; 2007),  $\geq 20$  días (B: 1999-2000, 2003-04, 2007) y  $\geq 30$  días (C: 2000, 2004, 2007)

**Nota:** las celdas sombreadas señalan que en alguno de los años de estudio, existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones del periodo inicial de la temporada de caza y las razones del periodo final. Las celdas sombreadas en verde señalan que las razones del periodo inicial son significativamente superiores a las del periodo final y las sombreadas en rojo señalan lo contrario.

**Tabla 77:** Porcentaje de contrastes anuales en los que las razones de edades y sexos del periodo inicial de la temporada de caza, difieren significativamente de las razones del periodo final.

área de estudio	periodo de estudio	N	RE		RST		RSJ		RSA	
			i<f	i>f	i<f	i>f	i<f	i>f	i<f	i>f
Burgos <sup>b</sup>	1997-11	4830	0%	20%	7%	0%	0%	0%	14%	0%
Soria <sup>b</sup>	1997-10	4402	0%	36%	0%	0%	0%	0%	7%	7%
Huesca <sup>a</sup>	1983-87	1381	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Huesca <sup>b</sup>	1997-11	1449	8%	17%	8%	8%	8%	0%	0%	8%
Cuenca <sup>b</sup>	1998-04	787	0%	0%	17%	0%	33%	0%	0%	0%
Las Ensanchar <sup>b</sup>	A	5444	14%	14%	0%	0%	0%	0%	0%	14%
	B	3694	0%	20%	0%	0%	0%	0%	0%	20%
	C	2455	0%	33%	0%	0%	0%	0%	0%	0%

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.

**periodo de estudio:** en Las Ensanchar se indican los resultados obtenidos al utilizar las temporadas con un intervalo entre el primer y el último día de caza  $\geq 15$  días (A: 1998-2001, 2003-04; 2007),  $\geq 20$  días (B: 1999-2000, 2003-04, 2007) y  $\geq 30$  días (C: 2000, 2004, 2007)

**i<f:** las razones del periodo inicial son significativamente inferiores a las del periodo final; **i>f:** las razones del periodo inicial son significativamente superiores a las del periodo final

**Tabla 78:** Porcentaje de contrastes en los que las razones de edades y sexos observadas en las diferentes áreas de estudio, difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1, durante el periodo inicial y el periodo final de la temporada de caza.

periodo de la temporada	áreas de estudio	RE		RST		RSJ		RSA	
		<1	>1	<1	>1	<1	>1	<1	>1
inicial	BU <sup>b</sup> -SO <sup>b</sup> -HU <sup>a</sup> HU <sup>b</sup> -CU <sup>b</sup> -ENS <sup>b</sup>	17%	83%	17%	50%	17%	17%	0%	67%
final	BU <sup>b</sup> -SO <sup>b</sup> -HU <sup>a</sup> HU <sup>b</sup> -CU <sup>b</sup> -ENS <sup>b</sup>	17%	83%	17%	83%	17%	0%	0%	83%

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.  
**BU:** Burgos, **SO:** Soria; **HU:** Huesca; **CU:** Cuenca; **ENS:** Las Ensanhas, Ciudad Real.

## ¿Hay diferencias entre las razones de los diversos sectores de un área de estudio?

### La razón de edades

La razón de edades global de Las Ensanchas varía significativamente entre los diferentes sectores y cuarteles de la finca. Las razones de edades globales de los sectores Este y Sur son significativamente superiores a la de los sectores Oeste y Norte respectivamente. A su vez, la razón de edades global del cuartel Matagorda es significativamente superior a la del promedio de los siete cuarteles, y la del cuartel Escopetas es inferior (Tabla 48, Figura 59 y Figura 50). Los resultados de la existencia de variabilidad espacial en la finca coinciden con los obtenidos en otras áreas de este estudio. De hecho, las diferencias entre las razones globales de distintos sectores se registran en todas las áreas de referencia de este estudio con suficiente tamaño de muestra, como son Burgos, Soria y Huesca 1997-11 (Figura 87). En estudios previos, Nadal (1994) y Nadal *et al.* (1999) ya habían detectado diferencias entre las razones de edades de localidades cercanas en el Bajo Cinca de Huesca. A la vez que citaban resultados similares obtenidos con las razones de localidades próximas en las regiones francesas de Aude y Hérault (Pépin *et al.* 1985, Ricci *et al.* 1987, 1988).

Los contrastes específicos para el periodo inicial y final de la temporada señalan que la variabilidad de las razones globales de edades entre los sectores y cuarteles de Las Ensanchas no es la misma en los primeros días de caza que en los últimos. Las razones de las primeras cacerías no cambian significativamente entre los sectores Este-Oeste, pero sí lo hacen entre los sectores Norte-Sur y entre los cuarteles. Sin embargo, en las razones de las últimas cacerías se observa todo lo contrario. Lo que indica que las diferencias territoriales son más frecuentes al comienzo de la temporada que al final. Este mismo resultado puede observarse en las razones de los cuatro sectores de la provincia de Soria, que difieren significativamente entre sí en el periodo inicial de la temporada, pero no lo hacen en el final. Aunque también hay zonas, como la provincia de Burgos, que mantienen las diferencias sectoriales en los dos periodos de la temporada y áreas como la provincia de Huesca que no presentan diferencias en ninguno de ellos. Hay que ser muy cauteloso con la interpretación de los resultados de las razones de las áreas de referencia, pues el tamaño de muestra del periodo inicial es considerablemente mayor que el del final, por lo que en este último resulta más difícil detectar las diferencias (Figura 88).

Los análisis detallados por temporada revelan que la variabilidad espacial de las razones de edades de Las Ensanchas es más o menos frecuente en función de la agrupación territorial con la que se trabaje. Las diferencias entre cuarteles, sectores Este-Oeste y sectores Norte-Sur se producen en el 50%, 43% y 20% de los años estudiados. Los resultados de las áreas de referencia se mantienen dentro de ese rango, con valores de un 33% en las provincias de Burgos y Soria, y de un 20% en la de Huesca 1997-11 (Figura 89 y Tabla 79). La variabilidad espacial de las razones no se limita al hecho de que las razones de los diversos sectores de un área determinada sean diferentes entre sí. También hace referencia a los diferentes comportamientos de las razones de cada sector respecto a la proporción hipotética 1:1.

Las razones de edades globales de Las Ensanchas difieren significativamente del valor de referencia 1:1 sólo en determinados sectores y cuarteles. Mientras los sectores Este y Sur presentan una proporción de juveniles significativamente superior a la de adultos, en los sectores Oeste y Norte la proporción de juveniles y adultos está equilibrada. A su vez, en cuatro de los siete cuarteles de ojeo, las razones difieren significativamente de uno. En Baenar, Hito Chico y Matagorda las proporciones de juveniles son superiores a las de adultos, mientras que en Escopetas las proporciones de adultos son superiores a la de juveniles. El hecho de que existan diferencias entre las razones de edades de unidades de espacio tan próximas, en un hábitat tan homogéneo como el de Las Ensanchas, puede deberse a diferencias en la calidad del microhábitat de los cuarteles. Ligeras diferencias en el grado de cobertura vegetal y/o en la disponibilidad de agua y comida pueden traducirse en un mayor éxito reproductivo, una menor tasa de depredación o mayores probabilidades de supervivencia. De modo que los cuarteles que integran los sectores Este y Sur (Baenar, Hito Chico y Matagorda), probablemente sean los que presentan las condiciones más idóneas para la perdiz roja. Aunque tal vez haya algún otro cuartel de características similares en los sectores Oeste y Norte, cuyos resultados pueden quedar enmascarados por el resto de cuarteles del sector. Los resultados obtenidos en la finca no son habituales en las otras áreas de estudio evaluadas, donde todos los sectores con suficiente tamaño de muestra presentan proporciones de juveniles significativamente

superiores a las de adultos. A excepción de las poblaciones en declive de Huesca 1985-87, en las que las razones de los dos sectores (Bajo Cinca y alrededores de Huesca) y del subsector del Bajo Cinca con mayor tamaño de muestra (agrosistema regadío) señalan una proporción de juveniles significativamente inferior a la de adultos (Tabla 80).

Al evaluar por separado la razón de edades global de la primera y la última cacería de Las Ensanchas, se aprecia que en el primer día hay un mayor número de cuarteles y sectores que difieren de la proporción 1:1 que en el último día (Tabla 81). En dos cuarteles del sector Oeste las razones son significativamente superiores a uno en las primeras cacerías (1,43 y 1,65), pero no difieren de uno en las últimas (1,13 y 1,20). En el caso de Cervalera esto podría deberse al reducido tamaño de muestra de las últimas cacerías, que dificultaría la detección de diferencias, pero en el caso de Matagorda no, pues las capturas son más abundantes en los últimos días de caza que en los primeros (Figura 58). Esos cambios de la razón de edades podrían deberse a una mortalidad diferencial de los juveniles en esos cuarteles, o a movimientos de los bandos (integrados por más juveniles que adultos) dentro y fuera de la finca. Los datos actuales no permiten evaluar la direccionalidad de esos posibles movimientos. Para ello sería necesario realizar un diseño específico, que permitiera llevar a cabo un seguimiento de todos los cuarteles, en las primeras y en las últimas cacerías de las mismas temporadas de caza.

Los resultados obtenidos con las razones de la primera y última cacería de Las Ensanchas son similares a los conseguidos con las razones del periodo inicial y final de la mayoría de las áreas de referencia evaluadas. En las áreas de estudio de Burgos, Soria y Huesca 1985-87 las razones de edades del periodo inicial difieren significativamente de la proporción 1:1 en más sectores que las razones del periodo final (Tabla 81). En el sector de baja calidad de hábitat de Burgos, en el macrohábitat C de Soria y en la zona del Bajo Cinca de Huesca, las razones de edades de la etapa inicial de la temporada de caza difieren significativamente de uno (1,59; 1,76; 0,78) mientras que las razones de la etapa final no lo hacen (1,07; 1,24; 0,95). En esos tres sectores, al igual que sucedía en los dos cuarteles de Las Ensanchas, las razones de edades están más próximas a la proporción de equilibrio en el periodo final que en el inicial. Sin embargo, para llegar a esa situación de equilibrio, las razones se comportan de distintas maneras. En los cuarteles de Las Ensanchas y en los sectores de Burgos y Soria, las razones de edades disminuyen con el transcurso de la temporada, mientras que en el Bajo Cinca la razón de edades aumenta.

### **Las razones de sexos**

Las razones de sexos globales de Las Ensanchas varían significativamente entre los diferentes sectores y cuarteles de la finca. La razón de sexos total y la razón de sexos de los adultos del sector Este son significativamente mayores que las del sector Oeste. De la misma manera que la razón de sexos total del sector Norte es superior a la del sector Sur. A su vez, la razón de sexos total y la razón de sexos de los adultos del cuartel Cervalera son significativamente inferiores a la del promedio de los siete cuarteles. Lo que probablemente se deba a un mayor impacto de la depredación, a causa de la elevada abundancia de manchas de vegetación arbustiva densa, que dificulta la labor de control de la guardería. La razón de sexos de los juveniles no presenta diferencias significativas entre ninguno de los sectores ni de los cuarteles (Tabla 48, Figura 59 y Figura 60).

En estudios previos ya se había descrito este tipo de variabilidad espacial, tras evaluar las razones de sexos de localidades vecinas, tanto en poblaciones en declive como las del Bajo Cinca de Huesca (Nadal 1994, Nadal *et al.* 1999), como en poblaciones estables como las de Aude y Hérault en Francia (Pépin *et al.* 1985, Ricci *et al.* 1987, 1988, citados todos por Nadal *et al.* 1999). Sin embargo, al aumentar la escala del territorio estudiado, apenas se detectan diferencias entre las razones de sexos de los diferentes sectores de una determinada área de estudio. No se han detectado diferencias en ninguna de las razones de sexos entre los diferentes sectores de León, Burgos y Soria. De hecho, tan sólo se ha registrado variabilidad en los sectores de la provincia de Huesca. La razón de sexos de los juveniles de los alrededores de Huesca difiere de la razón del Bajo Cinca durante 1985-87, al igual que lo hacen las razones de sexos de los adultos de la zona de transición y semiárida entre sí, durante 1997-11 (Figura 87).

Al dividir la temporada en dos periodos, se aprecia que la variabilidad de las razones globales de sexos entre los sectores y cuarteles de Las Ensanclas no es la misma en los primeros días de caza que en los últimos. Las razones de sexos totales de las primeras cacerías varían significativamente entre los dos sectores Este-Oeste y entre los siete cuarteles de caza, mientras que las razones de las últimas no lo hacen. Sucede lo mismo con la razón de sexos de los juveniles, aunque en este caso también existen diferencias entre los dos sectores Norte-Sur durante las primeras cacerías. Por el contrario, la razón de sexos de los adultos de las primeras cacerías no varía significativamente entre ninguno de los sectores ni cuarteles, pero sí lo hace entre los dos sectores Este-Oeste durante las últimas cacerías. De nuevo, al igual que sucedía con la razón de edades, las diferencias locales son más frecuentes al comienzo de la temporada que al final. Este mismo hecho puede observarse en las razones de sexos de los juveniles de los alrededores de Huesca y el Bajo Cinca, que difieren significativamente entre sí en el periodo inicial de la temporada, pero no lo hacen en el final. En el resto de las áreas de referencia evaluadas no se han detectado diferencias entre sectores en ninguna de las razones de sexos del periodo inicial ni del final, tal y como sucedía con los datos del total de la temporada (Figura 88).

Los contrastes anuales individuales evidencian que la variabilidad espacial de las razones de sexos totales de Las Ensanclas se registra en un mayor o menor número de años según los datos se agrupen por cuarteles de ojeo (14%), por sectores Este-Oeste (7%) o por sectores Norte-Sur (29%). Sin embargo, en las razones de sexos de los juveniles y de los adultos los porcentajes de las diferentes agrupaciones territoriales son muy similares entre sí. En cualquier caso, las diferencias locales de las razones de sexos de Las Ensanclas se detectan en menos de un tercio de los años estudiados. En las áreas de referencia, la variabilidad sectorial de las razones de sexos todavía es más escasa que en Las Ensanclas y afecta principalmente a la razón de sexos totales y a la razón de sexos de los juveniles (Figura 89 y Tabla 79).

A diferencia de lo que sucede con la razón de edades, las razones de sexos totales globales de Las Ensanclas difieren significativamente de la proporción de referencia 1:1 en todos los sectores y en la mayoría de cuarteles. A su vez, la razón de sexos de los adultos lo hace en todos los sectores y cuarteles, mientras que la razón de sexos de los juveniles no lo hace en ninguno. El hecho de que en todos los sectores y en la mayoría de cuarteles las razones de sexos totales y de los adultos presente valores superiores a uno, no es contradictoria con el hecho de que las razones de algunos de esos sectores o cuarteles sean diferentes a las de otros. Lo que sucede es que en determinados sectores (Oeste y Sur) y cuarteles (Cervalera) las razones están más próximas a la situación de equilibrio que las de otros, aunque en todos ellos se manifieste un predominio significativo de los machos, salvo la razón de sexos total de Cervalera que no difiere de uno. Los resultados obtenidos en la finca son similares a los registrados en otras áreas de estudio, en las que casi todos los sectores con suficiente tamaño de muestra señalan proporciones de machos (totales y adultos) significativamente superiores a las de hembras (Tabla 80).

Al separar los datos de las primeras y de las últimas cacerías de Las Ensanclas, se observa que en la mayoría de sectores y cuarteles las razones presentan los mismos resultados respecto a la proporción 1:1 en las dos fechas. En las razones de sexos totales y las razones de sexos de los adultos esto sucede en cinco de los siete cuarteles, en los dos sectores Este-Oeste y en uno de los sectores Norte-Sur (el Sur para la razón de sexos totales y el Norte para la razón de sexos de los adultos). En la razón de sexos de los juveniles ocurre en seis de los siete cuarteles y en los dos sectores Norte-Sur. Siempre que la razón de sexos total y la razón de sexos de los adultos difieren de la proporción de equilibrio 1:1, manifiestan una proporción de machos significativamente superior a la de hembras. Sin embargo, la razón de sexos juveniles, presenta ocasionalmente una proporción de hembras significativamente superior a la de machos en el sector Oeste durante las primeras cacerías. Cuando existen discrepancias entre los resultados de las dos etapas, el número de cuarteles con razones de sexos totales y razones de sexos de los adultos desequilibradas, es el mismo en las primeras cacerías que en las últimas. No sucede lo mismo con la razón de sexos de los juveniles, donde las desproporciones entre sexos se registran únicamente en las primeras cacerías.

Los resultados obtenidos en la finca van en la misma línea que los observados en otras áreas de referencia. En los sectores de Burgos y Huesca 1997-11 los desequilibrios de las razones de la etapa inicial son bastante similares a los de la final. En Soria y Huesca 1985-87 las desproporciones entre sexos aparecen en más sectores durante el periodo inicial que el final. El predominio de las hembras sobre los

machos es muy inusual, tan sólo se registra en la razón de sexos de los juveniles y la razón de sexos total del sector semiárido de Huesca. Aunque en este caso, a diferencia de lo que sucede en Las Ensanclas, la desproporción de las razones se observa tanto en el periodo inicial como en el final (Tabla 81).

En resumen, la estructura poblacional de la perdiz roja varía significativamente en el espacio, y además lo hace entre unidades de terreno de diferente escala. Las características del hábitat, sobre todo la disponibilidad y calidad del hábitat de nidificación, tienen especial importancia en el éxito reproductor, (Blank *et al.* 1967, Potts 1980, Rands 1986a, 1986b, 1987a, 1987b, 1988, Meriggi *et al.* 1992, Ricci 1992, Bro *et al.* 2000a, Casas 2008, Casas & Viñuela 2010, Casas *et al.* 2014) por lo que condicionan la estructura de la población. A su vez, la heterogeneidad del paisaje y la mayor densidad de lindes se asocian positivamente con la supervivencia y la densidad de las perdices (Nadal *et al.* 1990, Lucio 1991b, Nadal 1991, 1992, Borralho *et al.* 1998, Herranz *et al.* 2000, Fortuna 2002, Lucio & Sáenz De Buruaga 2002, Vargas *et al.* 2006b, 2011, Blanco-Aguir 2007, Villanúa 2007, Buenestado *et al.* 2009, Guzmán 2011, Villanúa *et al.* 2011 y García *et al.* 2014). Por ello, las diversas tipologías del hábitat pueden ser uno de los principales factores que determinen las diferencias en la estructura de las poblaciones o subpoblaciones de los diferentes territorios de una determinada área de estudio. Aunque el dinamismo local de las razones de edades y sexos también puede deberse a factores meteorológicos propios del clima mediterráneo (sobre todo a tormentas de verano de marcado carácter local), a gradientes altitudinales, al tipo de gestión cinegética, a la duración de los ciclos biológicos de los agrosistemas y a la presencia de depredadores (Nadal 1994, Nadal *et al.* 1999). Cualquiera de estos factores, o una combinación de algunos de ellos pueden ser los responsables de las diferencias territoriales de las razones de edades y sexos detectadas. Además, los factores involucrados no tienen por qué ser los mismos en todas las áreas.

La variabilidad territorial de la estructura poblacional tiene implicaciones en el tipo de gestión a realizar. Si la frecuencia y/o la intensidad de esa variabilidad son elevadas, es necesario planificar y ejecutar una gestión a escala local, de acorde a las circunstancias particulares y específicas de cada sector (unidad territorial). De lo contrario, la aplicación de unas medidas generales podría favorecer a unas poblaciones o subpoblaciones (según la escala de trabajo) y perjudicar a otras. En cambio, si no existe variabilidad territorial o ésta es muy baja, es decir, afecta a un porcentaje reducido de sectores, puede resultar más práctico realizar una gestión homogénea en toda la zona. La variabilidad territorial de las razones no sólo se registra a escala anual, sino que también lo hace el conjunto de años del periodo de estudio. Por ello, tanto las medidas de gestión a corto plazo como las actuaciones a largo plazo, deben adecuarse a las diferentes unidades de territorio de cada área de estudio.

Las diferencias espaciales de las razones no permanecen constantes a lo largo de la temporada de caza. Mayoritariamente, la variabilidad territorial de las razones es mayor al comienzo de la temporada de caza que al final. Esto sugiere que con el transcurso de la temporada, las perdices de algunos sectores se trasladan y se asientan en otros. La presión cinegética y la depredación serían los principales motores de esos desplazamientos. La composición de los tipos de hábitat en un paisaje y su disposición fisonómica o espacial de los hábitats afectan a procesos ecológicos básicos que pueden influir en la dinámica de poblaciones o de la estructura de una comunidad (Dunning *et al.* 1992). Según los autores, en ocasiones los individuos se mueven entre los parches del paisaje para hacer uso de los recursos sustituibles y no sustituibles (complementación y suplementación del paisaje respectivamente). Otras veces, cuando los diferentes individuos de la misma población ocupan parches de hábitat de diferentes calidades, se produce una dinámica fuente-sumidero, en la que los individuos excedentes de los parches de mejor calidad se dispersan a los de menor calidad. Este tipo de dinámica fuente-sumidero se ha descrito en poblaciones de perdiz roja. Hay cotos que anualmente producen más perdices de las que se quedan en el área natal, permitiendo una extracción cinegética sostenible y satisfactoria no sólo en ese coto, sino también en los colindantes (Duarte & Vargas 2002).

La situación de equilibrio o desequilibrio de las poblaciones tampoco es la misma al inicio que al final de la temporada. En las primeras fechas hay más sectores cuyas razones de edades difieren de la proporción hipotética 1:1. Con el transcurso de la temporada las razones de algunos de esos sectores tienden al equilibrio, ya sea disminuyendo la razón de edades o aumentándola, tal y como se ha observado en las poblaciones estables y en declive respectivamente. Sin embargo, el desequilibrio de las razones de sexos no manifiesta esa misma tendencia generalizada. En algunas áreas, como en Las Ensanclas, los

desequilibrios entre las dos etapas son similares, en otras zonas son más frecuentes al principio y en otras al final. Lo que sí es generalizado es que los desequilibrios impliquen un predominio de los machos adultos en cualquiera de las etapas de la temporada.

Estos resultados encajan con las hipótesis compensatorias y estabilizadoras propuestas por Nadal (1994) para las poblaciones de perdiz roja. En la mayoría de las áreas de estudio la razón de edades de alguno de los sectores tiene tendencia a disminuir haciéndose próxima a uno, por la homeostasis del hábitat (hipótesis compensatoria), aunque a veces puede llegarse a ese punto mediante un aumento de la razón. La razón de sexos de los juveniles generalmente tiende a mantenerse próxima a uno (hipótesis estabilizadora A) aunque ocasionalmente tiende a aumentar o disminuir para hacerse similar a uno (hipótesis compensatoria). La razón de sexos de los adultos de gran parte de los sectores permanece estable próxima a uno (hipótesis estabilizadora A) mientras que la del resto también permanece estable, pero alejada de uno (hipótesis estabilizadora B).

El hecho de que estas tendencias se hayan detectado en las razones de los sectores parciales de las áreas de estudio, pero no en las áreas totales, se debe a que la acción conjunta de los factores que inciden sobre las poblaciones de perdiz de los distintos sectores de una misma área de estudio tiende a homogenizar las características diferenciales entre ellos (Nadal 1994).

**Figura 87:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos de los diversos sectores de cada área, en el conjunto de años del periodo de estudio.

área de estudio	sectores áreas	periodo de estudio	N	razón			
				RE	RST	RSJ	RSA
León <sup>a</sup>	montaña-transición-llano	1985-86	307				
	montaña-llano	1986-87	184				
	transición-llano	1987-88	754				
Burgos <sup>c</sup>	calidad alta-media- baja	1997-05	3069	■			
	calidad alta-media	1997-10	4551	■			
Soria <sup>c</sup>	macrohábitats A-B-C-D	1997-05	4208	■			
	macrohábitats A-B-D	1997-09	4058	■			
Huesca <sup>b</sup>	alrededores Huesca - Bajo Cinca	1985-87	1193			■	
Bajo Cinca <sup>b</sup>	secano-regadío-ecotono	1983-87	669				
Huesca <sup>c</sup>	transición-semiárida	1997-11	2228	■			■
Las Ensanchas <sup>c</sup>	sectores Este-Oeste	1998-11	13586	■	■		■
	sectores Norte-Sur	1998-11	13586	■	■		
	7 cuarteles de caza	1998-11	13586	■	■		■

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Lucio 1989; **b:** Nadal 1994; **c:** presente estudio.

**Nota:** las celdas sombreadas en negro señalan que en el conjunto del periodo de estudio, existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones de los diferentes sectores de las regiones.

**Figura 88:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos de los diversos sectores de cada área, en el periodo inicial y en el periodo final de la temporada de caza del conjunto de años de estudio.

área de estudio	sectores áreas	periodo de estudio	N	razón			
				RE	RST	RSJ	RSA
PERIODO INICIAL DE LA TEMPORADA DE CAZA							
Burgos <sup>b</sup>	calidad alta-media- baja	1997-05	1948	■			
	calidad alta-media	1997-10	3017	■			
Soria <sup>b</sup>	macrohábitats A-B-C-D	1997-05	2460	■			
	calidad alta-media	1997-09	2377				
Huesca <sup>a</sup>	alrededores Huesca - Bajo Cinca	1985-87	645				■
Huesca <sup>b</sup>	transición-semiárida	1997-11	959				
Las Ensanchas <sup>b</sup>	sectores Este-Oeste	2000,4,7	1139		■		■
	sectores Norte-Sur	2000,4,7	1139	■			■
	7 cuarteles de caza	2000,4,7	1139	■	■		■
PERIODO FINAL DE LA TEMPORADA DE CAZA							
Burgos <sup>b</sup>	calidad alta-media- baja	1997-05	943	■			
	calidad alta-media	1997-10	1590	■			
Soria <sup>b</sup>	macrohábitats A-B-C-D	1997-05	1292				
	calidad alta-media	1997-09	1313				
Huesca <sup>a</sup>	alrededores Huesca - Bajo Cinca	1985-87	548				
Huesca <sup>b</sup>	transición-semiárida	1997-11	490				
Las Ensanchas <sup>b</sup>	sectores Este-Oeste	2000,4,7	1070	■			■
	sectores Norte-Sur	2000,4,7	1070				
	7 cuarteles de caza	2000,4,7	1070				

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.

**Nota:** las celdas sombreadas en negro señalan que en el periodo de la temporada existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones de los diferentes sectores de las regiones.

**Figura 89:** Resumen de los contrastes que resultan significativos al comparar las razones de edades y sexos de los diversos sectores de cada área, en alguno de los años del periodo de estudio.

área de estudio	sectores áreas	periodo de estudio	razón			
			RE	RST	RSJ	RSA
León <sup>b</sup>	montaña-transición-llano	1985-86				
	montaña-llano	1986-87				
	transición-llano	1987-88				
Burgos <sup>d</sup>	calidad alta-media- baja	1997-11	■	■	■	
Soria <sup>d</sup>	macrohábitats A-B-C-D	1997-09	■	■	■	
Azuara <sup>c</sup>	terrazas-cabezos-mixto	1987	■		.	.
Huesca <sup>c</sup>	alrededores Huesca - Bajo Cinca	1985-87				
Bajo Cinca <sup>c</sup>	secano-regadío-ecotono	1983-87		■		
Huesca <sup>d</sup>	transición-semiárida	1997-11	■	■	■	■
Valdepeñas <sup>a</sup>	cultivo-colina-mixto	1973	■	.	.	.
Las Ensanclas <sup>d</sup>	sectores Este-Oeste	1998-11	■	■	■	■
	sectores Norte-Sur	1998-11	■	■	■	■
	7 cuarteles de caza	1998-11	■	■	■	■

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Coles 1997 (citado por c); **b:** Lucio 1989; **c:** Nadal 1994; **d:** presente estudio.

**Nota:** las celdas sombreadas señalan que en alguno de los años de estudio, existen diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) entre las razones de los diferentes sectores de las regiones. Las celdas sombreadas en negro corresponden a resultados de contrastes realizados por el autor en el presente estudio, y las celdas sombreadas en gris corresponden a citas de resultados de contrastes realizados por otros autores.

**Tabla 79:** Porcentaje de contrastes anuales en los que las razones de edades y sexos de los diversos sectores de las áreas, difieren significativamente entre sí.

área de estudio	sectores áreas	periodo de estudio	N	razones			
				RE	RST	RSJ	RSA
León <sup>a</sup>	montaña-transición-llano	1985-86	307	0%	0%	0%	0%
	montaña-llano	1986-87	184	0%	0%	0%	0%
	transición-llano	1987-88	754	0%	0%	0%	0%
Burgos <sup>c</sup>	calidad alta-media- baja	1997-05	3069	33%	0%	11%	0%
	calidad alta-media	1997-10	4551	29%	7%	14%	0%
Soria <sup>c</sup>	macrohábitats A-B-C-D	1997-05	4208	33%	25%	13%	0%
	macrohábitats A-B-D	1997-09	4058	23%	25%	8%	0%
Huesca <sup>b</sup>	alrededores Huesca - Bajo Cinca	1985-87	1193	0%	0%	0%	0%
Huesca <sup>c</sup>	transición-semiárida	1997-11	2228	20%	7%	7%	13%
Las Ensanclas <sup>c</sup>	sectores Este-Oeste	1998-11	13586	43%	7%	14%	14%
	sectores Norte-Sur	1998-11	13586	21%	29%	14%	14%
	7 cuarteles de caza	1998-11	13586	50%	14%	7%	14%

**razón:** **RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio

**Tabla 80:** Porcentaje de contrastes sectoriales en los que las razones de edades y sexos observadas de cada área difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1.

área de estudio	sectores áreas	RE		RST		RSJ		RSA	
		<1	>1	<1	>1	<1	>1	<1	>1
León <sup>a</sup>	M-T-LL	0%	33%	0%	33%	0%	0%	0%	33%
Burgos <sup>c</sup>	A-M-B	0%	100%	0%	33%	0%	0%	0%	33%
Soria <sup>c</sup>	A-B-C-D	0%	100%	0%	100%	0%	50%	0%	100%
Huesca <sup>b</sup>	ALR-BCI	100%	0%	0%	100%	0%	0%	0%	100%
Bajo Cinca <sup>b</sup>	R-S-E	33%	0%	0%	67%	0%	33%	0%	33%
Huesca <sup>c</sup>	T-S	0%	100%	50%	0%	100%	0%	0%	50%
Las Ensanclas <sup>c</sup>	sectores E-O	0%	50%	0%	100%	0%	0%	0%	100%
	sectores N-S	0%	50%	0%	100%	0%	0%	0%	100%
	7 cuarteles	14%	43%	0%	71%	0%	0%	0%	100%

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**<1:** la razón observada es significativamente inferior a 1; **>1:** la razón observada es significativamente superior a 1  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios de los que se han obtenido las razones:  
**a:** Lucio 1989; **b:** Nadal 1994; **c:** presente estudio.

**sectores áreas:** León: montaña (M), transición (T), llanura (LL); Burgos: calidad del hábitat alta (A), media (M) y baja (B); Soria: macrohábitats A, B, C, D; Huesca<sup>b</sup>: alrededores Huesca (ALR), Bajo Cinca (BCI); Bajo Cinca: regadío (R), secano (S), ecotono (E); Huesca<sup>c</sup>: transición (T), semiárida (S); Las Ensanclas (ENS): sectores Este-Oeste (E-O); sectores Norte-Sur (N-S)

**Tabla 81:** Porcentaje de contrastes sectoriales en los que las razones de edades y sexos observadas de cada área difieren significativamente de las razones hipotéticas 1:1, durante el periodo inicial y el periodo final de la temporada de caza.

área de estudio	sectores áreas	RE		RST		RSJ		RSA	
		<1	>1	<1	>1	<1	>1	<1	>1
PERIODO INICIAL DE LA TEMPORADA DE CAZA									
Burgos <sup>b</sup>	A-M-B	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%	33%
Soria <sup>b</sup>	A-B-C-D	0%	100%	0%	100%	0%	50%	0%	50%
Huesca <sup>a</sup>	ALR-BCI	100%	0%	0%	50%	0%	0%	0%	100%
Huesca <sup>b</sup>	T-S	0%	100%	50%	0%	50%	0%	0%	0%
Las Ensanclas <sup>b</sup>	sectores E-O	0%	100%	0%	50%	50%	50%	0%	50%
	sectores N-S	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%	50%
	7 cuarteles	0%	57%	0%	14%	0%	14%	0%	29%
PERIODO FINAL DE LA TEMPORADA DE CAZA									
Burgos <sup>b</sup>	A-M-B	0%	67%	0%	33%	0%	0%	0%	33%
Soria <sup>b</sup>	A-B-C-D	0%	75%	0%	25%	0%	0%	0%	50%
Huesca <sup>a</sup>	ALR-BCI	50%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Huesca <sup>b</sup>	T-S	0%	100%	50%	0%	50%	0%	0%	0%
Las Ensanclas <sup>b</sup>	sectores E-O	0%	50%	0%	50%	0%	0%	0%	50%
	sectores N-S	0%	100%	0%	50%	0%	0%	0%	100%
	7 cuarteles	0%	29%	0%	14%	0%	0%	0%	29%

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**<1:** la razón observada es significativamente inferior a 1; **>1:** la razón observada es significativamente superior a 1  
**área de estudio:** los superíndices identifican a los autores de los estudios. **a:** Nadal 1994; **b:** presente estudio.

**sectores áreas:** León: montaña (M), transición (T), llanura (LL); Burgos: calidad del hábitat alta (A), media (M) y baja (B); Soria: macrohábitats A, B, C, D; Huesca <sup>b</sup>: alrededores Huesca (ALR), Bajo Cinca (BCI); Bajo Cinca: regadío (R), secano (S), ecotono (E); Huesca <sup>c</sup>: transición (T), semiárida (S); Las Ensanclas (ENS): sectores Este-Oeste (E-O); sectores Norte-Sur (N-S)

## Los modelos poblacionales

### ¿La razón de un año depende de la razón del año anterior?

Ninguna de las razones de edades y sexos de Las Ensanhas depende significativamente de las razones registradas el año anterior. No lo hacen las razones del conjunto de la finca, ni las razones agrupadas por sectores, ni las razones individuales de los cuarteles de ojeo (Tabla 61). Estos resultados coinciden con los obtenidos en las poblaciones de perdiz roja de las provincias de Burgos, Soria y Huesca, así como con los de la población de perdiz pardilla francesa de Provins, que son las áreas estudiadas durante un periodo de tiempo más largo. Al evaluar simultáneamente las razones de todas las áreas de estudio (las anteriores más León, Palencia, Cuenca y Alicante), tampoco se detecta ningún tipo de asociación significativa entre las razones de dos años consecutivos (Tabla 82).

**Tabla 82:** Modelos de regresión simple que estiman el ajuste de las razones de edades y sexos de un año en función de las razones del año anterior, en las diferentes áreas de estudio y en el conjunto de las mismas.

áreas de estudio	RE			RST			RSJ			RSA		
	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F
Provins, FR	8	0,12	0,3944	8	0,19	0,2824	8	0,02	0,7480	8	0,04	0,6238
Burgos	14	0,06	0,4192	14	0,01	0,6917	14	0,00	0,9385	14	0,00	0,8815
Soria	13	0,00	0,9775	13	0,00	0,8702	13	0,20	0,1304	13	0,16	0,1729
Huesca	17	0,07	0,3050	18	0,08	0,2407	18	0,04	0,4514	16	0,22	0,0639
ENS (finca)	13	0,04	0,5150	13	0,13	0,2207	13	0,04	0,5196	13	0,09	0,3092
ENS (cuart)	83	0,04	0,0746	83	0,02	0,2321	79	0,00	0,9070	83	0,05	0,0541
total áreas	79	0,03	0,1370	80	0,03	0,1120	80	0,03	0,1389	76	0,01	0,4005

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**total áreas:** Provins 1968-79 (Francia, perdiz pardilla); León 1985-88; Palencia 1993-94, 96-97; Burgos 1997-11; Soria 1997-10; Huesca 1983-87, 97-11; Cuenca 1998-04, Las Ensanhas (ENS finca), C. Real 1998-11; Alicante 1988-90

**Nota:** se han excluido de los modelos los valores anómalos procedentes de años con insuficiente tamaño de muestra

Sabemos que las razones de edades y sexos varían interanualmente y que la razón de edades es la que presenta unas oscilaciones más acusadas. Sin embargo, las razones de un año no condicionan las razones del año siguiente, lo que significa que hay factores ajenos a la propia estructura de la población, que son los que determinan la productividad anual y los desequilibrios entre sexos. Sin duda, la meteorología es uno de ellos y probablemente el más determinante. La productividad anual de las poblaciones de perdiz roja está estrechamente ligada al desarrollo climático anual (Lucio 1989, 1990, Nadal 1995 y Casas *et al.* 2009). Aunque la densidad de la población también podría desempeñar un papel relativamente importante, pues muchos de los mecanismos que intervienen en el proceso de regulación de la población son densodependientes. Los descensos en las tasas de producción de las poblaciones se han asociado con elevadas densidades en primavera, a causa principalmente de una competencia intraespecífica por los recursos, especialmente por el hábitat de nidificación (Potts 1986, Rands 1986, 1987b, Montagna & Meriggi 1991, Panek 1997, Bro *et al.* 2003). Sin embargo, en Las Ensanhas no se ha hallado ninguna dependencia lineal significativa entre la densidad (parejas/100 ha) y las razones de edades y sexos de otoño (razón de edades N=10; R<sup>2</sup>=0,08; F=0,73; p=0,42; razón de sexos de los adultos N=10; R<sup>2</sup>=0,10; F=0,93; p=0,36; razón de sexos de los juveniles N=10; R<sup>2</sup>=0,11; F=1,03; p=0,34).

En cualquier caso, estos resultados confirman que las medidas anuales de gestión no se pueden fundamentar exclusivamente en los resultados de la estructura poblacional de la anterior temporada de caza. Éstos deben complementarse con los datos de la densidad poblacional de ese año, tanto al principio de la primavera, cuando las perdices están en parejas, como al final del verano, cuando hay bandos de adultos con pollos. Es la manera de conocer cuál es la base reproductora de ese año y qué éxito de reproducción ha tenido.

### ¿La razón del primer día de caza de la temporada afecta a la razón del último?

La razón de edades del último día de cacería de Las Ensanhas depende significativamente de la razón del primer día. Sin embargo, en ninguna de las tres razones de sexos se observa este tipo de asociación. Estos resultados coinciden con los de otras áreas evaluadas. La razón de edades de la etapa final depende de las razones de la etapa inicial en las poblaciones de Burgos y Huesca, y también en las del total de áreas de estudio (Burgos, Soria, Huesca, Cuenca y Las Ensanhas). A su vez, las razones de sexos no manifiestan ningún tipo de dependencia en la mayoría de las áreas estudiadas, ni en el conjunto de las mismas. Únicamente en las poblaciones de Burgos, la razón de sexos total y la razón de sexos de los juveniles de las dos fechas están significativamente relacionadas (Tabla 83).

**Tabla 83:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto de las razones del inicio de la temporada de caza sobre las razones del final, en las diferentes áreas de estudio y en el conjunto de las mismas.

áreas de estudio	RE			RST			RSJ			RSA		
	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F
Burgos	13	0,78	<0,0001	15	0,49	0,0038	15	0,43	0,0080	14	0,06	0,3938
Soria	14	0,16	0,1578	14	0,20	0,1131	14	0,03	0,5524	13	0,02	0,6827
Huesca	16	0,46	0,0041	17	0,02	0,5877	16	0,00	0,9468	15	0,08	0,3205
Ensanhas	7	0,89	0,0013	7	0,41	0,1194	6	0,38	0,1911	7	0,05	0,6297
total áreas	55	0,43	<0,0001	59	0,04	0,1490	56	0,08	0,0355	54	0,01	0,6072

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSJ:** de sexos de los juveniles; **RSA:** de sexos de los adultos  
**total áreas:** Burgos 1997-11; Soria 1997-10; Huesca 1983-87, 97-11; Cuenca 1998-04, Las Ensanhas (conjunto finca), C. Real 1998-11

**Nota:** se han excluido de los modelos los valores anómalos procedentes de años con insuficiente tamaño de muestra

El grado de asociación entre las razones de edades de las dos fechas es más estrecho en Las Ensanhas ( $R^2=0,89$ ) que en Burgos ( $R^2=0,78$ ), Huesca ( $R^2=0,46$ ) y el total de áreas de estudio ( $R^2=0,43$ ). Esto puede deberse a que el intervalo de tiempo transcurrido entre la primera y la última cacería es mucho menor en Las Ensanhas que en el resto. De hecho, en los modelos elaborados a partir de las razones de los sectores y de los cuarteles de la finca (en lugar de las razones del conjunto de la finca), se observa que el grado de asociación entre las razones de edades del inicio y del final, disminuye a medida que el intervalo de tiempo entre esas dos fechas se hace más grande. También se observa ese decremento a medida que la unidad de territorio utilizada es más pequeña. El modelo elaborado a partir de las razones del conjunto de la finca explica más variabilidad que los modelos elaborados a partir de los sectores y a su vez, los de éstos explican más que los modelos elaborados a partir de los cuarteles (Tabla 62).

### ¿Qué grado de asociación existe entre la razón de los diferentes sectores de un área de estudio?

En Las Ensanhas, las razones de edades anuales de los diferentes sectores están correlacionadas significativamente. En contraposición, ninguna de las tres razones de sexos lo está. El grado de asociación entre las razones de edades es mayor en la agrupación Norte-Sur que en la Este-Oeste, aunque en ambas es notablemente elevado ( $r=0,97$  y  $r=0,88$ ). El coeficiente de correlación entre los dos cuarteles del Sur ( $r=0,74$ ) es muy similar al promedio de los coeficientes de correlación entre las diez parejas de cuarteles del sector Norte ( $r=0,76$ ). Sin embargo, el coeficiente de correlación entre los dos cuarteles del sector Este ( $r=0,96$ ) es mucho más elevado que el promedio de los coeficientes de correlación entre las diez parejas de cuarteles del sector Oeste ( $r=0,74$ ) (Tabla 63 y Tabla 64). De modo que para evaluar la productividad de la población, la agrupación Norte-Sur resultaría más homogénea que la agrupación Este-Oeste.

Estos resultados confirman los obtenidos en contrastes anteriores, que señalaban que a lo largo de las 14 temporadas de estudio, las diferencias entre las razones de edades de los sectores Este-Oeste eran el doble de frecuentes que las registradas entre los sectores Norte-Sur (Figura 62). Todo ello sugiere que la

agrupación Este-Oeste puede estar separando dos sectores de diferente calidad de hábitat, mientras que la agrupación Norte-Sur no lo haría.

La razón de edades global del sector Este es significativamente mayor que la del sector Oeste (Figura 59). Eso, unido al hecho de que en la mayoría de los años en los que se registran diferencias entre los dos sectores, la razón de edades del sector Este es mayor que la del Oeste (Figura 62), apunta a que el sector Este sería la zona más óptima de la finca para la perdiz roja. Esas diferencias en la calidad del hábitat probablemente estén asociadas con una mayor disponibilidad de cobertura, más que con una mayor disponibilidad de alimento, pues en todos los cuarteles hay comederos y bebederos artificiales que suplementan el alimento natural. Así mismo, Rands (1987b) comprobó que en las poblaciones de perdiz roja británicas no existía ninguna relación significativa entre la razón de edades y el alimento disponible, pero que sí había una asociación positiva con la cantidad y calidad del hábitat disponible para la nidificación. En lo que a los cuarteles individuales de ojeo se refiere, la asociación más estrecha se ha registrado precisamente entre las razones de edades anuales de los dos únicos cuarteles del sector Este (Tabla 64), de lo que se deduce que Hito Chico y Baenar ofrecen son los que ofrecen los recursos de cobertura más similares.

En el resto de áreas de estudio evaluadas, generalmente no se han detectado asociaciones significativas entre las razones de edades y sexos de los diferentes sectores, posiblemente a causa de la gran heterogeneidad de los cotos que los integran. En las provincias de Soria y Burgos se han hallado algunos casos aislados, donde las razones de los sectores sí están correlacionadas, pero no se aprecia ningún tipo de patrón que facilite su interpretación (Tabla 84).

**Tabla 84:** Modelos de correlación que estiman el grado de relación entre las razones anuales de las parejas de sectores de las diferentes áreas de estudio.

áreas y sectores	RE			RST			RSJ			RSA			
	N	r	prob	N	r	prob	N	r	prob	N	r	prob	
Burgos	A-M	14	0,15	0,6122	9	0,23	0,5508	13	0,10	0,7417	13	-0,37	0,2173
	A-B	9	0,08	0,8421	13	0,22	0,4740	8	0,62	0,0992	7	0,81	0,0270
	M-B	9	0,55	0,1212	9	-0,03	0,9389	8	0,33	0,4276	7	-0,49	0,2631
Soria	A-B	12	0,71	0,0092	12	-0,03	0,9225	13	-0,56	0,0473	11	0,55	0,0822
	A-C	8	0,38	0,3466	7	-0,07	0,8792	8	-0,01	0,9898	7	0,81	0,0277
	A-D	11	0,13	0,7041	12	0,37	0,2336	13	-0,06	0,8508	10	-0,32	0,3650
	B-C	8	0,37	0,3654	8	-0,12	0,7704	8	-0,49	0,2155	7	-0,06	0,9066
	B-D	12	0,37	0,2348	13	-0,14	0,6418	13	0,02	0,9363	10	-0,21	0,5576
	C-D	7	-0,08	0,8726	8	0,46	0,2540	8	-0,21	0,6239	7	-0,16	0,7312
Huesca	T-S	13	0,44	0,1341	13	0,28	0,3526	13	0,14	0,6569	13	-0,32	0,2923
ENS	E-O	14	0,88	<0,0001	14	0,40	0,1527	14	-0,06	0,8468	14	0,10	0,7251
	N-S	14	0,97	<0,0001	14	0,16	0,5880	14	-0,07	0,8168	14	-0,06	0,8428

**razón:** RE: de edades; RST: de sexos totales; RSJ: de sexos de los juveniles; RSA: de sexos de los adultos  
**Burgos:** A (calidad hábitat alta), M (calidad hábitat media) y B (calidad hábitat baja); **Soria:** A, B, C y D (macrohábitats A, B, C y D); **Huesca:** T (transición en 1997-11 y alrededores Huesca en 1985-87) y S (semiárida en 1997-11 y Bajo Cinca en 1983-87); **Las Ensanchas (ENS):** E-O (sectores Este-Oeste) y N-S (sectores Norte-Sur)

**Nota:** se han excluido de los modelos los valores anómalos procedentes de años con insuficiente tamaño de muestra

En otras especies de galliformes se han registrado similitudes en la dinámica de poblaciones próximas. Kerlin *et al.* (2007), tras evaluar la correlación espacial de las poblaciones de lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*), hallaron niveles relativamente altos de sincronía en la dinámica de las poblaciones de páramos adyacentes, a la vez que detectaron que la sincronía disminuía drásticamente a medida que aumentaba la distancia entre páramos. Por lo que consideraron que la dispersión era un posible mecanismo para explicar estos patrones. También señalaron que las variables meteorológicas podían generar una mayor sincronía local, ya que las poblaciones que experimentan condiciones similares son propensas a responder de una manera similar. Cattadori *et al.* (1999, 2000) otorgaron mucho más importancia a estas últimas que a la dispersión. Los resultados de sus estudios sobre la sincronía espacial de las poblaciones de grévol (*Bonasa bonasia*), urogallo (*Tetrao urogallus*), gallo lira (*Tetrao tetrix*), perdiz

griega central (*Alectoris graeca saxatilis*) y perdiz nival (*Lagopus mutus*) en las Dolomitas, sugerían que aunque exista alguna dispersión entre las poblaciones, la estocasticidad ambiental es la que desempeña el papel dominante en la sincronización de las fluctuaciones de esas especies. Es posible que la influencia de esa estocasticidad ambiental no sea la misma en las áreas de clima mediterráneo. Por ello, resultaría muy interesante realizar este tipo de estudios en las poblaciones de perdiz roja, aunque para eso se requieren series de tiempo muy largas de un número elevado de poblaciones, subpoblaciones o metapoblaciones.

### ¿La razón de sexos influye a la razón de edades?

Southwood (1967), tras evaluar una población de perdiz del sur de Inglaterra durante diez años, halló una correlación significativa entre la tasa de mortalidad de los pollos y la razón de sexos ( $r=0,80$ ). Sin embargo, se cuestionó la causalidad de la relación, al considerar que las dos variables podrían depender a su vez de una tercera, la densidad de la población. Según él, tanto el exceso de machos, como la elevada tasa de mortalidad de los pollos, que implicaría una reducida razón de edades, estarían asociados con una elevada densidad de la población. Birkan (1977b) obtuvo una relación inversamente proporcional entre la proporción de machos de un año y la razón de edades del año siguiente ( $y=0,009x+6,9$ ;  $r=-0,56$ ), señalando que el exceso de machos en otoño, afecta al éxito reproductor de la primavera siguiente.

En Las Ensanchas no se ha detectado ninguna dependencia lineal significativa entre la razón de edades y la razón de sexos de los 14 años de estudio, ni entre ninguna de las dos razones y la densidad. Eso significa que en un año dado, la mayor o menor proporción de hembras adultas (razón de sexos de los adultos) no se traduce en una mayor o menor productividad en ese año (razón de edades). Tampoco la proporción de hembras adultas ni de hembras totales del año anterior influyen significativamente en la productividad anual (Tabla 65). Estos resultados coinciden con los observados en las poblaciones de todas las áreas de estudio evaluadas (Tabla 85).

**Tabla 85:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto de la razón de sexos anual sobre la razón de edades anual, en las diferentes áreas de estudio y en el conjunto de las mismas.

áreas de estudio	RE año t y RSA año t			RE año t y RSA año t-1			RE año t y RST año t-1		
	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F	N	R <sup>2</sup>	prob>F
Provins	9	0,00	0,9823	8	0,00	0,9848	8	0,21	0,2583
León (S)	9	0,22	0,2084	8	0,03	0,6606	8	0,26	0,1984
Burgos (P)	15	0,03	0,5566	14	0,02	0,5943	14	0,01	0,7252
(S)	35	0,00	0,9957	34	0,01	0,6858	35	0,00	0,8598
Soria (P)	14	0,01	0,7564	13	0,00	0,9302	13	0,00	0,8535
(S)	39	0,04	0,2185	35	0,03	0,3528	41	0,00	0,8421
Huesca (P)	19	0,06	0,3132	16	0,00	0,8089	17	0,07	0,2942
(S)	34	0,03	0,3091	30	0,00	0,9843	34	0,00	0,9323
ENS (F)	14	0,10	0,2607	13	0,00	0,9493	13	0,11	0,2717
(E-O)	28	0,00	0,8811	26	0,00	0,8773	26	0,13	0,0748
(N-S)	28	0,07	0,1804	26	0,00	0,7885	26	0,06	0,2485
(C)	93	0,00	0,9492	83	0,01	0,4776	83	0,07	0,0174
total áreas	88	0,02	0,2219	77	0,00	0,7788	79	0,00	0,6449

**razón: RE:** de edades; **RST:** de sexos totales; **RSA:** de sexos de los adultos

**total áreas:** Provins 1968-79 (Francia, perdiz pardilla); León 1985-88; Palencia 1993-94, 96-97; Burgos 1997-11; Soria 1997-10; Huesca 1983-87, 97-11; Cuenca 1998-04, Las Ensanchas (ENS finca) 1998-11, C. Real 1998-11; Alicante 1988-90

**Nota:** los modelos se han elaborado a partir de las razones provinciales (P) y de las sectoriales (S). En Las Ensanchas (ENS), se han construido a partir de las razones del total de la finca (F), de los sectores Este-Oeste y Norte-Sur (E-O; N-S) y de los cuarteles de ojeo (C). Se han excluido de los modelos los valores anómalos procedentes de años con insuficiente tamaño de muestra.

Los datos pueden parecer algo sorprendentes, pues dado que la razón de sexos total es un indicador de la productividad potencial de la población, cabría esperar una relación inversamente proporcional entre la razón de sexos y la razón de edades. Sin embargo, de nuevo comprobamos que una cosa es la productividad potencial y otra muy distinta la productividad real.

### **¿Cómo afectan las variables meteorológicas anuales a la estructura poblacional?**

La meteorología es uno de los factores principales que afectan a las poblaciones de animales, pero todavía se desconoce el impacto real que ejerce sobre la dinámica poblacional (Knape & De Valpine 2011). Las aves son uno de los grupos taxonómicos más ampliamente estudiados, por lo que existe un gran número de trabajos que señalan el efecto del clima sobre la abundancia, el tamaño y la composición de las poblaciones (Jenouvrier 2013).

La climatología influye en las poblaciones a través de múltiples vías, ya sea actuando directamente sobre las tasas vitales (supervivencia, reclutamiento, éxito reproductor, etc), o interviniendo indirectamente a través de su efecto sobre el hábitat y las presas/depredadores, lo que se traduce en respuestas complejas y retardadas. Los cambios en las precipitaciones y la temperatura pueden tener grandes efectos sobre la estructura y composición de la vegetación, que son determinantes en la distribución y abundancia de aves. Del mismo modo que pueden influir en la fenología y la abundancia de muchos invertebrados, que actúan como recursos alimenticios importantes para muchas aves (Seavy *et al.* 2008). Las poblaciones de aves se ven afectadas tanto por los índices atmosféricos a gran escala, como la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) o El Niño ligado al fenómeno atmosférico de Oscilación del Sur (ENSO), como por variables meteorológicas locales como la temperatura, la precipitación, el grosor de la capa de nieve, el viento y las corrientes marinas (Stenseth *et al.* 2002).

Las respuestas de las poblaciones pueden variar a lo largo de las estaciones del año y algunas especies de aves pueden ser más sensibles a una estación en particular (Jenouvrier 2013). Hay periodos críticos del año durante los cuales las variaciones climáticas afectan con mayor fuerza a la dinámica de la población. Los mayores impactos de la variación climatológica sobre los cambios anuales en el tamaño de las poblaciones pueden tener lugar durante la época no reproductiva (*tub-hypothesis*) a través de un efecto sobre las pérdidas de individuos, o pueden producirse durante la época de reproducción (*tap-hypothesis*) mediante una repercusión sobre el reclutamiento (Sæther & Engen 2004).

Un estudio cualitativo de la influencia del clima en la dinámica de poblaciones de aves mostró que los cambios anuales en el tamaño de población de las especies de aves nidífugas y de especies que viven en condiciones áridas tendían a estar más influenciados por la variación temporal en el reclutamiento, mientras que la dinámica de las aves altriciales estaba más fuertemente afectada por la magnitud de las pérdidas durante la temporada no reproductiva. En el caso concreto de las galliformes, hay numerosas evidencias de que las condiciones climáticas durante la estación reproductiva, pueden afectar a las fluctuaciones poblacionales de las especies, a través de un efecto sobre la tasa de reclutamiento (Sæther *et al.* 2004).

Hay muchos estudios sobre la relación entre el clima y la reproducción en las galliformes, especialmente en las especies de mayor interés cinegético, en las que las rentas anuales por caza dependen directamente de la productividad (Lucio 1990). Precisamente, los datos históricos procedentes de las tablas de caza constituyen una de las series de datos más largas disponibles sobre el tamaño de las poblaciones de aves. De hecho, el primer estudio detallado de las poblaciones de aves en Gran Bretaña se realizó con el lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*), con el objetivo de descubrir la causa de las disminuciones periódicas en el número de sus efectivos poblacionales (Newton 2007).

En algunas especies de galliformes, las condiciones meteorológicas de fechas previas a la puesta inciden sobre una mayor o menor productividad de las hembras. Slagsvold & Grasaas (1979) observaron que en el Sur de Noruega las poblaciones de urogallo (*Tetrao urogallus*) alcanzaban su mayores densidades otoñales cuando había un deshielo precoz en primavera, lo que facilitaba el engorde postnupcial de las hembras y aumentaba su productividad. En las poblaciones de grévol (*Bonasa bonasia*) de Finlandia y Polonia, se comprobó que su éxito reproductivo se asociaba positivamente con las temperaturas elevadas y

negativamente con el número de días de precipitación durante el periodo previo a la puesta. La disponibilidad de alimentos nutricionalmente ricos y la capacidad de las hembras para obtenerlos durante el periodo en el que estaban ganando masa corporal rápidamente y formando los huevos, influía en el éxito reproductor (Swenson *et al.* 1994). El éxito reproductivo de la perdiz nival (*Lagopus muta*) en el Este de los Pirineos franceses se asoció positivamente con la aparición temprana de terreno sin nieve, y la fecha de fundición de la nieve era el modelo individual que mejor explicaba la variación anual en el éxito reproductivo (Novoa *et al.* 2007). El estudio de la dinámica poblacional de pavos silvestres (*Meleagris gallopavo silvestris*) en el Suroeste de Wisconsin, asoció el descenso en el reclutamiento con un clima primaveral frío y húmedo (Rolley *et al.* 1998). La meteorología previa a la puesta no sólo afecta a factores nutricionales, también pueden intervenir en la transmisión de enfermedades. Cattadori *et al.* (2005) comprobaron que las condiciones de temperatura y humedad influyen en la transmisión densodependiente de nemátodos gastrointestinales, que disminuyen la fecundidad y el tamaño de las puestas del lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*).

El efecto de la climatología sobre la tasa de reclutamiento de las galliformes no se limita a la época previa a la puesta, también actúa durante el periodo de eclosión y los primeros días de vida de los pollos. Las condiciones climáticas adversas pueden afectar a los pollos precociales de dos maneras, directamente por un descenso en el tiempo destinado a la alimentación, lo que implica una ingesta insuficiente de nutrientes, y/o indirectamente a través de una reducción en la calidad del alimento (fenología de las plantas y cantidad de insectos en la dieta) y en su disponibilidad (cubierta de nieve, fuertes precipitaciones, etc) (Jørgensen & Blix 1985).

La tasa de supervivencia de los pollos de urogallo (*Tetrao urogallus*) está inversamente relacionada con el número de días con lluvia durante el periodo de eclosión y los primeros días de vida de los pollos, que pueden alimentarse con más éxito en condiciones cálidas y secas (Slagsvold & Grasaas 1979, Moss & Oswald 1985, Moss 1986 y Moss *et al.* 2001). Las precipitaciones después del periodo de eclosión también tienen un efecto negativo sobre el éxito reproductivo de la perdiz nival (*Lagopus muta*), en los Pirineos orientales franceses (Novoa *et al.* 2007).

Myrberget *et al.* (1977) comprobaron que en el Norte de Noruega, las altas temperaturas antes de la eclosión tienen una influencia positiva en el crecimiento y supervivencia de los pollos de lagópodo común (*Lagopus lagopus*). Erikstad & Spidsø (1982) observaron que en los veranos cálidos y secos, los pollos de menos de un mes de vida tenían los buches el doble de llenos que en veranos fríos y húmedos. La meteorología no influía en la proporción de insectos/plantas de su dieta, pero sí lo hacía y mucho, en la selección de los insectos ingeridos. En veranos cálidos los pollos seleccionaban principalmente larvas de gran tamaño mientras que en veranos fríos se alimentaban de insectos más pequeños. El descenso de la temperatura ambiente y la lluvia reducía el tiempo de alimentación disponible en un 60% para los pollitos de entre dos y cinco días de edad. Además durante el mal tiempo, los polluelos, para evitar mojarse, tendían a evitar los hábitats con vegetación más densa, que es la que ofrece la mejor alimentación. Jørgensen & Blix (1985) evaluaron experimentalmente los efectos de la temperatura ambiente y la disponibilidad y la calidad de alimentos en el crecimiento y la supervivencia de los pollos de lagópodo común en el laboratorio. Observaron que los pollos eran incapaces de compensar el aumento de gasto energético y la reducción de la calidad de los alimentos a base de aumentar la ingesta de alimentos. Por lo que concluyeron que la disponibilidad de alimentos de alta calidad era mucho más determinante para el crecimiento y supervivencia de los pollos, que las bajas temperaturas ambientales.

Las condiciones climáticas también pueden influir sobre la supervivencia de los pollos de lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*). Un clima seco y cálido tras la eclosión de los pollos favorece su alimentación y crecimiento, al contrario de lo que sucede con los pollos que nacen durante períodos fríos y lluviosos, que disponen de menos tiempo de forrajeo (Cattadori *et al.* 2005). Ludwig *et al.* (2006) observaron que en las poblaciones de gallo lira (*Tetrao tetrix*) de Finlandia las fechas de puesta y eclosión de los pollos se adelantaban en las primaveras más cálidas. Cuando ese avance no iba acompañado de un aumento de temperatura al inicio de verano, la tasa de supervivencia de los pollos disminuía, pues éstos tenían que hacer frente a unas condiciones demasiado frías durante sus primeros días de vida. El efecto de la temperatura sobre la supervivencia de los pollos era mayor durante los primeros diez días después de la eclosión.

En las poblaciones de perdiz pardilla (*Perdix perdix*) de Gran Bretaña y Francia, las lluvias de los meses de junio y julio se asocian generalmente con un descenso de la productividad (Birkan 1977b, Green 1984b, Potts 1986, Birkan & Pépin 1983, los dos últimos citados por Lucio 1990). Aunque en las poblaciones del Norte de Francia, Reitz (1988) encontró una asociación positiva entre la productividad y las lluvias de junio. Según él, la reproducción era más efectiva en los años en los que los veranos eran calurosos y presentaban precipitaciones concentradas en cortos periodos de tiempo. También en el Norte de Francia, Ricci & Garrigues (1986) comprobaron que la proporción de hembras que no iban acompañadas de pollos, disminuía cuando las temperaturas de febrero, marzo, junio y julio eran elevadas. La supervivencia de los jóvenes se relacionó con la temperatura de febrero, junio y julio, pero no hallaron correlación con las lluvias de verano o invierno. En el centro de Italia, tras evaluar los parámetros demográficos de una población de perdiz pardilla reintroducida, Rosin *et al.* (2010) comprobaron que las temperaturas cálidas a principios de invierno y primavera se asociaban con un aumento de la densidad de parejas en primavera, mientras que las temperaturas elevadas a principio de verano lo hacían con la disminución de la productividad. En Polonia, las fluctuaciones anuales en la tasa de supervivencia de pollos de perdiz pardilla también están relacionadas con las condiciones climáticas. Los valores más bajos de supervivencia de los pollos se registran en años con condiciones meteorológicas particularmente desfavorables (Panek 2005). Las altas temperaturas durante el mes de junio aumentan la supervivencia de los pollos, mientras que el número de días de lluvia de ese mismo mes la disminuyen (Panek 1992). En Bulgaria, las razones de edades de otoño se relacionan positivamente con las temperaturas medias de mayo a agosto, y negativamente con las precipitaciones de abril a octubre. De hecho, sería teóricamente posible que la razón de edades incrementara un 15% si las temperaturas de junio a agosto fueran favorables o que disminuyeran un 17% si las precipitaciones de abril a octubre fueran demasiado abundantes. Las temperaturas elevadas de mayo favorecen el desarrollo de las poblaciones de insectos, haciendo que sean numerosos en los meses de junio y julio, durante las primeras semanas de vida de los pollos. A su vez, las elevadas temperaturas durante esos meses hacen que los insectos sean más activos, por lo que los pollos tienen que desplazarse poco para alimentarse y son menos vulnerables a los depredadores (Milanov 1998). En España, en las montañas de Palencia, el éxito reproductor de las poblaciones de perdiz pardilla se asocia positivamente con la temperatura de junio, y negativamente con la temperatura de septiembre y las precipitaciones de julio (Junco 2002).

En una población de perdiz griega (*Alectoris graeca*) de los Alpes occidentales, Giordano *et al.* (2011) comprobaron que las precipitaciones y temperaturas intensas que se producen durante el periodo reproductor eran cruciales en el éxito reproductivo. La máxima acumulación de un solo evento de lluvia en la segunda quincena de julio fue el parámetro climático que mostró la correlación negativa más fuerte con el índice reproductivo. Botsford *et al.* (1988), tras estudiar durante veintitrés años una población de colín de California (*Callipepla californica*) en una zona semiárida de California, obtuvieron una asociación positiva entre el éxito reproductivo (juveniles/adultos) de un año y la precipitación del invierno anterior. En las poblaciones de colín de Virginia (*Colinus virginianus*) del Sur de Texas, la razón de edades se relaciona positivamente con la precipitación acumulada de abril a agosto, y se asocia negativamente con el promedio de la temperatura máxima diaria de los meses de junio a agosto (Tri *et al.* 2012). En España, la abundancia y éxito reproductor de la codorniz común (*Coturnix coturnix*) está asociada con la precipitación. Puigserver *et al.* (1999) hallaron una relación positiva entre la abundancia de codornices cazadas en un coto de Teruel y las precipitaciones acumuladas en los meses anteriores. A escala nacional, Nadal & Ponz (2012) encontraron una relación significativa entre la precipitación acumulada desde comienzos de año hasta agosto y la razón de edades durante la media veda, señalando que la reproducción tardía de la codorniz depende de las lluvias sobre la península.

Aunque en las especies de galliformes, las variaciones climáticas inciden mayoritariamente en la dinámica poblacional durante el periodo reproductor, ya sea antes o después de la puesta, la bibliografía también describe casos en los que lo hace en el periodo invernal. En las grandes planicies del Norte de América, como las de Dakota del Sur, los inviernos severos reducen la tasa de supervivencia de los faisanes (*Phasianus colchius*), pues al alterarse la disponibilidad de cobertura, éstos son más vulnerables a los depredadores (Gabbert *et al.* 1999). Según Rajala (1974, citado por Lucio 1990) en algunas zonas de Finlandia, los cambios de densidad de las poblaciones de urogallo (*Tetrao urogallus*) en periodos largos de tiempo, dependen más de la mortalidad de las aves en otoños sucesivos que del éxito reproductor. En Polonia, las poblaciones de perdiz pardilla (*Perdix perdix*) fluctuaron ampliamente durante las décadas de

1960 y 1970, principalmente, a causa de grandes descensos del tamaño de las poblaciones tras la consecución de inviernos muy rigurosos (Chlewski & Panek 1998, Pielowski & Pinkowski 1998, citados ambos por Rosin *et al.* 2010). También en Polonia, Panek (1990) observó que las tasas de mortalidad invernal más elevadas se registraban en los inviernos en los que las bajas temperaturas se prolongaban en el tiempo y la cubierta de nieve era muy dura, lo que hacía más difícil encontrar comida y refugio, lo que aumentaba la vulnerabilidad de las perdices frente a los depredadores. Meriggi *et al.* (1900) observaron que en una población de perdiz pardilla del Noreste de Italia, los inviernos severos podían reducir drásticamente la densidad de parejas. En las poblaciones de perdiz pardilla introducidas en Norteamérica, también hay registros de inviernos severos que reducen las tasas de supervivencia (Church & Porter 1990) a causa de un aumento de su vulnerabilidad frente a los depredadores alados.

La influencia de las condiciones climáticas sobre las poblaciones de perdiz roja, no se ha evaluado con la misma intensidad que en las anteriores especies, sobre todo las de la Familia de los Tetraónidos y la perdiz pardilla. El primer estudio lo realizó Green (1984b), en Anglia Oriental, una región al este de Inglaterra, donde la perdiz roja fue introducida a finales del siglo XVIII (Cramp & Simmons 1980), en el límite bioclimático de distribución de la especie. Observó que la duración de los periodos de actividad de los pollos aumentaba con el incremento de la temperatura, y disminuía cuando la vegetación estaba húmeda por la lluvia y el rocío. Las tasas de supervivencia de los pollos se asociaban positivamente con las temperaturas de junio y julio. Aunque el autor sí tenía claro la influencia de la temperatura y la precipitación sobre la supervivencia de los pollos, presentaba dudas sobre si la incidencia directa a través de la actividad de los pollos tenía más peso que el efecto indirecto mediante el aporte de alimento (densidad y abundancia de artrópodos).

En España, a pesar de que la perdiz roja es una de las especies de mayor interés cinegético, no abundan los estudios al respecto de la influencia del clima sobre el éxito reproductor en particular o la estructura de las poblaciones en general. Lucio (1990) estudió la influencia de la temperatura y las precipitaciones en la productividad de las poblaciones de perdiz roja de León, aunque en una serie temporal corta (1985-87). Sus resultados señalaron que el promedio de pollos por bando familiar en julio y agosto aumentaba significativamente con el incremento del número de días de lluvia en junio y el descenso de las temperaturas medias de mayo. A su vez, las razones de edades de septiembre y de las tablas de caza aumentaban cuando también lo hacían las precipitaciones y el número de días de lluvia de julio. Además, la razón de edades de septiembre se asociaba positivamente con la temperatura media de abril, mientras que la razón de edades de las tablas de caza se asociaba negativamente con la temperatura media de marzo. Junco (2002) realizó un estudio muy similar con las poblaciones de montaña de Palencia, con una serie temporal de cuatro años (1996-99), obteniendo resultados muy distintos a los registrados en León. El promedio de pollos por bando disminuía significativamente con el aumento de las precipitaciones de marzo y junio. De la misma manera que la razón de edades lo hacía con las precipitaciones de julio, el número de días de lluvia de junio y agosto y la temperatura media del mes de agosto.

Villanúa *et al.* (2005) y Villanúa (2007) evaluaron los factores que influyen en la densidad estival de las poblaciones de perdiz roja de Aragón a lo largo de siete años (1998-2004). Sus resultados señalaron que las condiciones climatológicas eran las que más influencia ejercían en el tamaño de las poblaciones de esa zona, más incluso que la estructura del hábitat y la presión cinegética. Las temperaturas extremas (más las máximas que las mínimas) y el número de días con granizo (desde abril a septiembre) fueron las variables meteorológicas con mayor influencia sobre la densidad estival. Según los autores, éstas posiblemente actuaban aumentando la depredación de los adultos y disminuyendo el éxito reproductivo y la tasa de supervivencia de los pollos.

En la comarca de Campo de Calatrava, al oeste de Ciudad Real, a poco más de 100 Km de Las Ensanhas, Casas *et al.* (2009) asociaron el menor tamaño de las puestas y la ausencia de dobles puestas con un final del invierno y una primavera muy secos. Los años con más precipitaciones en primavera presentaban porcentajes mayores de dobles puestas, que según los autores se explicarían por una mayor capacidad de puesta de las hembras (Rueda *et al.* 2003). De los cuatro años no consecutivos de estudio (2003-05, 2007), el único en el que no se registró ninguna incubación a cargo de los machos fue 2005. Además, el promedio del tamaño de puesta de ese año fue inferior al de otros años. Estos resultados están en consonancia con los observados en Las Ensanhas en esas fechas. El promedio del porcentaje de puestas

dobles estimado en la finca durante 1999-2006 es del 48%. El registro de 2005 (19%) es uno de los más bajos de todo el periodo de estudio, junto con el de 1999 (13%). Potts (2012) asoció esos valores mínimos a los efectos del granizo en junio de 1999 y a la extrema sequía de 2005. Los valores mínimos del porcentaje de puestas dobles de 1999 y 2005 coinciden con los valores mínimos de las razones de edades, tanto las de julio como las de las tablas de caza. De hecho, la asociación entre las variables es muy elevada, algo más en las razones de edades de julio ( $N=7$ ;  $R^2=0,94$ ;  $F=84,59$ ;  $p<0,0003$ ) que en las de las tablas de caza ( $N=7$ ;  $R^2=0,84$ ;  $F=27,14$ ;  $p<0,0035$ ), posiblemente a causa de la incidencia de la meteorología durante el final del verano y comienzos del otoño, que podría actuar sobre la supervivencia de los pollos de las puestas más tardías

A diferencia de lo registrado en los gallos de monte, la perdiz pardilla e incluso las poblaciones de perdiz roja de Inglaterra y la montaña de Palencia, el éxito reproductor de la población de perdiz roja de Las Ensanchas no se asocia negativamente con las precipitaciones ni con el número de días de lluvia registrados en los meses estivales, ni con las temperaturas, ya sean las mínimas, las máximas o las medias. Tampoco existe una asociación positiva como la señalada en León. El clima de Las Ensanchas es marcadamente continental, se trata de un clima mediterráneo templado, de carácter semiárido, con un periodo de sequía muy acusado durante el verano. Las precipitaciones de los meses de junio, julio y agosto son muy escasas, al igual que los días con lluvia (Tabla 86). Por ello, difícilmente éstas puedan incidir directamente en la disminución de supervivencia de los pollos, mediante una reducción del tiempo destinado a la alimentación. Sí pueden hacerlo en episodios puntuales de intensa precipitación o granizo, como los que tuvieron lugar en 1999 y que causaron la mortalidad directa de los pollos, tal y como se ha observado en otras áreas (Villanúa *et al.* 2005, Villanúa 2007, Giordano *et al.* 2011). Las temperaturas estivales no suelen descender lo suficiente como para afectar negativamente en los procesos de termorregulación de los pollos. Los problemas, en todo caso, podrían venir del otro extremo, de las temperaturas máximas (Tabla 87). En el Sur de España, en poblaciones de muy alta densidad con elevados suplementos de alimento, se han registrado elevadas tasas de mortalidad estival. Los picos de mortalidad correspondían a los días más calurosos del verano, de julio a septiembre. El fenómeno desaparecía cuando las lluvias otoñales comenzaban y las temperaturas bajaban. La fisiopatología de las muertes estaba relacionada con fenómenos como el shock, el estrés y el golpe de calor, y afectaba en mayor medida a las perdices juveniles, que podrían sufrir un desequilibrio entre los bajos niveles de proteínas plasmáticas y la elevada demanda energética del proceso de muda. La ingesta de alimentos de alto valor calórico combinada con las altas temperaturas ambientales favorecería la hipertermia (Höfle *et al.* 2003). En Las Ensanchas no se ha registrado ningún episodio similar. Puede ser que las temperaturas estivales nunca hayan sido lo suficiente elevadas como para resultar críticas, o puede que la mayor abundancia de vegetación natural y entomofauna proporcione un mayor aporte proteínico vegetal y animal que evite los desequilibrios metabólicos.

**Tabla 86:** Precipitaciones mensuales y número de días de precipitación registrados en la estación Torre de Juan Abad Terceras en los meses de junio (VI), julio (VII) y agosto (VIII) durante 1998-2011.

	precipitación mensual (l/m <sup>2</sup> )			nº de días con precipitación		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
promedio	30	1	3	2	0	0
mínimo	0	0	0	0	0	0
máximo	94	7	21	3	1	1

**Nota:** datos proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología del MAGRAMA

**Tabla 87:** Temperaturas mensuales máximas, mínimas y medias registrados en la estación de Torre de Juan Abad Terceras en los meses de junio (VI), julio (VII) y agosto (VIII) durante 1998-2011.

	promedios diarios del mes									valores extremos del mes					
	Tª máxima			Tª mínima			Tª media			Tª máxima			Tª mínima		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
promedio	28	31	32	13	16	16	21	23	24	35	36	38	7	10	9
mínimo	24	26	28	11	13	14	18	19	21	30	30	34	4	6	7
máximo	33	35	33	17	19	18	24	27	26	42	40	41	11	15	12

**Nota:** datos proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología del MAGRAMA

Las razones de edades de Las Ensanclas se asocian positivamente con las precipitaciones acumuladas hasta mediados de la primavera (precipitaciones I-IV), así como con las temperaturas suaves a finales de invierno (Tª min II). De modo que en Las Ensanclas, la productividad de la población está más afectada por la temperatura y las precipitaciones de la época previa a la puesta, que por las del periodo de eclosión y las primeras semanas de vida de los pollos. En Las Ensanclas la meteorología no incide directamente sobre la supervivencia de los pollos, sino que lo hace indirectamente, a través de la disponibilidad de recursos. No es de extrañar, pues en las poblaciones naturales, el ciclo biológico de la perdiz roja está ligado a las variables climáticas que determinan la fenología de la vegetación y de la artropofauna asociada a ella (Calderón 1983). La perdiz roja es una especie habituada a los ciclos de lluvia y sequía propios de los climas mediterráneos (Villanúa 2007). En los años con altas temperaturas y escasas precipitaciones primaverales, tiene lugar un adelanto de la reproducción y una menor productividad, debido a la menor disponibilidad de alimento y a la falta de cobertura (Gortázar 2009). A su vez, las primaveras frías impiden el desarrollo de la vegetación, lo que dificulta la ocultación del nido y aumenta la tasa de depredación (Hill y Robertson 1988, citado por Rosin *et al.* 2010).

Las razones de edades más elevadas de las Ensanclas corresponden a los años que presentan inviernos (febreros) suaves e inviernos-primaveras lluviosos o menos secos. La bondad térmica de febrero podría favorecer la productividad de la población, a través de una mejora del estado fisiológico de las hembras, (Ricci & Garrigues 1986), pues la capacidad de las hembras para la fabricación de huevos depende de los recursos del medio (Casas *et al.* 2008). En invierno, las precipitaciones y las temperaturas suaves favorecen el crecimiento temprano de la hierba y los cereales. Esto afecta en un primer momento a la nutrición de los adultos, y después a la protección de los nidos (Meriggi *et al.* 1990). En los meses de invierno y primavera, la disponibilidad de la suficiente materia vegetal en forma de semillas y frutos, hojas, capullos y flores es muy importante, pues son los principales alimentos de la dieta de los adultos en los meses de invierno y primavera (Middleton & Chitty 1937, Bump 1958, Vizeu-Pinheiro 1977). A su vez, un mayor grado de cobertura vegetal durante la época de puesta, disminuye la tasa de depredación de los nidos (Rands 1988, Ricci *et al.* 1990, Nadal 1995). Durante el periodo de eclosión y las semanas posteriores, la variedad y abundancia de plantas adventicias es determinante para la supervivencia de los pollos, ya que sus semillas forman parte de la dieta vegetal, al mismo tiempo que sirven de soporte a los numerosos artrópodos, que constituyen el componente esencial de la dieta durante las primeras semanas de vida de los pollos (Ford *et al.* 1938, Green 1984b, Green *et al.* 1987, Rueda *et al.* 1992, 1993). De hecho, es sobradamente conocido que la tasa de supervivencia de los pollos aumenta significativamente con una mayor abundancia de insectos, por lo que el uso intensivo de pesticidas se considera una de las causas responsables del declive de algunas poblaciones de perdiz (Southwood & Cross 1969, Potts 1970, 1977, 1980, Green 1984b, Rands 1985, 1986, Panek 1992, 2005).

Las razones de edades de Las Ensanclas no son las únicas que se ven influidas por la meteorología, también lo están las razones de sexos. De nuevo, las condiciones climatológicas no influyen directamente en las proporciones de sexos, sino que lo hacen indirectamente, proporcionando una menor o mayor disponibilidad de los recursos, lo que se traduce en un aumento o disminución de la mortalidad diferencial entre sexos respectivamente.

La razón de sexos de los juveniles se relaciona negativamente con la precipitación acumulada desde enero hasta finales de abril. La escasez de cobertura y alimento asociada a las primaveras secas, podría explicar la mortalidad diferencial de las hembras juveniles. Como ya se ha comentado anteriormente, en

condiciones adversas, la tasa de mortalidad de las hembras juveniles es superior a la de los machos, pues debido a su menor tamaño, están en desventaja competitiva respecto a los machos, por eso las proporciones de machos son más elevadas. Cuando las precipitaciones son más abundantes, la disponibilidad de recursos es mayor, por lo que la mortalidad diferencial disminuye, y las proporciones de sexos se acercan a la paridad.

En la razón de sexos de los adultos sucede algo similar. La proporción de machos adultos se asocia negativamente con las precipitaciones de febrero a marzo, y con las temperaturas de abril a junio. Los finales de invierno lluviosos y las primaveras cálidas favorecen el desarrollo de la vegetación, proporcionando un mayor grado de cobertura frente a la depredación. Esto permitiría aumentar la tasa de supervivencia de las hembras adultas, que son el sexo más vulnerable durante el final del periodo reproductor, ya que son las responsables del cuidado del nido y de los pollos. Una menor mortalidad diferencial de las hembras adultas implica una disminución de las razones de sexos de los adultos.

### **¿La variabilidad interanual de la estructura de la población y la de la biometría de los diferentes grupos de edades y sexos están asociadas?**

Las variaciones interanuales de la biometría se asocian con las de la estructura poblacional probablemente a causa de la relación que mantienen con una tercera variable, la disponibilidad de recursos, que a su vez dependería de las condiciones meteorológicas anuales. Anteriormente acabamos de comprobar que la mayor productividad (razones de edades elevadas) y la menor mortalidad diferencial de las hembras (razones de sexos próximas a 1) se asocian a una mayor disponibilidad de recursos. Es posible que cuando el grado de cobertura sea óptimo y los alimentos sean abundantes y de buena calidad, las perdices inviertan más en el aumento de la talla corporal; y que cuando la cobertura vegetal sea menor y los alimentos sean escasos o de baja calidad lo hagan más en la capacidad de vuelo. Si la disponibilidad de recursos es elevada, las perdices tienen que moverse menos, por lo que podrían aumentar su peso más fácilmente. Pero cuando la disponibilidad de recursos es menor, las perdices se ven obligadas a realizar desplazamientos más largos para encontrar el alimento y refugio que necesitan. En esa situación, sería más rentable invertir sus recursos energéticos en un aumento de la capacidad de vuelo (plumas más largas) que en un incremento de talla (peso). Eso explicaría que la razón de edades se asociase positivamente con el peso y negativamente con las longitudes de las rémiges primarias, y que la razón de sexos de los juveniles se relacionase positivamente con las longitudes del ala y de las rémiges primarias.

Las asociaciones entre la estructura poblacional y las variables biométricas no son iguales en los cuatro grupos de edades y sexos. En los juveniles, las asociaciones son más frecuentes que en los adultos, lo que resulta lógico, ya que los primeros deben ajustar su crecimiento en función de la cantidad y calidad de los recursos que ofrece el medio. En las perdices adultas, las únicas variables biométricas que muestran algún tipo de asociación con la productividad son el peso de los machos y la longitud de alguna de las rémiges primarias de las hembras. El hecho de que en condiciones óptimas las hembras adultas no muestren un incremento de peso similar al de los machos podría explicarse por su mayor inversión en la reproducción. Ese gran desgaste energético también podría influir en el proceso de renovación del plumaje, afectando al crecimiento de alguna de sus plumas. Las hembras juveniles registran un mayor número de asociaciones entre la estructura poblacional y las variables biométricas que los machos juveniles, además el grado de asociación entre las variables contrastadas siempre es más elevado en el caso de las hembras que en el de los machos. Las hembras juveniles, al ser más vulnerables que sus hermanos machos, acusan más las variaciones interanuales. En condiciones adversas (razones de sexos elevadas) potenciarían su capacidad de vuelo más que los machos, puesto que al competir en desventaja por el alimento, se verían obligadas a realizar desplazamientos más largos. En condiciones favorables (razones de edades elevadas) tendrían menos necesidad de competir con sus hermanos para obtener los recursos, por lo que podrían aumentar más fácilmente su talla.



## **CAPÍTULO III**

---

**La fenología de la reproducción: el periodo de eclosión de los pollos de perdiz roja**



## INTRODUCCIÓN

Las características del plumaje, concretamente las longitudes de las rémiges primarias durante la muda postjuvenil, permiten conocer la edad relativa de los distintos perdices del año, lo que a su vez posibilita el cálculo de la fecha de su nacimiento con cierto intervalo de confianza. Si el número de perdices examinadas es suficiente, entonces se puede construir una curva con las fechas de eclosión calculadas. Estas curvas de eclosión son muy útiles, ya que informan acerca de la duración del periodo de cría, de la fechas en la que se produce los picos máximos de eclosiones, así como de la existencia de segundas y terceras puestas (Birkan 1977b). El interés de conocer las fechas de nacimiento y el periodo de cría de las especies es evidente en la gestión cinegética, pues permite determinar los periodos de máxima vigilancia para evitar pérdidas, el ajuste de periodos de caza fuera de la temporada general (media veda, caza por daños, etc.) y el diseño de planes de muestreo en campo de la productividad anual (Lucio 1991a).

En el capítulo anterior, centrado en la estructura y dinámica poblacional, se apuntaba la existencia de un sesgo favorable a las hembras en la razón de sexos primaria, que en función de los recursos disponibles podría mantenerse así o derivar en una razón de sexos de los juveniles en equilibrio o sesgada a favor de los machos. Tal vez, el análisis de las curvas de eclosión de machos y hembras pueda aportar nueva información al respecto, contribuyendo a una mejor comprensión de la estructura reproductora de la especie. Por ello, *el primer objetivo de este capítulo es evaluar si existen diferencias en la distribución de las fechas de los nacimientos de los pollos de los dos sexos. Este tema resulta particularmente interesante, pues no se ha abordado con anterioridad en ninguna de las poblaciones de perdiz roja silvestres estudiadas hasta la fecha. A parte de esta cuestión, el objetivo general de este capítulo es estudiar los cambios temporales y espaciales de las curvas de eclosiones, así como evaluar las variables que pueden estar implicadas en esas variaciones.*

## MATERIAL Y MÉTODOS

### La estima de las fechas de eclosión-supervivencia

Las fechas de eclosión no se han estimado a partir de muestreos realizados durante el periodo de cría, sino durante el periodo de caza. Por ello, se han denominado fechas de eclosión-supervivencia, pues no hacen referencia a las fechas de eclosión de todos los pollos, sólo a las de los que han logrado sobrevivir hasta el otoño. Las fechas de eclosión-supervivencia se han determinado a partir de la longitud o el estado de muda de las rémiges primarias de los ejemplares juveniles capturados durante el periodo hábil de caza. En las perdices juveniles con las rémiges primarias en muda activa, se ha calculado la fecha de eclosión a partir de las tablas cronométricas elaboradas por Bureau y adaptadas posteriormente por Calderón (1983) para las poblaciones ibéricas. En estas tablas, se relaciona la longitud de cada una de las rémiges primarias que muda, con los días de edad de la perdiz. La fecha de eclosión se obtiene mediante un sencillo cálculo, restando a la fecha de captura los días de vida del animal.

El problema está en que a medida que avanza la temporada de caza, cada vez hay más juveniles que ya han finalizado el proceso de muda de sus plumas de vuelo. En estos casos, las tablas cronométricas de Calderón ya no pueden utilizarse y debe aplicarse otro método para estimar las fechas de los nacimientos. En el caso de los juveniles con muda acabada que han sido capturados antes del 25 de octubre, se puede afirmar que éstos han nacido antes de la segunda quincena de junio. Y aunque no se les ha podido asignar una fecha exacta de eclosión, sí se han podido agrupar en una categoría específica, la de las eclosiones previas al 16 de junio (eclos  $\leq$  15 VI). Cuando los juveniles con muda acabada han sido capturados a partir del 25 de octubre, las fechas de eclosión se han estimado a partir de los resultados obtenidos en las cacerías previas de ese año. Este último método de estima sólo se ha utilizado en la finca Las Enanchas, debido al elevado tamaño de muestra (suficientemente representativo) y al reducido número de cacerías por temporada de caza (un mínimo de dos y un máximo de cuatro). Las fechas de las primeras cacerías anuales (previas al 25 de octubre) han permitido aplicar este método en las doce primeras temporadas. En 2010 y 2011 ninguna de las cacerías tuvo lugar antes del 25 de octubre, por lo que en estos dos años, la estima se ha realizado a partir del promedio de los doce años anteriores. En 2004 la primera cacería se celebró el 25 de octubre y aunque supera por un día la fecha de corte, es la fecha que se ha tomado de referencia para las cacerías posteriores. Pues se ha considerado que las

estimaciones son mucho más aproximadas que las que se habrían obtenido utilizando el promedio del resto de temporadas.

### **Las curvas de eclosión-supervivencia**

Se ha contabilizado el número de eclosiones que han tenido lugar en cada día del año, agrupándolas posteriormente en categorías de 5, 7, 10 y 15 días. Los recuentos diarios y agrupados se han realizado separadamente para los dos sexos y para cada temporada de estudio. Esto permite analizar los datos globalmente (acumulando sexos y/o temporadas) o de manera específica (para cada grupo de sexo en el total de temporadas acumuladas, o para cada grupo de sexo anualmente). Se han elaborado tres modelos distintos de curvas de eclosión, en función del origen de los datos:

- (1) se utilizan únicamente las fechas de eclosión calculadas a partir de los juveniles con rémiges primarias en proceso activo de muda.
- (2) se utilizan las fechas de eclosión del modelo (1) y las calculadas a partir de los juveniles con muda acabada capturados antes del 25 de octubre.
- (3) se utilizan las fechas de eclosión de los modelos (1) y (2) y las estimadas a partir de los juveniles con muda acabada capturados después del 25 de octubre.

Tras evaluar las ventajas e inconvenientes de los diversos métodos y agrupaciones temporales, se ha seleccionado el más adecuado. Para cada modelo, se han representado gráficamente los porcentajes semanales de eclosión-supervivencia y también los de cada fecha individual.

### **La variabilidad entre las curvas de eclosión-supervivencia de los dos sexos**

Se ha evaluado la variabilidad en las curvas de eclosión-supervivencia de los machos y hembras, acumulando los datos de todas las temporadas de estudio. Con objeto de comprobar si el tipo de modelo utilizado y/o la forma de agrupar los datos pueden alterar los resultados, los contrastes estadísticos se han realizado para los tres modelos de curvas de eclosión y las cuatro agrupaciones temporales. Para cada modelo y agrupación temporal se ha contrastado el número de nacimientos de los dos grupos de sexo en cada periodo de tiempo, mediante una tabla de contingencia de dos vías. En las agrupaciones temporales de 15 y 10 días, debido al reducido tamaño de muestra de las categorías, se han excluido del análisis dos eclosiones con fecha posterior al 15 de julio (una de macho y una de hembra). En las agrupaciones de 7 días se han excluido del análisis cuatro eclosiones con fecha posterior al 13 de julio (dos de machos y dos de hembras). En las agrupaciones de 5 días se han excluido del análisis once eclosiones con fecha posterior al 10 de julio (cuatro de machos y siete de hembras). Con la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis se ha contrastado la diferencia en el día de eclosión de machos y hembras. Se han realizado tres pruebas, una para cada uno de los modelos de eclosión. Cada fecha se ha indicado como número de día del año. Al desconocerse la fecha exacta de la mayoría de las eclosiones previas al 16 de junio, todas éstas se han contabilizado como día 166 (15 de junio). Al proceder de igual modo en los dos sexos, la comparación está equilibrada. Se han representado gráficamente los porcentajes de eclosión-supervivencia de cada sexo en las diferentes semanas. También los porcentajes de eclosión para cada fecha individual. En este último caso y con objeto de poder apreciar más fácilmente las diferencias entre sexos, sólo se han representado las eclosiones posteriores al 16 de junio. Alrededor del 50% de los nacimientos se producen antes de la segunda quincena de junio, por lo que incluir esa fecha acumulada en la gráfica ( $\leq 15$  VI), alteraría considerablemente la escala del eje temporal de abscisas. Además se han elaborado las gráficas CDF (función de distribución acumulativa) y de comparación de densidades. En las gráficas CDF se comparan las distribuciones acumulativas de los días de eclosión de cada sexo. Y en la comparación de densidades se muestra una curva suavizada (densidad de Kernel) que estima la densidad para cada sexo.

### **La variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia**

Se ha analizado si la distribución de eclosiones en el tiempo sigue el mismo patrón todos los años, o por el contrario sufre oscilaciones. Para cada sexo, mediante una tabla de contingencia de dos vías se ha contrastado el número de nacimientos registrados cada año durante el mismo periodo de tiempo. En el análisis estadístico se han utilizado 14 años (de 1998 a 2011) y cuatro categorías temporales ( $\leq 15$  VI, 16-22 VI, 23-29 VI y 30 VI-6 VII). Las dos agrupaciones posteriores al 6 de julio (7-13 VII y  $\geq 14$  VII) se han

excluido del análisis estadístico, debido a su reducido tamaño de muestra. También se ha evaluado para cada sexo, mediante la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis, la variabilidad anual de los días de eclosión. Se presentan, para machos y hembras, las gráficas CDF y de comparación de densidades de las eclosiones de los años.

Una vez confirmada la variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia, se ha evaluado dónde residían las diferencias. Para cada sexo, se ha utilizado un método de análisis de medias con rangos transformados (versión no paramétrica del análisis ANOM). Con esta prueba se ha comparado el rango transformado del promedio del día de eclosión de cada año, respecto al rango transformado del promedio general de todos los años, con un nivel de significación de 0,05.

### **La asociación entre las curvas de eclosión-supervivencia y las condiciones meteorológicas anuales**

Tras constatar la variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia de los pollos, se ha evaluado si existe alguna relación entre éstas y las condiciones meteorológicas. La estación de referencia ha sido la de Torre de Juan Abad Terceras, obteniéndose la información a través de Agencia Estatal de Meteorología del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. A partir de las precipitaciones (acumuladas en uno o varios meses consecutivos desde el inicio del año) y las temperaturas (máximas, mínimas y medias) de los meses de primavera (de marzo a junio) y mediante una regresión múltiple de introducción progresiva, se han escogido las variables meteorológicas que presentan mayor relación con las fechas de eclosión.

Se ha realizado la regresión múltiple de las variables meteorológicas seleccionadas (variables independientes) con el porcentaje de eclosiones (variable dependiente). Se han evaluado las eclosiones de tres periodos diferentes: las previas al 16 de junio ( $\leq 15$  VI) que corresponden a las eclosiones más adelantadas, las del 16 al 22 de junio (16-22 VI) y las del 23 al 29 de junio (23-29 VI) que son eclosiones más retrasadas. Para cada sexo y periodo se ha realizado una regresión múltiple. También se han realizado las regresiones simples de cada variable meteorológica con el porcentaje de eclosiones de los tres periodos.

### **La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia**

Se ha evaluado la variabilidad en las curvas de eclosión-supervivencia de diferentes áreas españolas, localizadas en la zona Norte y en el Centro-Sur peninsular. Además de las eclosiones de la finca de Las Ensanchas (EN), se han estudiado las eclosiones de otras fincas de la provincia de Ciudad Real (CR), así como de cotos de las provincias de Cuenca (CU), Huesca (HU), Soria (SO) y Burgos (BU). Las poblaciones estudiadas de las provincias de Badajoz (BA) y Albacete (AL) no se han podido incluir en el análisis, debido a que las fechas de las cacerías eran tan tardías que no han permitido obtener las fechas de eclosión, ni por cálculo directo ni por estima indirecta.

Mediante una tabla de contingencia de dos vías se ha contrastado para cada sexo, el número de nacimientos de cada área en cada periodo de tiempo. Se han utilizado cuatro agrupaciones temporales de las eclosiones: las previas al 16 de junio ( $\leq 15$  VI), las del 16 al 22 de junio (16-22 VI), las del 23 al 29 de junio (23-29 VI) y las del 30 de junio al 6 de julio (30 VI-6 VII). Las dos agrupaciones posteriores al 6 de julio (7-13 VII y  $\geq 14$  VII) se ha excluido del análisis estadístico, debido a su reducido tamaño de muestra. También se ha evaluado para cada sexo, mediante la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis, la variabilidad espacial de los días de eclosión. Se presentan, para machos y hembras, las gráficas CDF y las de comparación de densidades de las eclosiones de las seis regiones.

Una vez constatada la variabilidad espacial, se ha evaluado dónde están las diferencias en las diferentes áreas de estudio. Para cada sexo, mediante un análisis de medias para proporciones (Nelson, Wludyka y Copeland 2005, en SAS Institute Inc 2012) se ha comparado la proporción de eclosiones en los dos primeros periodos ( $\leq 15$  VI y 16-22 VI) de cada área, respecto al promedio de las proporciones conjuntas de todas las áreas de estudio. La región de Cuenca se ha eliminado del análisis debido a que su reducido tamaño de muestra no permitía usar la transformación normal a una distribución binomial. También se ha

realizado un análisis de medias con rangos transformados (ANOM-RT), con un nivel de significación de 0,05. Esta prueba compara el rango transformado del promedio del día de eclosión de cada área respecto al rango transformado del promedio general de todas las áreas de estudio.

### **La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia y la localización geográfica de las áreas de estudio**

Tras constatar la variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia de los pollos, se ha evaluado si existe alguna relación entre éstas y la localización geográfica de las áreas de estudio. Para cada sexo se ha realizado una regresión múltiple de las variables geográficas (latitud y altitud) de las localidades y del día de eclosión. También se han realizado las regresiones simples con la variable geográfica de mayor relevancia. Finalmente, se han utilizado regresiones logísticas para evaluar el efecto de la latitud y la altitud sobre el periodo de eclosión. Éste se ha dividido en cuatro categorías que siguen un orden creciente en el tiempo: (1) anterior a la segunda quincena de junio, (2) segunda quincena de junio, (3) primera quincena de julio y (4) posterior a la primera quincena de julio. Se presentan las tablas y gráficas correspondientes para cada sexo.

### **El éxito reproductor y las fechas de eclosión**

Se ha evaluado si existe algún tipo de asociación entre el éxito reproductor y la cronología de eclosiones anuales. Para cada sexo se ha realizado una regresión lineal simple con la razón de edades (variable independiente) y el porcentaje de eclosiones tardías (variable dependiente). Se han utilizado seis modelos diferentes, agrupando en cada uno de ellos distintos periodos de fechas comprendidas entre el 16 y el 25 de junio. Finalmente, con una regresión múltiple, se ha analizado el efecto combinado del éxito reproductor y la meteorología sobre la cronología anual de las eclosiones.

## RESULTADOS

### Las curvas de eclosión-supervivencia

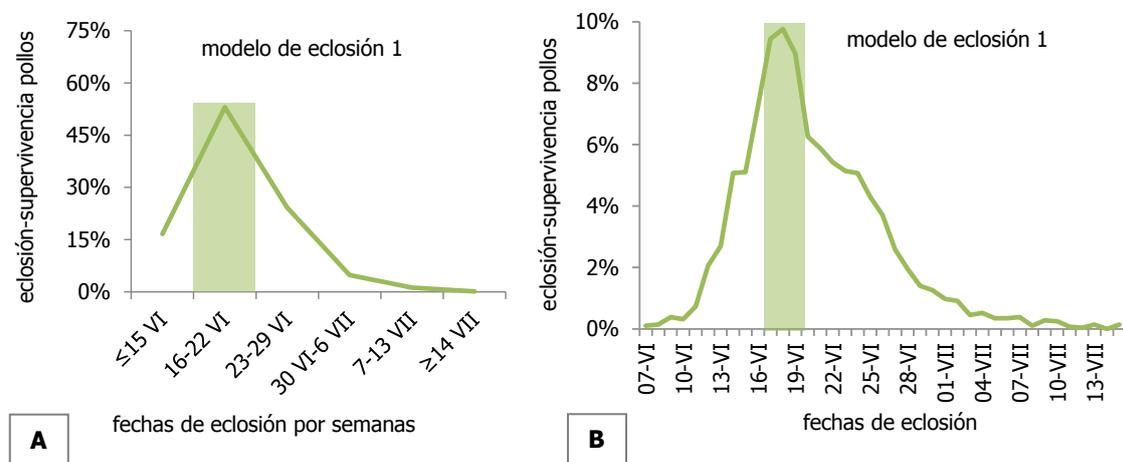
Las curvas de eclosión-supervivencia representan la distribución en el tiempo de los nacimientos de los ejemplares juveniles que han sobrevivido hasta la temporada de caza. Atendiendo al tipo de datos utilizados y a la forma de agruparlos, el aspecto de las curvas de eclosión-supervivencia puede cambiar considerablemente.

El modelo 1 de eclosión-supervivencia, al considerar tan sólo las fechas de nacimiento de los juveniles con rémiges primarias en proceso activo de muda, excluye las eclosiones más tempranas. De modo que la mayor proporción de nacimientos se registra durante la semana del 16 al 22 de junio, concretamente en los días 17-18-19 de junio (Figura 90).

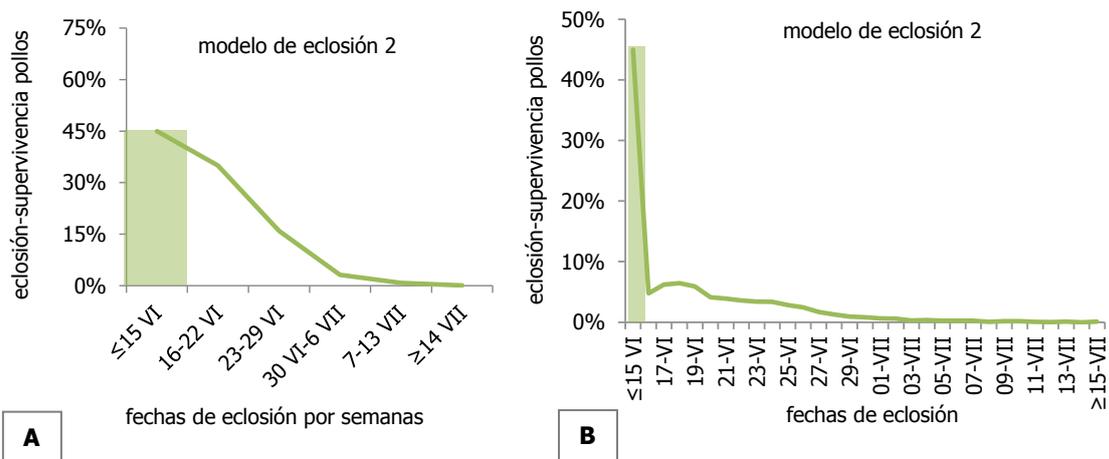
El modelo 2 de eclosión-supervivencia, al incorporar las fechas de nacimiento de los juveniles con muda acabada capturados antes del 25 de octubre, considera las eclosiones tempranas. Las curvas de eclosión-supervivencia se adelantan en el tiempo, respecto al modelo anterior. El 45% de nacimientos tiene lugar antes del 16 de junio. En la semana del 16 al 22 de junio se registran el 35% de las eclosiones, con valores máximos durante los días 17-18-19 de junio (Figura 91).

El modelo de eclosión-supervivencia (3) es bastante similar al modelo (2), aunque al incorporar las fechas de nacimiento de todos los juveniles, aumenta notablemente el tamaño de muestra y se adelanta un poco más en el tiempo. La mitad de los nacimientos tiene lugar antes de la segunda quincena de junio, a partir de esa fecha, las eclosiones disminuyen progresivamente a lo largo de las tres semanas siguientes, resultando mínimas en las dos primeras semanas de julio y escasas a partir de la tercera (Figura 92).

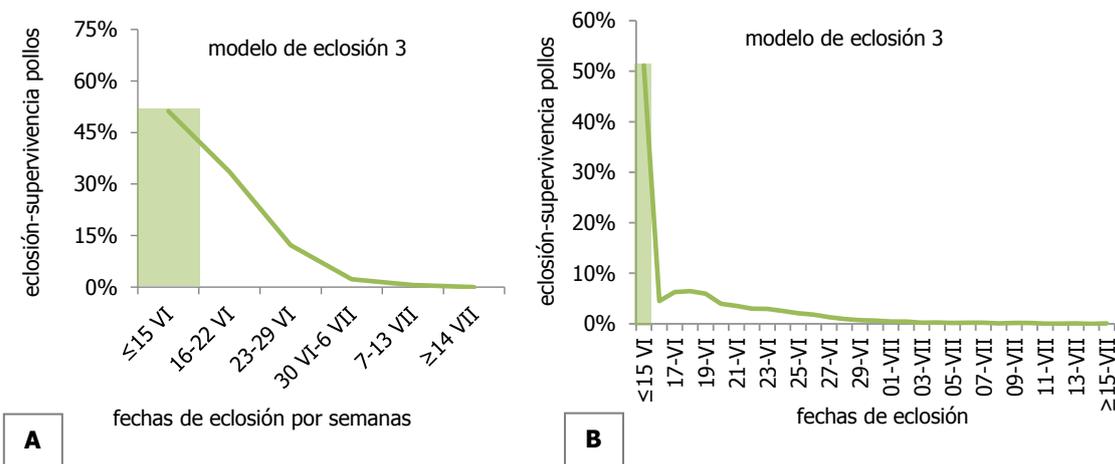
**Figura 90:** Curva de eclosión supervivencia elaborada a partir del modelo 1 de eclosión, con fechas agrupadas semanalmente (A) y con fechas sin agrupar (B).



**Figura 91:** Curva de eclosión supervivencia elaborada a partir del modelo 2 de eclosión, con fechas agrupadas semanalmente (A) y con fechas sin agrupar (B).



**Figura 92:** Curva de eclosión supervivencia elaborada a partir del modelo 3 de eclosión, con fechas agrupadas semanalmente (A) y con fechas sin agrupar (B).



Atendiendo a las ventajas e inconvenientes de los tres modelos de eclosión, se ha optado por seleccionar el tercer modelo, debido a su mayor tamaño de muestra y a su mayor representatividad, que nos ofrece una imagen temporal más amplia, que se ajusta más a la realidad (Tabla 88). Respecto a la agrupación temporal, se ha escogido la semanal, con un número intermedio de categorías, la mayoría de ellas con suficientes observaciones como para poder incluirlas en los contrastes estadísticos (Tabla 89).

**Tabla 88:** Descripción de las ventajas e inconvenientes de los tres modelos de eclosión.

modelo de eclosión	tipo de cálculo	tamaño de muestra	particularidades
1	sencillo	reducido	no incorpora las eclosiones más tempranas del año
2	medio	medio	todas las eclosiones previas al 16 VI están agrupadas
3	complejo	elevado	

**Tabla 89:** Descripción de las ventajas en inconvenientes de las cuatro agrupaciones temporales.

agrupación temporal	número de categorías	número de categorías con tamaño de muestra insuficiente
5 días	elevado (8): ≤15 VI; 16-20 VI; 21-25 VI 26-30 VI; 1-5 VII; 6-10 VII 11-15 VII ;16-20 VII	medio (2): 11-15 VII: 9 eclosiones 16-20 VII: 2 eclosiones
7 días	medio (6): ≤15 VI; 16-22 VI; 23-29 VI 30 VI-6 VII; 7-13 VII; ≥14 VII	reducido (1): ≥14 VII: 4 eclosiones
10 días	medio (5): ≤15 VI; 16-25 VI; 26 VI-5 VII 6-15 VII; ≥16 VII	reducido (1): ≥16 VII: 2 eclosiones
15 días	reducido (4): ≤15 VI; 16-30 VI 1-15 VII; ≥16 VII	reducido (1): ≥16 VII: 2 eclosiones

### La variabilidad en las curvas de eclosión-supervivencia de los dos sexos

En el conjunto del periodo de estudio existe un adelanto significativo en las fechas de eclosión de los machos respecto a las hembras. En el caso de las fechas de eclosión agrupadas semanalmente, se detectan diferencias significativas entre la proporción de nacimientos de machos y hembras de cada fecha. Se han obtenido los mismos resultados en los contrastes realizados con el resto de modelos de eclosión y agrupaciones temporales no seleccionadas (Tabla 90). Por ello, tras comprobar que el tipo de modelo utilizado y/o la forma de agrupar los datos no altera los resultados, de ahora en adelante sólo se realizarán los contrastes con el modelo 3 y la agrupación semanal.

**Tabla 90:** Diferencias entre las curvas de eclosión-supervivencia de machos y hembras.

modelo de eclosión	agrupación temporal	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
				Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
1	15 días	2856	2	13,14	0,0014	13,05	0,0015
	10 días	2856	3	14,77	0,0020	14,72	0,0021
	7 días	2854	4	19,50	0,0006	19,42	0,0007
	5 días	2847	5	24,59	0,0002	24,47	0,0002
2	15 días	4329	2	11,36	0,0034	11,28	0,0036
	10 días	4329	3	12,99	0,0047	12,95	0,0048
	7 días	4327	4	17,73	0,0014	17,64	0,0014
	5 días	4320	5	22,76	0,0004	22,64	0,0004
3	15 días	7049	2	14,11	0,0009	13,94	0,0009
	10 días	7049	3	15,97	0,0011	15,91	0,0012
	7 días	7047	4	22,96	0,0001	22,87	0,0001
	5 días	7039	5	41,11	<0,0001	40,84	<0,0001

**Nota:** En las agrupaciones temporales de 15 y 10 días se han excluido del análisis dos eclosiones con fecha posterior al 15 VII (una de macho y una de hembra). En las agrupaciones de 7 días se han excluido del análisis cuatro eclosiones con fecha posterior al 13 VII (dos de machos y dos de hembras). En las agrupaciones de 5 días se han excluido del análisis once eclosiones con fecha posterior al 10 VII (cuatro de machos y siete de hembras).

En las fechas de eclosión sin agrupar también se detectan diferencias significativas en los días de eclosión de los dos sexos. En los tres modelos se aprecia un adelanto en los días de eclosión de los machos, aunque este desfase nunca es superior a un día (Tabla 91 y Tabla 92). Al igual que en las agrupaciones temporales, a partir de ahora sólo se realizarán los contrastes para el modelo 3.

**Tabla 91:** Diferencias entre las fechas de eclosión-supervivencia de machos y hembras, estimadas por la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

modelo de eclosión	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
1	2858	1	36,17	<0,0001
2	4331	1	18,38	<0,0001
3	7051	1	15,73	<0,0001

**Tabla 92:** Promedios y desviaciones estándar del día de eclosión de machos y hembras estimados por los tres modelos.

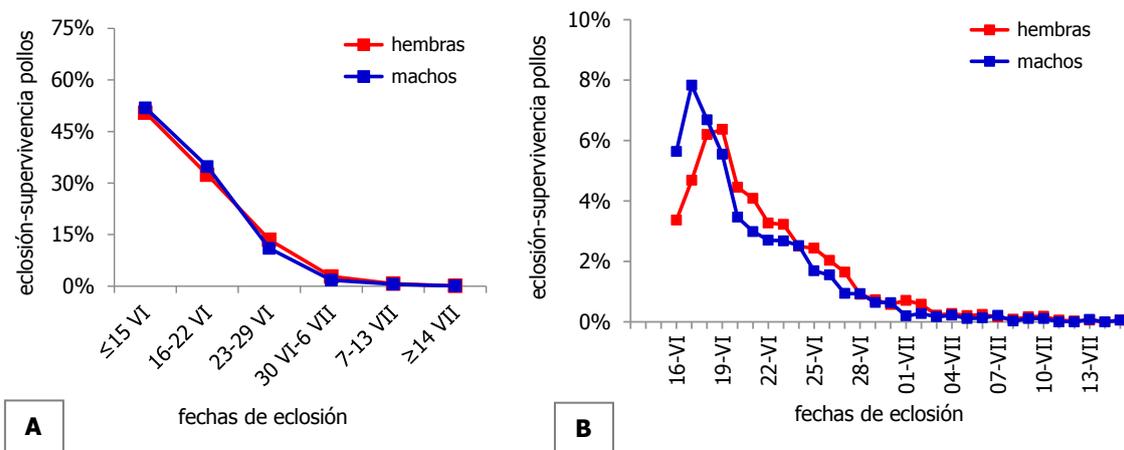
modelo de eclosión	N	día de eclosión	
		hembras	machos
1	2858	171,90 ± 5,54	170,77 ± 5,40
2	4331	170,06 ± 5,18	169,33 ± 4,71
3	7051	169,32 ± 4,76	168,73 ± 4,24

**Nota:** En el modelo 1 sólo se han incluido las eclosiones de los ejemplares de hasta 130 días de edad. En los modelos 2 y 3, todas las eclosiones sin fecha exacta previas al 16 VI, se han considerado como día de eclosión 166 (15 VI).

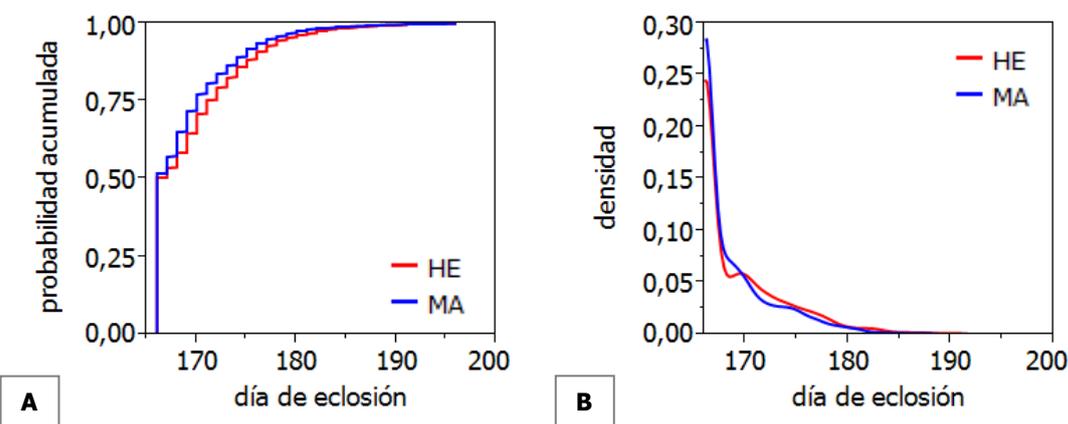
En las agrupaciones semanales de eclosiones se observa que durante las primeras fechas, hasta la tercera semana de junio (fechas acumuladas hasta el 15 de junio y semana del 16 al 22 de junio) hay una mayor proporción de nacimientos de machos. Posteriormente y hasta la primera semana de julio hay una mayor proporción de eclosiones de hembras. Finalmente, a partir de la segunda semana de julio las proporciones de nacimientos de ambos sexos se compensan (Figura 93A).

Tanto en la representación de las probabilidades acumuladas de los días de eclosión, como en las curvas de densidad, se detecta un ligero retraso de las hembras en el día de eclosión (Figura 94). El 52% de las eclosiones de los machos y el 50% de las eclosiones de las hembras son previas al 16 de junio. Durante los tres días siguientes, del 16 al 18 de junio (días 167-168-169), los porcentajes de eclosión-supervivencia de los machos son superiores a los de las hembras. A partir del 19 de junio (día 170) y hasta el 2 de julio (día 183), sucede lo contrario (Figura 93B).

**Figura 93:** Comparación entre las curvas de eclosión-supervivencia de machos y hembras, con fechas agrupadas semanalmente (A) y con fechas sin agrupar (B).



**Figura 94:** Probabilidades acumuladas (A) y curvas de densidad (B) de los días de eclosión de machos y hembras.



### La variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia

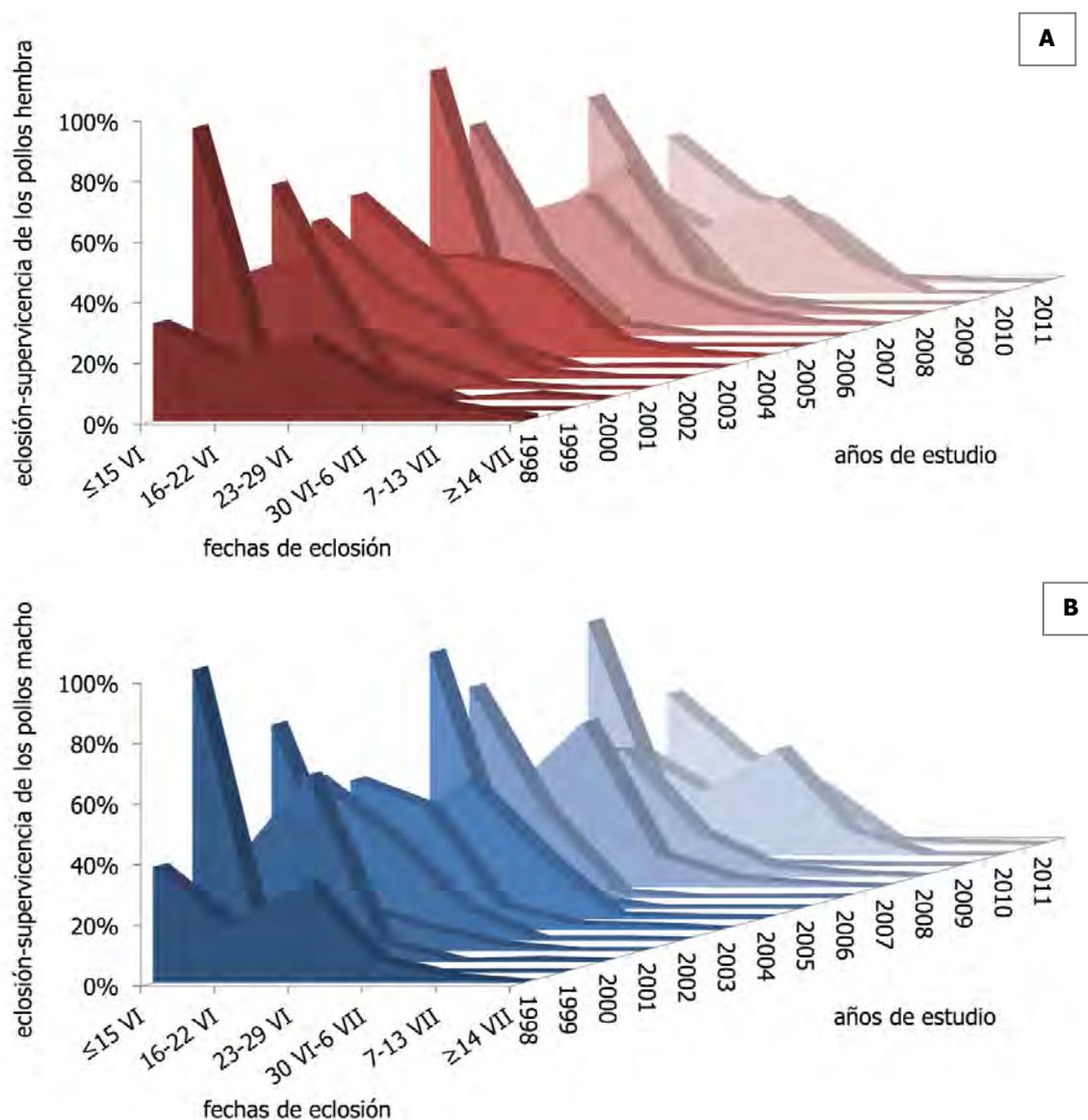
Las curvas de eclosión-supervivencia de machos y hembras oscilan anualmente, adelantándose o retrasándose en el calendario según los años (Figura 95 y Figura 96). Las diferencias anuales son significativas tanto en las eclosiones agrupadas semanalmente, como considerando los días de eclosión sin agrupar (Tabla 93 y Tabla 94).

**Tabla 93:** Diferencias entre las curvas de eclosión-supervivencia de los 14 años de estudio.

sexo	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
hembras	3476	39	576,19	<0,0001	581,50	<0,0001
machos	3526	39	749,49	<0,0001	754,11	<0,0001

**Nota:** las cuatro semanas contrastadas anualmente son: ≤15 VI (fechas acumuladas), 16-30 VI, 1-15 VII y 30 VI-6 VII, las otras dos semanas se han excluido debido a su reducido tamaño de muestra.

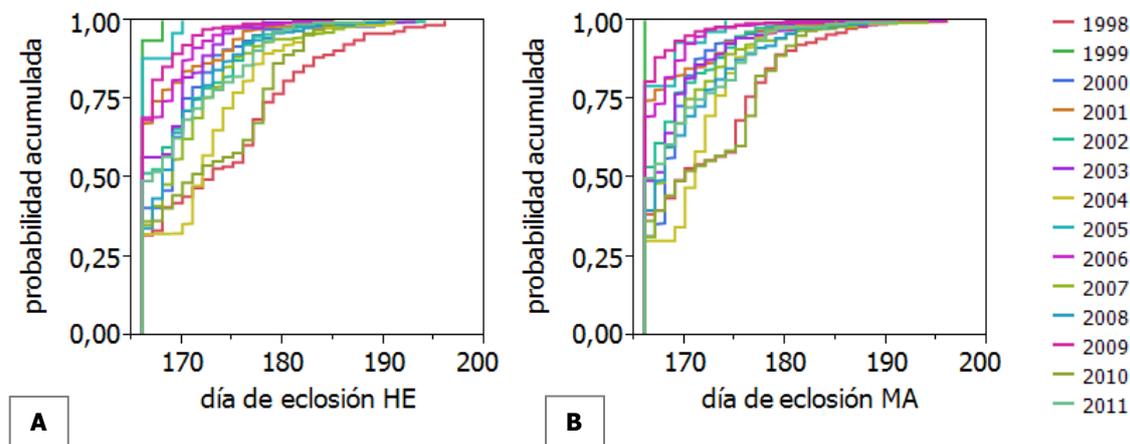
**Figura 95:** Comparación entre las curvas de eclosión-supervivencia de los 14 años de estudio, en las hembras (A) y en los machos (B).



**Tabla 94:** Diferencias entre las fechas de eclosión-supervivencia de los 14 años de estudio, estimadas por la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

sexo	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
hembras	3504	13	455,91	<0,0001
machos	3547	13	502,42	<0,0001

**Figura 96:** Probabilidades acumuladas de los días de eclosión de los 14 años de estudio, en hembras (A) y en machos (B).



El análisis de promedios de rangos transformados señala que tanto en machos como en hembras, las eclosiones de los años 1999, 2001, 2006 y 2009 se adelantaron en el calendario (promedios inferiores al promedio conjunto). Por el contrario, en 1998, 2004, 2007 y 2010 las eclosiones se retrasaron (promedios superiores al promedio conjunto). En 2003 y 2005 las eclosiones de las hembras se adelantaron, pero no lo hicieron las de los machos, y en 2008 se retrasaron las de los machos pero no las de las hembras (Figura 97).

**Figura 97:** Años con promedios del día de eclosión significativamente (alfa 0,05) inferiores y superiores al promedio general de los 14 años de estudio.

	años de estudio													
sexo	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
hembras	■	■		■		■	■	■	■	■		■	■	■
machos	■	■		■			■		■	■	■	■	■	■
total	■	■		■		■	■	■	■	■	■	■	■	■

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que el promedio del año no difiere significativamente del promedio general de los 14 años de estudio y las celdas sombreadas (en rojo para las hembras, en azul para los machos y en verde para el conjunto de machos y hembras) señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en color oscuro indican que el promedio del año es significativamente superior, y las sombreadas en color claro que es significativamente inferior.

## La asociación entre las curvas de eclosión-supervivencia y las condiciones meteorológicas anuales

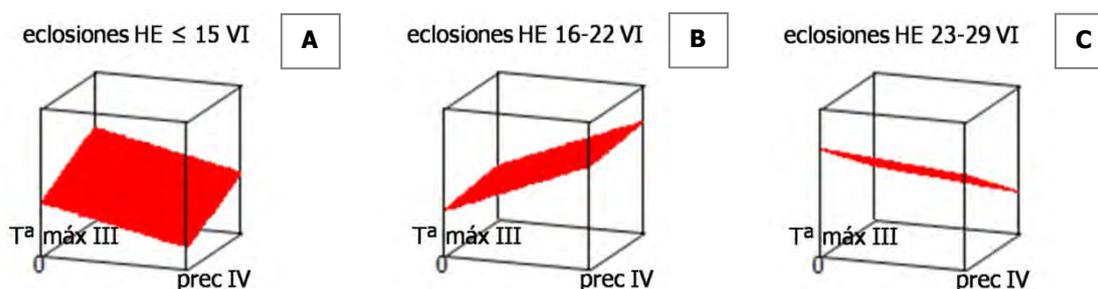
Las curvas de eclosión-supervivencia de los dos sexos están significativamente relacionadas con las variables meteorológicas (Tabla 95, Figura 98 y Figura 99). El porcentaje de eclosiones-supervivencia previas al 16 de junio aumenta cuando la precipitación del mes de abril disminuye y la temperatura máxima de marzo aumenta. A su vez, los porcentajes de eclosiones-supervivencia de la semana del 16 al 22 de junio aumentan cuando lo hacen las precipitaciones de abril. Los de la semana del 23 al 29 de junio aumentan cuando disminuyen las temperaturas máximas de marzo (Tabla 96, Figura 100 y Figura 101).

**Tabla 95:** Modelo de regresión múltiple que estima el efecto conjunto de la precipitación del mes de abril (prec IV) y de la temperatura máxima del mes de marzo ( $T^a$  max III) sobre el porcentaje de eclosiones registradas en tres periodos distintos: hasta el 15 de junio, en la semana del 16-22 de junio y en la semana del 23-29 de junio.

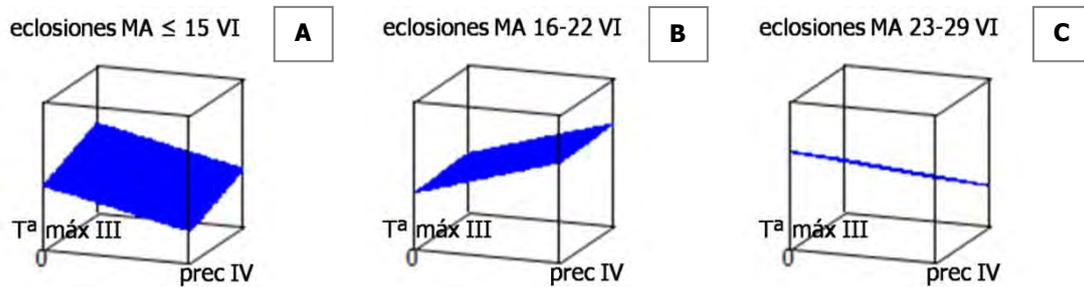
sexo	variable depend.	modelo completo					efectos variables independientes			
		N	gl	$R^2$	F	prob>F	variable	gl	F	prob>F
HE	% eclos $\leq 15$ VI	14	2	0,53	6,16	0,0161	prec IV	1	2,89	0,1173
							$T^a$ max III	1	3,57	0,0856
	% eclos 16-22 VI	14	2	0,68	11,81	0,0018	prec IV	1	20,15	0,0009
							$T^a$ max III	1	0,25	0,6256
	% eclos 23-29 VI	14	2	0,46	4,72	0,0331	prec IV	1	0,57	0,4673
							$T^a$ max III	1	8,87	0,0126
MA	% eclos $\leq 15$ VI	14	2	0,53	6,10	0,0165	prec IV	1	4,23	0,0642
							$T^a$ max III	1	2,26	0,1612
	% eclos 16-22 VI	14	2	0,60	8,08	0,0069	prec IV	1	12,79	0,0043
							$T^a$ max III	1	0,01	0,9309
	% eclos 23-29 VI	14	2	0,35	2,95	0,0943	prec IV	1	0,51	0,4919
							$T^a$ max III	1	5,67	0,0365

HE: hembras; MA: machos

**Figura 98:** Representación gráfica del efecto conjunto de la precipitación del mes de abril (prec IV) y de la temperatura máxima del mes de marzo ( $T^a$  max III) sobre el porcentaje de eclosiones de hembras registradas en tres periodos de tiempo distintos: hasta el 15 de junio (A), en la semana del 16-22 de junio (B) y en semana del 23-29 de junio (C).



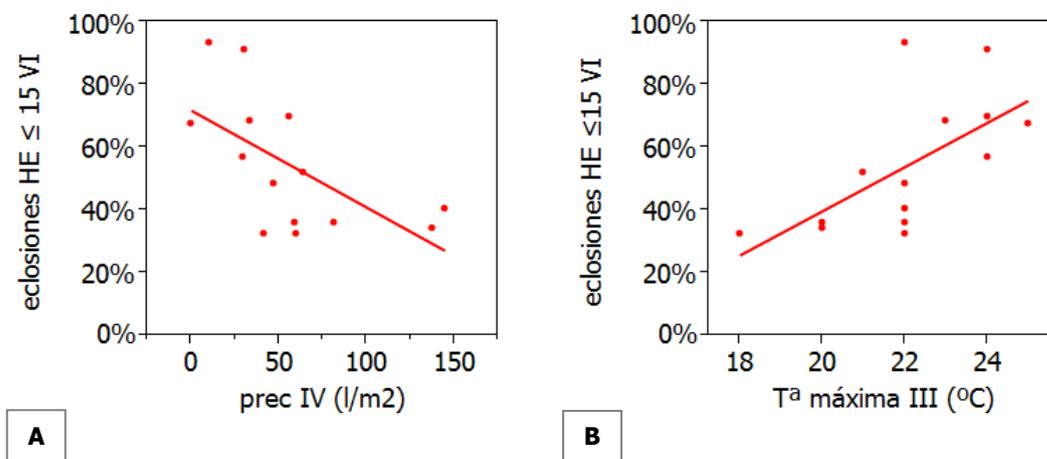
**Figura 99:** Representación gráfica del efecto conjunto de la precipitación del mes de abril (prec IV) y de la temperatura máxima del mes de marzo ( $T^a$  max III), sobre el porcentaje de eclosiones de machos registradas en tres periodos de tiempo distintos: hasta el 15 de junio (A), en la semana del 16-22 de junio (B) y en semana del 23-29 de junio (C).



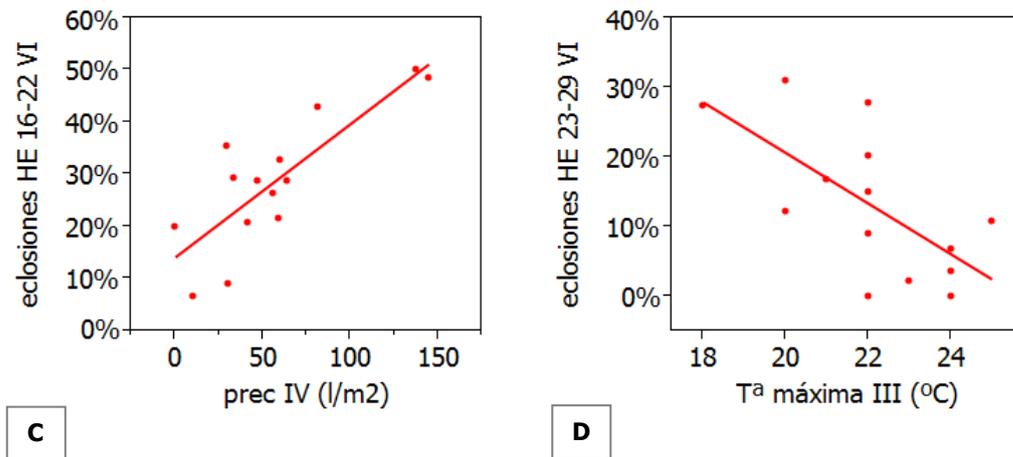
**Tabla 96.** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de la precipitación del mes de abril (prec IV) y de la temperatura máxima del mes de marzo ( $T^a$  max III), sobre el porcentaje de eclosiones registradas en tres periodos de tiempo distintos.

sexo	variable dependiente	variable independiente	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
hembras	% eclosiones ≤15 VI	prec IV	14	1	0,38	7,21	0,0199
		$T^a$ max III	14	1	0,40	8,14	0,0145
	% eclosiones 16-22 VI	prec IV	14	1	0,68	24,93	0,0003
	% eclosiones 23-29 VI	$T^a$ max III	14	1	0,43	9,21	0,0104
machos	% eclosiones ≤15 VI	prec IV	14	1	0,43	9,01	0,011
		$T^a$ max III	14	1	0,34	6,28	0,0276
	% eclosiones 16-22 VI	prec IV	14	1	0,59	17,61	0,0012
	% eclosiones 23-29 VI	$T^a$ max III	14	1	0,32	5,63	0,0353

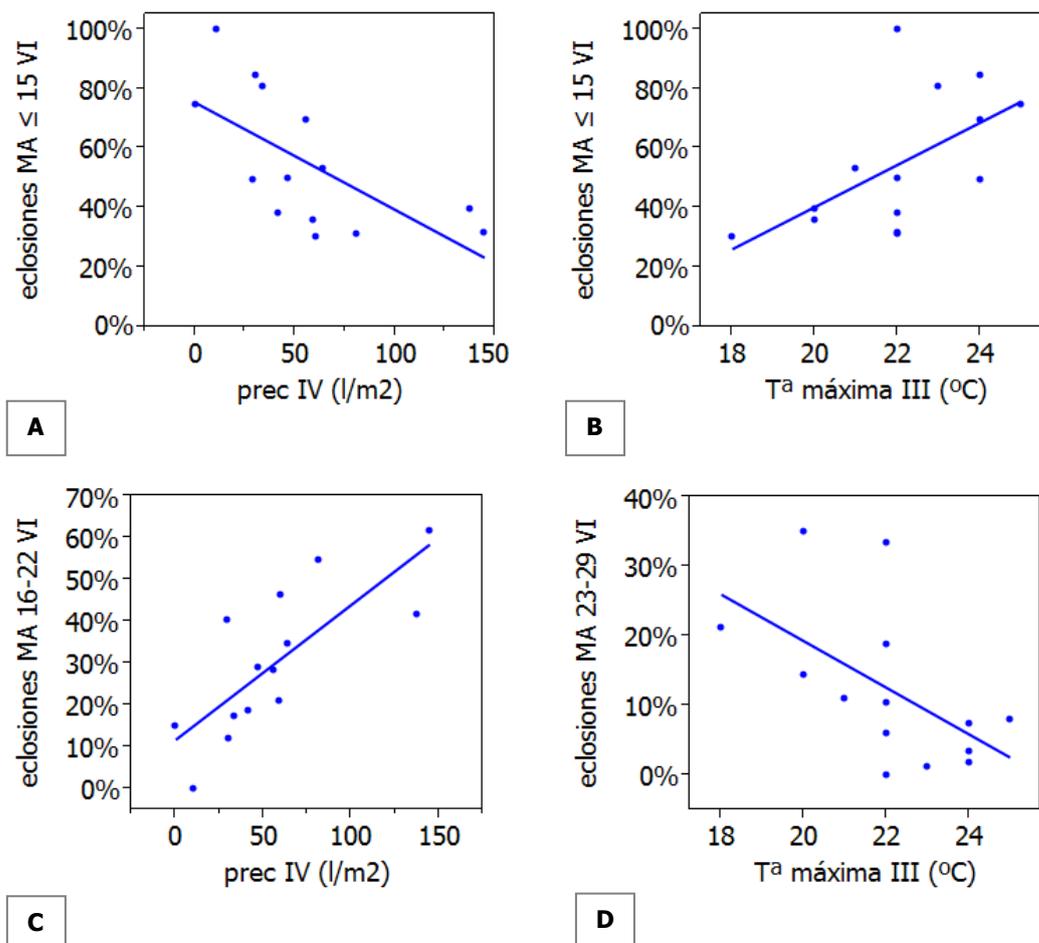
**Figura 100:** Efecto individual de las variables meteorológicas sobre el porcentaje de eclosión-supervivencia de las hembras. Efecto de la precipitación de abril (A) y la temperatura máxima de marzo (B) sobre las eclosiones registradas hasta el 15 de junio. Efecto de la precipitación de abril (C) sobre las eclosiones de la semana del 16-22 junio. Efecto de la temperatura máxima de marzo (D) sobre las eclosiones registradas durante la semana del 23-29 junio.



Continuación **Figura 100**



**Figura 101:** Efecto individual de las variables meteorológicas sobre el porcentaje de eclosión-supervivencia de los machos. Efecto de la precipitación de abril (A) y la temperatura máxima de marzo (B) sobre las eclosiones registradas hasta el 15 de junio. Efecto de la precipitación de abril (C) sobre las eclosiones de la semana del 16-22 junio. Efecto de la temperatura máxima de marzo (D) sobre las eclosiones registradas durante la semana del 23-29 junio.



## La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia

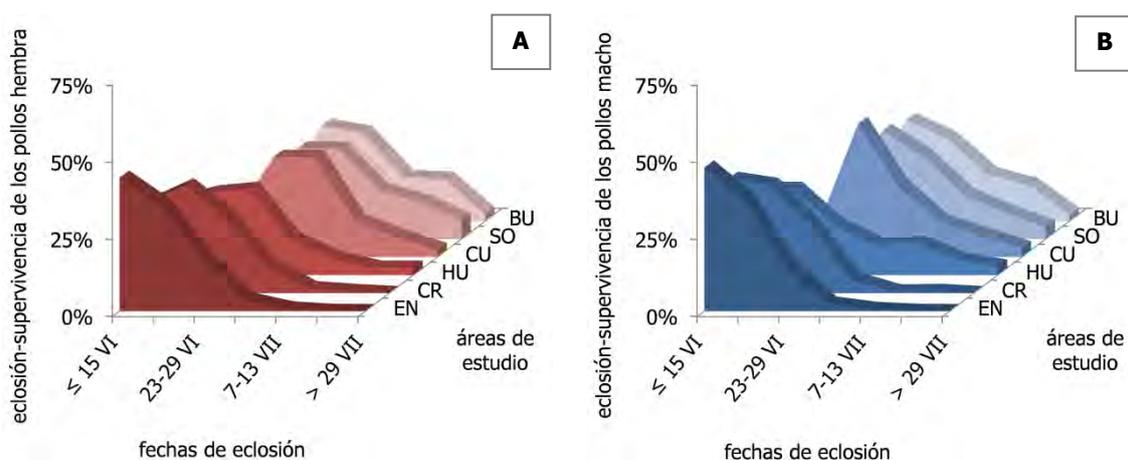
Se han detectado diferencias significativas entre las curvas de eclosión-supervivencia (fechas agrupadas semanalmente) de las áreas estudiadas, tanto en los machos como en las hembras (Tabla 97 y Figura 102). En Las Ensanchas el pico máximo de eclosiones se produce antes de la segunda quincena de junio, posiblemente en la semana del 9 al 15 de junio, en los otros cotos de Ciudad Real y en la provincia de Huesca lo hace la semana del 16 al 22 de junio, en Cuenca una semana después y finalmente, en las provincias de Soria y Burgos lo hace entre la última semana de junio y la primera de julio. Los nacimientos finalizan en la primera quincena de julio en Las Ensanchas, se extienden a la segunda en los otros cotos de Ciudad Real, y se alargan hasta agosto en el resto de áreas. El contraste de los días de eclosión (fechas sin agrupar) de las áreas de estudio también señala diferencias significativas entre éstas (Tabla 98 y Figura 103). El promedio del día de eclosión de Las Ensanchas está adelantado unos dos días respecto al de los otros cotos de la provincia, una semana del promedio de Huesca, 12-13 días del de Cuenca y unas dos semanas de los de Soria y Burgos.

**Tabla 97:** Diferencias entre las curvas de eclosión-supervivencia de las seis áreas de estudio.

sexo	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
hembras	3774	15	1526,38	<0,0001	1420,54	<0,0001
machos	3982	15	1829,37	<0,0001	1675,23	<0,0001

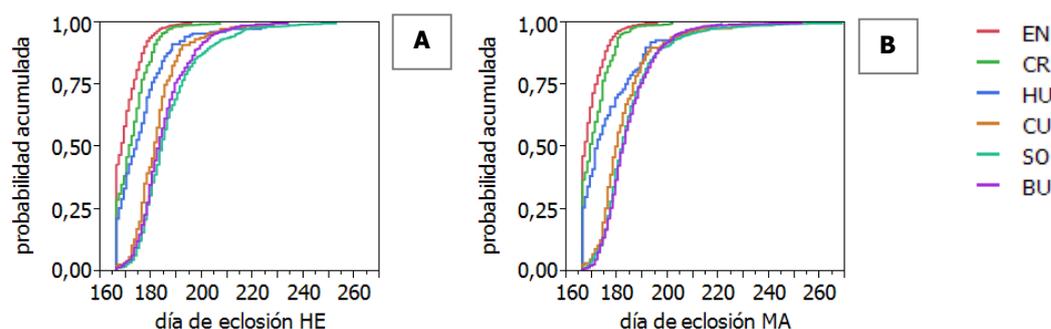
**Nota:** Las 6 áreas de estudio contrastadas son: Burgos, Soria, Cuenca, Huesca, Ciudad Real y Ensanchas. Las 4 agrupaciones temporales son: ≤ 15 VI, 16-22 VI, 23-29 VI y 30VI-6VII.

**Figura 102:** Comparación entre las curvas de eclosión-supervivencia de las seis áreas de estudio, en las hembras (A) y en los machos (B).



**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

**Figura 103:** Probabilidades acumuladas de los días de eclosión de las seis áreas de estudio, en hembras (A) y en machos (B).



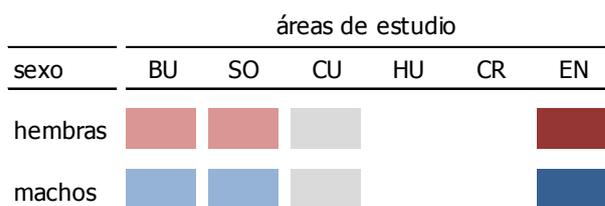
**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

**Tabla 98:** Diferencias entre las fechas de eclosión-supervivencia de las seis áreas de estudio, estimadas por la prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis.

sexo	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
hembras	4287	5	2051,92	<0,0001
machos	4480	5	2237,77	<0,0001

El análisis de promedio de proporciones, que compara la proporción de eclosiones en los dos primeros periodos ( $\leq 15$  VI y 16-22 VI) señala una mayor presencia de nacimientos previos al 16 de junio ( $\leq 15$  VI) en Las Ensanchas y una menor presencia en las provincias de Burgos y Soria (Figura 104).

**Figura 104:** Áreas de estudio con proporciones de eclosiones previas al 16 de junio significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de la proporciones conjuntas de todas las regiones de estudio.

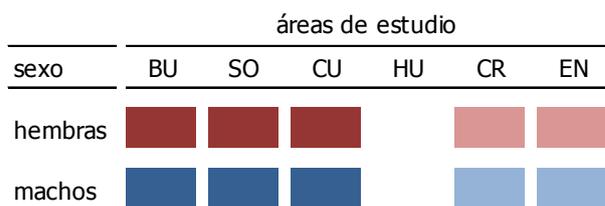


**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos. Cuenca se ha eliminado del análisis del promedio de proporciones debido a que su reducido tamaño de muestra no permitía usar la transformación normal a una distribución binomial.

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que la proporción del área de estudio no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas (en rojo para las hembras y en azul para los machos) señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en color oscuro indican que las proporciones del año son significativamente superiores, y las celdas sombreadas en color claro que son significativamente inferiores. Las celdas sombreadas en gris no se han incluido en el análisis del promedio de proporciones, por un tamaño de muestra insuficiente del área de estudio en esas fechas.

A su vez, el análisis de promedios de rangos transformados señala que las áreas de Las Ensanchas y Ciudad Real presentan días de eclosión inferiores y por tanto más tempranos al promedio general. En contraposición, las provincias de Cuenca, Soria y Burgos presentan días de eclosión más tardíos, superiores al promedio (Figura 105).

**Figura 105:** Áreas de estudio con promedios del día de eclosión significativamente (alfa 0,05) inferiores y superiores al promedio general de las seis áreas estudiadas.



**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que el promedio del área de estudio no difiere significativamente del promedio general de las seis áreas y las celdas sombreadas (en rojo para las hembras y en azul para los machos) señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en color oscuro indican que el promedio del área de estudio es significativamente superior, y las sombreadas en color claro que es significativamente inferior.

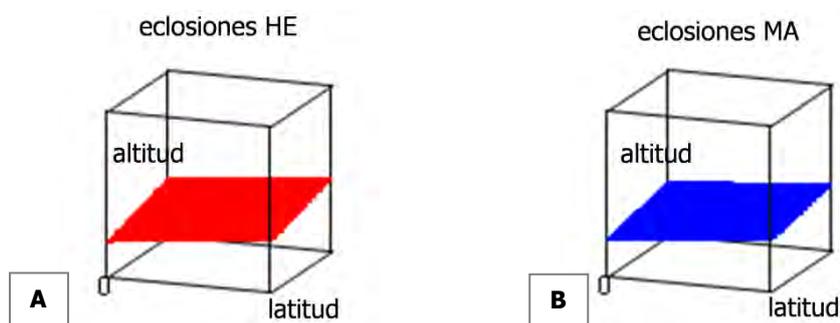
## La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia y la localización geográfica

Las fechas de las eclosiones varían significativamente según la situación geográfica de las localidades de las distintas áreas estudio. En ambos sexos, las fechas de eclosión tienden a retrasarse a medida que aumenta la latitud y altitud de las localidades (Tabla 99 y Figura 106). Sin embargo, al evaluar individualmente el efecto de cada una de las variables sobre la fecha de eclosión, sólo se detecta un gradiente significativo en la altitud, con un coeficiente de determinación del 37-38%, frente al 5% del gradiente altitudinal (Tabla 100 y Figura 107). El hecho de que no exista una dependencia lineal entre la altitud y la fecha de eclosión no significa que la altitud no esté relacionada con la cronología de las eclosiones. De hecho, se ha comprobado que la probabilidad de que los pollos eclosionen en un periodo temprano disminuye significativamente, según aumenta la latitud y altitud de sus localidades de origen (Tabla 101, Figura 108 y Figura 109).

**Tabla 99:** Modelo de regresión múltiple que estima el efecto conjunto de la latitud y la altitud de las localidades de origen, sobre el día de eclosión.

variable depend.	sexo	modelo completo					efectos variables independientes			
		N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	variable	gl	F	prob>F
día de eclosión	HE	4286	2	0,41	1468,88	<0,0001	latitud	1	2557,09	<0,0001
							altitud	1	284,72	<0,0001
	MA	4475	2	0,40	1495,65	<0,0001	latitud	1	2625,89	<0,0001
							altitud	1	169,25	<0,0001

**Figura 106:** Representación gráfica del efecto conjunto de la latitud y altitud de las localidades, sobre el día de eclosión en hembras (A) y en machos (B).



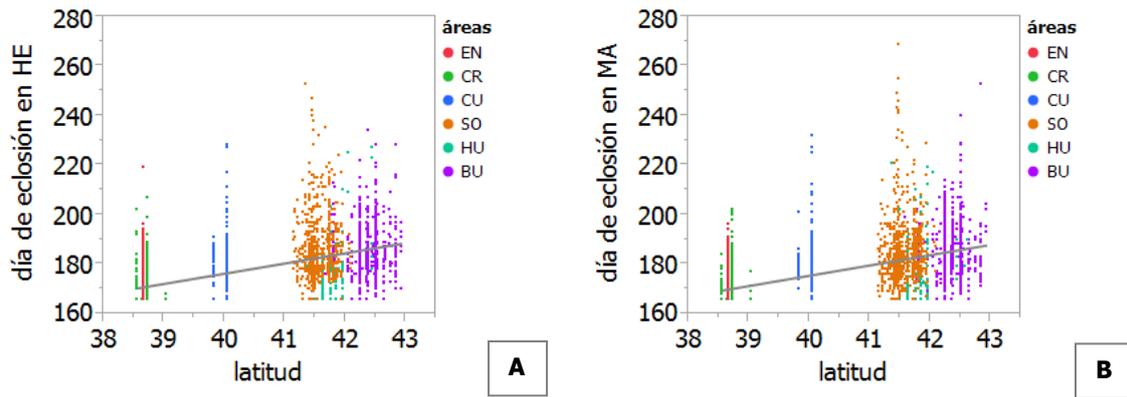
**Tabla 100:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de la latitud y la altitud de las localidades de origen, sobre el día de eclosión.

variable dependiente	variable independiente	sexo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
día de eclosión	latitud localidades de estudio	hembras	4286	1	0,37	2488,25	<0,0001
		machos	4475	1	0,38	2721,50	<0,0001
	altitud localidades de estudio	hembras	4286	1	0,05	238,42	<0,0001
		machos	4475	1	0,05	231,41	<0,0001

**Tabla 101:** Modelos de ajuste logístico del periodo de eclosión en función de latitud y la altitud de las localidades de origen.

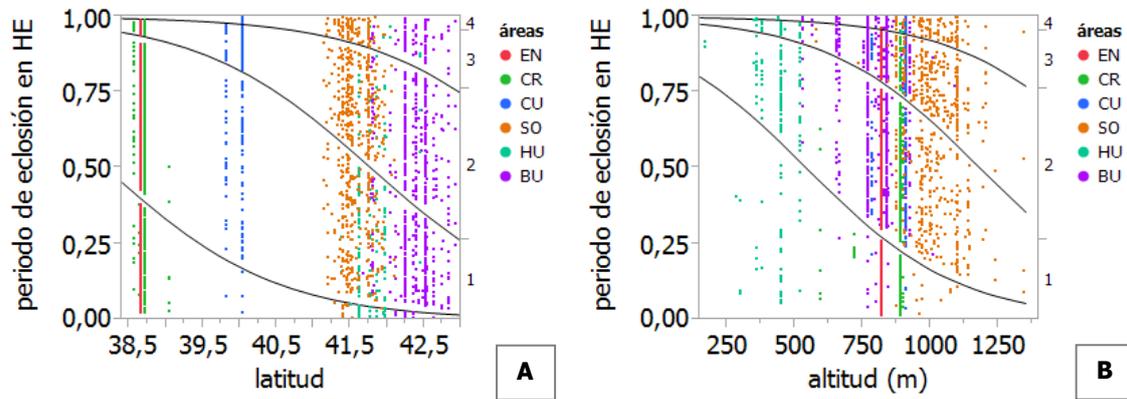
variable dependiente	variable independiente	sexo	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
periodo de eclosión	latitud localidades de estudio	hembras	4286	1	1636,5	<0,0001
		machos	4475	1	1861,43	<0,0001
	altitud localidades de estudio	hembras	4286	1	193,1521	<0,0001
		machos	4475	1	224,0865	<0,0001

**Figura 107:** Efecto de la latitud de las localidades de origen sobre el día de eclosión de las hembras (A) y machos (B).



**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

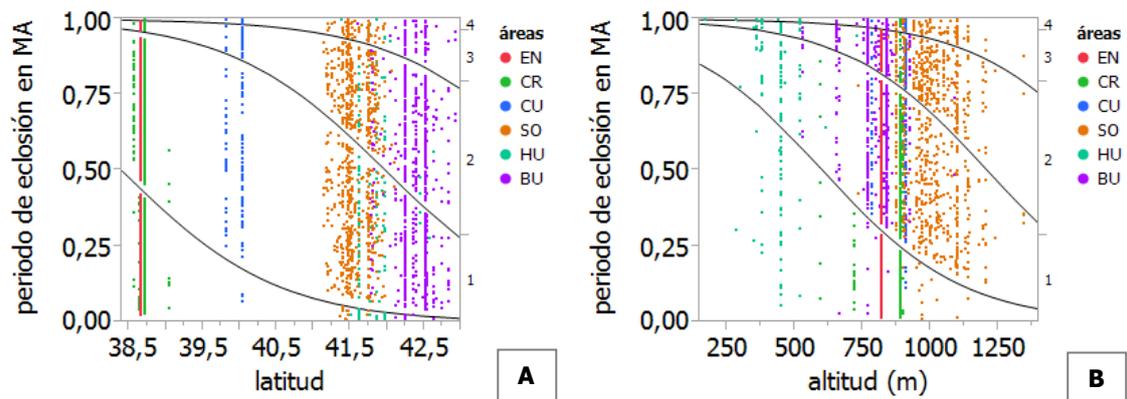
**Figura 108:** Probabilidad de que las perdices hembras nazcan durante un determinado periodo de eclosión en función de la latitud (A) y altitud (B) de las localidades de origen.



**Periodo de eclosión:** 1: anterior a 16 VI; 2: 16-30 VI; 3: 1-15 VII; 4: posterior a 15 VII

**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

**Figura 109:** Probabilidad de que las perdices macho nazcan durante un determinado periodo de eclosión en función de la latitud (A) y altitud (B) de las localidades de origen.



**Periodo de eclosión:** 1: anterior a 16 VI; 2: 16-30 VI; 3: 1-15 VII; 4: posterior a 15 VII

**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

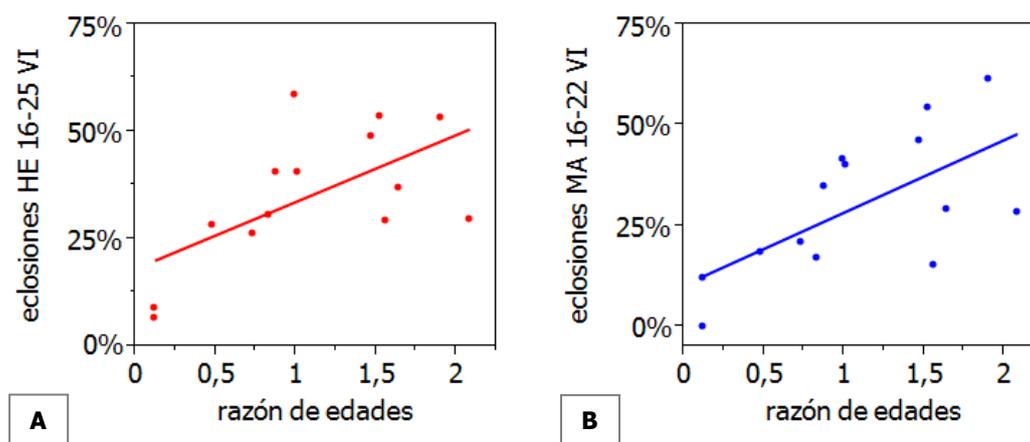
## El éxito reproductor y las fechas de eclosión

Existe una relación significativa entre la razón de edades de la población y las fechas eclosiones de los pollos. Cuanto mayor es la razón de edades, es decir a mayor éxito reproductor de la población, mayor es el porcentaje de las eclosiones retrasadas (16-25 VI). En las eclosiones adelantadas (previas al 16 de junio), aunque la relación no resulta significativa, la tendencia es en sentido contrario, cuanto mayor es la razón de edades, menor es el porcentaje de eclosiones. En el caso de las hembras, el modelo se ajusta mejor para el periodo decenal del 16-25 VI y en el caso de los machos, para el periodo semanal del 16-22 VI, lo que no es de extrañar, dado el retraso habitual de las eclosiones de las hembras (Tabla 102 y Figura 110).

**Tabla 102:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto del éxito reproductor anual (razón de edades) sobre el porcentaje de eclosiones en fechas intermedias (periodos del 16 al 22 de junio y del 16 al 25 de junio).

variable independiente	variable dependiente	sexo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
razón de edades	% eclosiones 16-22 VI	hembras	14	1	0,36	6,71	0,0237
		machos	14	1	0,41	8,41	0,0133
	% eclosiones 16-25 VI	hembras	14	1	0,38	7,44	0,0184
		machos	14	1	0,32	5,76	0,0335

**Figura 110:** Efecto de la razón de edades sobre: (A) el porcentaje de eclosiones de hembras registradas durante el 16-25 de junio y (B) el porcentaje de eclosiones de machos registradas durante el 16-22 de junio.

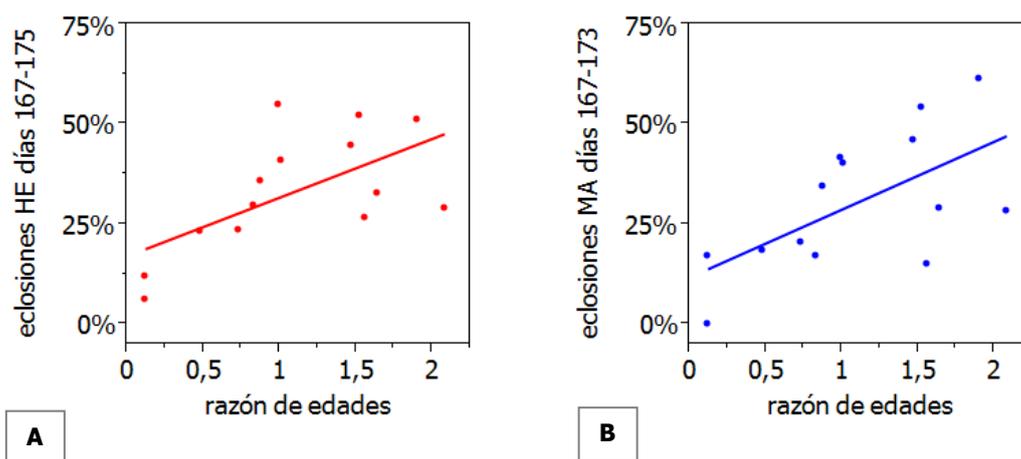


Un análisis más preciso de las eclosiones durante el periodo del 16 al 25 de junio, señala que los modelos que mejor se ajustan a la razón de edades corresponden a las eclosiones del 16 al 24 de junio en las hembras, y a las eclosiones del 16 al 22 de junio en los machos (Tabla 103 y Figura 111). De nuevo se constata el retraso de las eclosiones de las hembras.

**Tabla 103:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto del éxito reproductor anual (razón de edades) sobre el porcentaje de eclosiones registradas en diferentes periodos de fechas comprendidas entre el 16 y el 25 de junio.

variable independiente	variable dependiente	sexo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
razón de edades	% eclosiones 16-20 VI	hembras	14	1	0,26	4,29	0,0607
		machos	14	1	0,37	6,94	0,0218
	% eclosiones 16-21 VI	hembras	14	1	0,32	5,6	0,0357
		machos	14	1	0,37	7,1	0,0206
	% eclosiones 16-22 VI	hembras	14	1	0,34	6,14	0,0291
		machos	14	1	0,38	7,43	0,0184
	% eclosiones 16-23 VI	hembras	14	1	0,37	7,16	0,0202
		machos	14	1	0,36	6,71	0,0237
	% eclosiones 16-24 VI	hembras	14	1	0,39	7,57	0,0176
		machos	14	1	0,34	6,08	0,0297
	% eclosiones 16-25 VI	hembras	14	1	0,37	6,98	0,0215
		machos	14	1	0,30	5,22	0,0414

**Figura 111:** Efecto de la razón de edades sobre: (A) el porcentaje de eclosiones de hembras registradas durante el 16-24 de junio y (B) el porcentaje de eclosiones de machos registradas durante el 16-22 de junio.



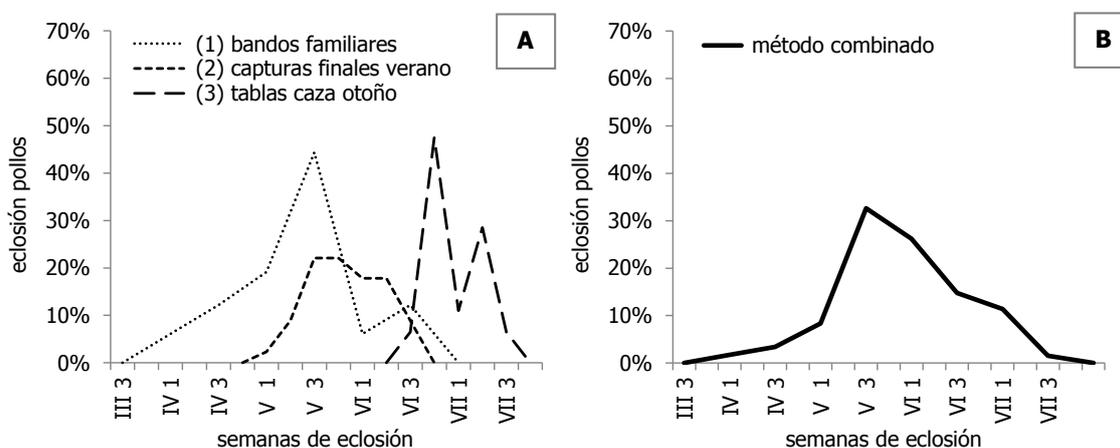
El efecto combinado de la razón de edades y las precipitaciones de abril explica el 77% de la variabilidad anual de las eclosiones del 16-22 VI de las hembras (N=14; gl=2; R<sup>2</sup>=0,77; F=18,58; p=0,0003) y el 77% de la de los machos (N=14; gl=2; R<sup>2</sup>=0,74; F=15,46; p=0,0006).

## DISCUSIÓN

### La elaboración e interpretación de las curvas de eclosión-supervivencia

Las curvas de eclosión son una herramienta habitual en los estudios sobre la cronología reproductora de la perdiz roja. Sin embargo, hay que ser muy cauteloso con su interpretación, pues según el tipo de procedimiento empleado, las curvas pueden presentar aspectos muy diferentes. Peiró & Seva (1993b) utilizaron tres procedimientos distintos para calcular la curva de eclosiones de una misma población de perdiz roja en el Sur de Alicante durante 1990. Concluyeron que cada método permitía una buena detección de las eclosiones de una determinada etapa del periodo: el seguimiento de los bandos familiares era útil para la detección de las eclosiones tempranas, las capturas de final de verano lo eran para las eclosiones intermedias, y las tablas de caza de otoño para las eclosiones tardías. Sin embargo, ninguno de los tres métodos era capaz de describir por sí solo, la totalidad del periodo de eclosiones, por lo que consideraron necesario elaborar una nueva curva, a partir de los datos más fiables proporcionados por cada uno de los métodos anteriores (Figura 112).

**Figura 112:** Curvas de eclosiones obtenidas por Peiró & Seva (1993b) en una población de perdiz roja del sur de la provincia de Alicante durante 1990. (A) Comparación de las curvas obtenidas con tres métodos diferentes. (B) Curva de eclosiones obtenidas a partir de los tres métodos.



Sin duda, el uso combinado de varios métodos permitiría una aproximación más ajustada al periodo de eclosiones real. Sin embargo, no suele utilizarse a causa de su elevado coste económico. Normalmente se trabaja con un solo procedimiento, ya sea el seguimiento de pollos en los bandos familiares (Peiró & Seva 1993b, Guzmán 2011, CRCP 2012), ya sea el análisis de las tablas de caza (Birkan 1977b, Treussier & Fouquet 1978, Pépin 1981 en Calderón 1983, Lucio 1989, Peiró & Seva 1993b, Junco 2002). Los dos métodos presentan ciertas limitaciones, que de no corregirse, pueden sesgar considerablemente los resultados.

El seguimiento de los bandos familiares presenta varios inconvenientes. En primer lugar, la asignación de las clases de edad de los pollos a partir de su aspecto y tamaño relativo, no permite estimar los días de vida de los pollos con demasiada exactitud (Tabla 104). En segundo lugar, el procedimiento no permite detectar por igual a los pollos de las diferentes clases de edad. Los intervalos de días de cada clase de edad son diferentes, por lo que la probabilidad de detección de cada una de ellas también lo es, cuanto menor es el intervalo menor es la probabilidad de detección. Además, la detectabilidad de cada clase de edad también puede verse afectada por las diferencias de tamaño y comportamiento de los pollos. Por otra parte, los transectos suelen finalizar antes de que todos los pollos tengan tiempo de alcanzar el tamaño de adulto, por lo que se subestima la detección de los pollos de la última clase de edad procedentes de las puestas más tardías. A parte de estas limitaciones metodológicas, que pueden corregirse en mayor o menor medida (Guzmán 2011), debe tenerse en cuenta un último inconveniente, el elevado coste económico. Si se pretenden detectar las fechas de nacimiento de los pollos de menor edad de las primeras puestas y las de los pollos de mayor edad de las últimas puestas, el periodo de muestreo puede abarcar desde mayo a septiembre. Y dado que el método recomienda que los transectos se realicen

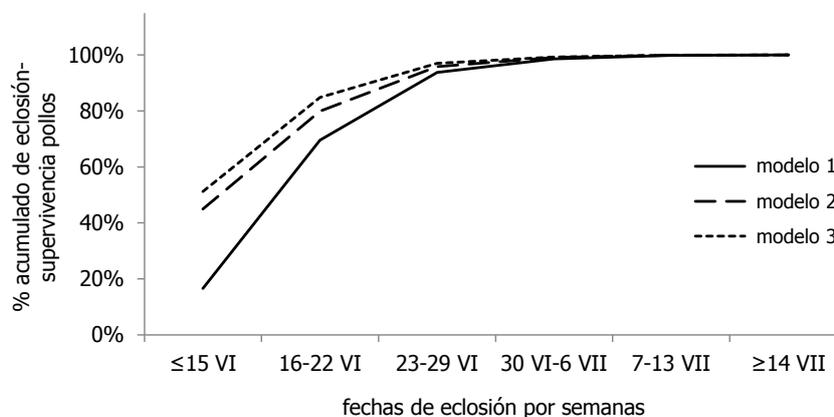
con una periodicidad semanal, el número final de recorridos es muy elevado, lo que supone una elevada inversión económica, difícilmente asumible.

**Tabla 104:** Clases de edad de los pollos utilizadas por Guzmán (2011) en el seguimiento de los bandos familiares de las poblaciones de perdiz roja de Castilla-La Mancha durante 2010.

clase de edad	aspecto y tamaño de los pollos	edad (días)	
		intervalo	promedio
A	tamaño inferior a 1/4 de perdiz adulta, con diente de diamante	0-3	1,5
B	tamaño inferior a 1/4 de perdiz adulta, sin diente de diamante	3-9	6
C	tamaño comprendido entre 1/4 y 1/2 de perdiz adulta	9-36	22,5
D	tamaño comprendido entre 1/2 y 3/4 de perdiz adulta	36-64	50
E	tamaño adulto, conserva plumas de juvenil	>64	64

La utilización de los datos de las tablas de caza, a pesar de ser el método utilizado con mayor frecuencia, también tiene sus inconvenientes. Uno de ellos es el tamaño de muestra. La fecha de comienzo del periodo hábil de caza en España, no favorece la probabilidad de detectar ejemplares en muda activa. Por lo que el número de perdices con fecha de eclosión conocida, suele ser bastante reducido respecto al número total de perdices abatidas. Esto implica que haya que dedicar un esfuerzo considerable en la recogida de datos, para lograr acumular suficiente información sobre las perdices juveniles en muda (Lucio 1989). Sin embargo, el mayor inconveniente del método reside en la limitación de su rango de aplicación, ya que las tablas cronométricas sólo pueden utilizarse para estimar la fecha de eclosión de aquellas perdices que no superan los 130 días de vida. Por lo que todos aquellos ejemplares abatidos que superan esa edad, quedan excluidos de la curva de eclosión. Esto implica que las eclosiones más tempranas están subestimadas en la curva. Además, a medida que avanza la temporada de caza, la probabilidad de encontrar perdices de menos de 130 días cada vez es menor, lo que se traduce en una sobrestimación de las eclosiones tardías, que en los meses de noviembre y diciembre, son las únicas que el método puede detectar. Por ejemplo, las capturas de una cacería del 12 de octubre nos permitirían estimar las fechas de eclosión de todos aquellos juveniles que hubieran nacido a partir del 4 de junio, las de una cacería del 1 de noviembre lo harían a partir del 24 de junio y las del 1 de diciembre sólo permitirían detectar nacimientos posteriores al 23 de julio. Si bien este sesgo puede ser corregido (ver material y métodos), hasta la fecha ningún autor lo ha hecho, por lo que las curvas de eclosiones de sus estudios no describen la cronología real de los nacimientos, sino una distribución más retrasada en el eje temporal. Ese retraso no debe tomarse a la ligera, pues el hecho de no corregir el sesgo metodológico modifica considerablemente los resultados, tal y como se ha comprobado con las curvas de eclosión de Las Ensanchas. Cuando no se aplica ninguna corrección (modelo 1), el porcentaje de eclosiones acumulado a 15 de junio es tan solo del 17%, sin embargo, tras realizar una corrección parcial (modelo 2) o total (modelo 3), los valores para esa misma fecha ascienden al 45% y al 51% respectivamente (Figura 113).

**Figura 113:** Curvas de eclosiones acumuladas de perdiz roja en Las Ensanchas elaboradas a partir de tres procedimientos diferentes.



**Nota:** en el modelo 1 no se ha corregido el sesgo metodológico, en el modelo 2 se ha aplicado una corrección parcial y en el modelo 3 una corrección total (para más detalles ver el apartado *material y métodos* de este capítulo).

El control de los bandos familiares realizado en Castilla-La Mancha durante 2010 (Guzmán 2011) señaló que la fecha promedio de observación para el global de las categorías de edad de los pollos era el 1 de julio  $\pm$  16 días, a partir de la cual se determinó que la fecha promedio de eclosión era el 16 de junio  $\pm$  16 días. Con un intervalo tan amplio, quincena arriba, quincena abajo, es muy fácil que los resultados no sean muy diferentes a los registrados en Las Ensanclas, donde el 16 de junio ya habían nacido el 36% de los pollos de ese año, y donde las primeras eclosiones suelen tener lugar a mediados de mayo, según las observaciones de la guardería de la finca.

En resumen, a diferencia de los controles de los bandos familiares, los datos procedentes de las tablas de caza no permiten detectar la fecha de inicio del periodo de eclosiones, pero a partir de la segunda quincena de junio, sus datos proporcionan mucha más exactitud. Por ello, lo ideal sería complementar los datos de las tablas de caza con algunos transectos durante mayo y comienzos de junio.

### **La variabilidad en las curvas de eclosión-supervivencia de los dos sexos**

La asincronía en las fechas de eclosión de los embriones machos y hembras es un fenómeno bastante común que se genera a través de diferentes mecanismos. Por ejemplo, en tortugas y lagartos, la correlación entre el sexo de las crías y la fecha de eclosión viene determinada por la temperatura, mientras que en las aves lo hace por la asincronía en la puesta y por comportamientos diferenciales en la incubación (Radder & Shine 2007). En las aves altriciales es relativamente frecuente que la incubación se inicie antes del final de la puesta. Este patrón implica una obligada asincronía en la eclosión y por tanto una jerarquía posterior de los pollos en la nidada, lo que ha sido sugerido como una estrategia parental para mejorar la calidad de los volantones y/o su supervivencia (Martínez-Padilla 2003). En algunas aves, como en el cernícalo vulgar (*Falco tinninulus*) se ha descrito que los embriones hembras eclosionan antes que los machos (Blanco *et al.* 2003), mientras que en otras, como el arao aliblanco (*Cephus grylle*) sucede lo contrario (Cook & Monaghan 2004).

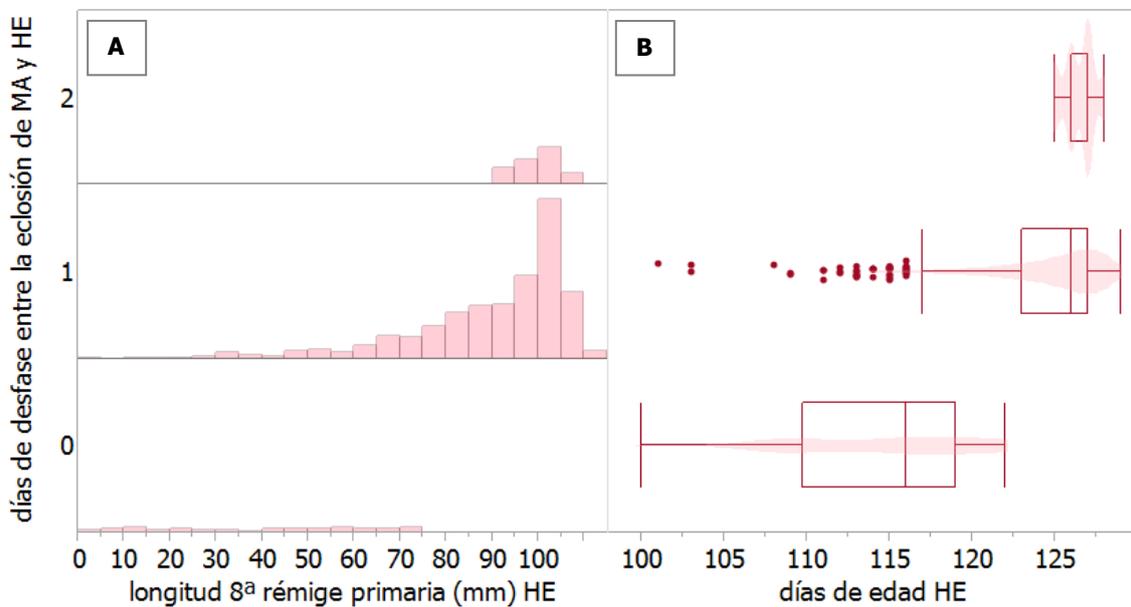
Los resultados obtenidos señalan que en Las Ensanclas existe un leve, pero significativo, adelanto en las fechas de eclosión-supervivencia de los machos respecto a las hembras. En la perdiz roja, la incubación no comienza hasta que finaliza la puesta, que oscila entre los 6-18 huevos (Nadal 1997). Por lo que parece algo complicado que el comportamiento de incubación de los progenitores pueda intervenir en la asincronía de eclosiones, favoreciendo que los embriones machos nazcan antes que los embriones hembra. Aunque las diferencias no tienen que producirse necesariamente a escala de pareja, sino que podrían hacerlo a escala de población. El ligero retraso en la curva de eclosiones de las hembras podría deberse a que la proporción de nacimientos de embriones hembras o la supervivencia de los pollos hembra de las puestas más tempranas fueran menores que las de las puestas más tardías, que son aquellas que o bien comienzan más tarde o bien se alargan más en el tiempo. Cuando el hábitat no es idóneo para la nidificación, es fácil que los nidos sean depredados o destruidos por maquinaria agrícola, por lo que las parejas realizan una segunda o incluso una tercera puesta de restitución, que está mucho más retrasada respecto a las primeras puestas de las otras parejas. No obstante, el retraso en la puesta también puede estar asociado a un hábitat óptimo. Si los recursos son abundantes, las parejas puedan realizar puestas dobles, que requieren un mayor periodo de tiempo que las puestas simples. Los resultados actuales no permiten evaluar esta hipótesis, por lo que en el futuro sería muy interesante realizar un seguimiento de los nidos y los pollos procedentes de puestas de diferentes fechas.

Otra posible explicación a la asincronía, es que la diferencia entre las fechas de eclosión-supervivencia de los machos y hembras detectadas en Las Ensanclas se deba a una cuestión meramente metodológica. La tabla cronométrica utilizada para el cálculo de los días de edad de los jóvenes de perdiz roja no diferencia entre los dos sexos. Las longitudes de las rémiges primarias en muda se traducen en días de vida, sin tener en cuenta si se trata de un ejemplar macho o hembra. Sin embargo, el diferente tamaño de los machos y hembras juveniles (longitud rémiges primarias) podría afectar en el cálculo de los días de edad a partir de las tablas cronométricas. En algunos galliformes como el urogallo, se ha observado que las tasas de crecimiento de los pollos macho son diferentes a las de las hembras, y que esas diferencias aumentan a medida que transcurren las semanas (Lindén 1981b). Aunque en la perdiz roja el dimorfismo sexual es mucho más moderado que en el urogallo, es posible que suceda algo parecido. Del mismo modo que existen diferencias significativas en la longitud de las rémiges primarias de los machos y hembras juveniles

que han finalizado la muda (ver capítulo I), también podría haberlas en la longitud de las plumas que todavía están creciendo, sobre todo en la última fase de ese crecimiento, antes de alcanzar un tamaño próximo al definitivo. De ser así, como los machos presentarían plumas más largas que las hembras de su misma edad, estaríamos estimando erróneamente que el macho ha nacido antes que la hembra, lo que estaría en consonancia con los resultados obtenidos.

A diferencia del caso anterior, los resultados de este estudio sí han permitido evaluar esta segunda hipótesis. A partir de la longitud de las rémiges en muda activa de los machos se han calculado sus fechas de eclosión y tras aplicar el correspondiente coeficiente de dimorfismo sexual a esas longitudes, se han estimado las fechas eclosión que tendrían las hembras de la misma edad que esos machos. En el 83% de los casos, la fecha de eclosión de las hembras se ha retrasado un día respecto a la de los machos, en el 12% se ha retrasado dos días y sólo en el 5% de los casos, la fecha ha sido la misma para los dos sexos. Se ha observado que cuantos más días de edad tienen las perdices, mayor es el desfase entre ambos sexos, y que a partir de los 120 días, la mayoría de las fechas de eclosión de las hembras se estiman con un retraso de uno o incluso dos días respecto a las fechas de los machos de la misma edad (Figura 114). Las pruebas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis han detectado diferencias significativas entre las fechas de eclosión reales de los machos y las eclosiones teóricas de las hembras durante el periodo 1998-2011 ( $N=2820$ ;  $gl=1$ ;  $\chi^2=38,34$ ;  $p<0,0001$ ), pero no lo han hecho entre las fechas de eclosión reales y teóricas de las hembras ( $N=2856$ ;  $gl=1$ ;  $\chi^2=0,01$ ;  $p=0,91$ ). Además el promedio de las fechas de eclosión teóricas de las hembras ( $171,82 \pm 5,29$ ) es prácticamente idéntico al obtenido con las eclosiones reales ( $171,90 \pm 5,54$ ). Por tanto, el desfase de un día en el promedio de la fecha eclosiones de machos y hembras detectado en Las Ensanclas durante el periodo 1998-2011 podría justificarse por cuestiones metodológicas. Los resultados obtenidos con las agrupaciones semanales también se ajustan a la hipótesis del desfase metodológico, pues muestran una mayor proporción de nacimientos de machos al principio y de hembras al final, aunque la diferencia entre la proporción de ambos sexos siempre es inferior al 5%.

**Figura 114:** Distribución del número de días de desfase entre la fecha de eclosión de machos y hembras en función de la longitud de la 8ª rémige primaria (A) y de los días de edad de las hembras (B).

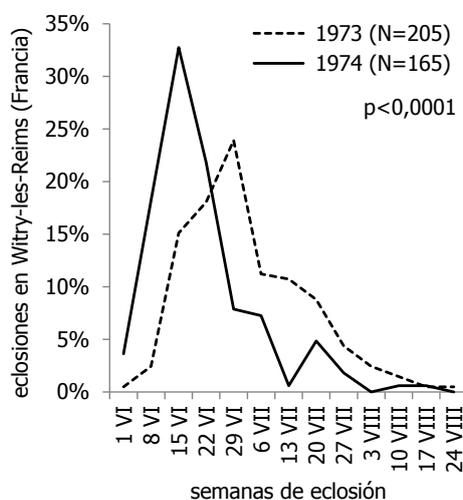


## La variabilidad interanual de las curvas de eclosión-supervivencia supervivencia y su asociación con las condiciones meteorológicas anuales

El calendario de nacimientos de los pollos de perdiz y sus variaciones interanuales es una cuestión que ha sido estudiada con relativa frecuencia en el pasado. Lo que no es de extrañar, teniendo cuenta su importancia a la hora de planificar una gestión adecuada para el aprovechamiento sostenible de las poblaciones. Las diferencias interanuales de las curvas de eclosión-supervivencia detectadas en Las Ensanclas no son un hecho aislado de esta población. En estudios previos se han descrito variaciones similares en poblaciones de perdiz pardilla y de perdiz roja de diferentes regiones francesas y españolas, incluso con periodos de estudio muchos más cortos (2-5 años) que los de las Ensanclas (14 años).

Hace más de 40 años que Birkan (1977b) describió que las curvas de eclosión de la perdiz pardilla de Witry-lès Reims (Norte de Francia) variaban de un año al otro. Observó que el pico de eclosiones de un año se producía una quincena antes que el del año anterior (Figura 115). Según él, ese adelanto era consecuencia de unas condiciones climáticas particularmente favorables en primavera, que provocaron el adelanto de las puestas, aunque también señalaba la posible influencia de otros factores, como las prácticas agrícolas o la depredación. También Pépin *et al.* (1985, citados por Junco 2002) hallaron diferencias en la cronología de las eclosiones de la perdiz roja en Francia durante un periodo de estudio de cinco años consecutivos. Los autores observaron que mientras las variaciones interanuales en la fecha de comienzo eran de aproximadamente una semana, las del final eran mucho más amplias. Estos resultados contrastan con los de Treussier & Fouquet (1978), que describieron una gran estabilidad en la cronología de los nacimientos de la perdiz roja durante el trienio 1973-75 en las regiones francesas de Pays de Loire (NO), Aquitaine (SO) y Midi méditerranéen (SE), tanto en el promedio, la mediana y la moda de las fechas de eclosión, como en la curva de distribución de las eclosiones.

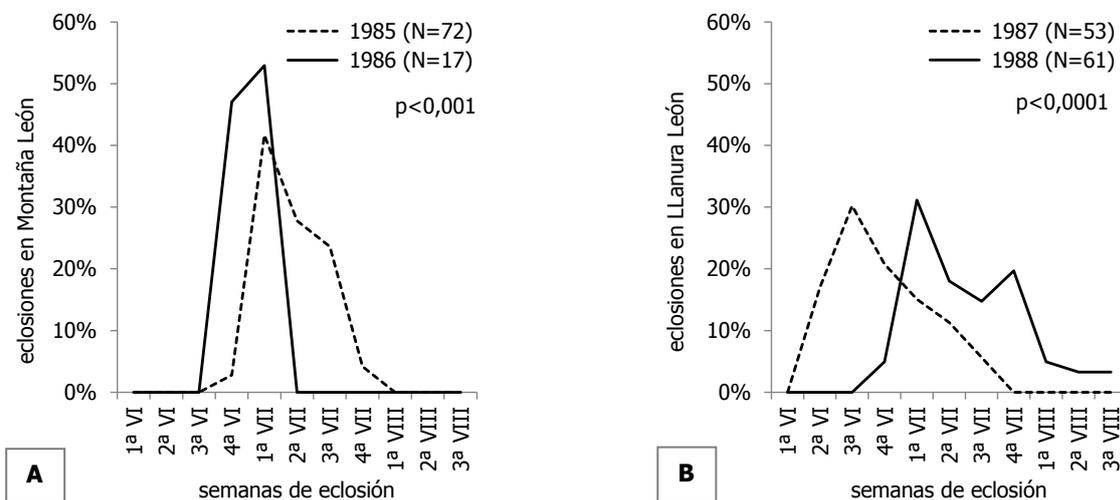
**Figura 115:** Comparación entre las curvas de eclosiones obtenidas por Birkan (1977b) en las poblaciones de perdiz pardilla de Witry-lès-Reims (Norte de Francia) durante dos años consecutivos.



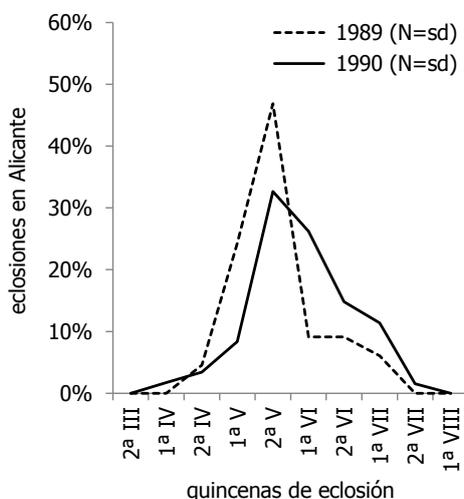
En el Norte de España, en la provincia de León, Lucio (1989) halló diferencias interanuales significativas en la distribución de las fechas de eclosión de la perdiz roja en la zona de montaña y en la de llanura, pero no lo hizo en la zona de transición. Consideró que la variabilidad de la zona de montaña se debía al reducido tamaño de muestra de uno de los dos años de estudio, mientras que la de la zona de llanura probablemente estaba relacionada con la climatología anual. De modo que ésta sería la principal responsable de que tanto el inicio como el pico máximo de eclosiones de 1988 se produjera dos semanas después que en 1987 (Figura 116). También en el Sur peninsular se han descrito desfases en las curvas de eclosiones de diferentes años. Peiró & Seva (1993b) observaron que en el Sur de la provincia de Alicante, el ritmo de nacimientos de 1990 presentaba cierto retraso respecto al del año anterior, a pesar de que en ambos años, el pico máximo de eclosiones se registró durante la segunda quincena de mayo (Figura 117). La amplitud de los desfases interanuales observados en Las Ensanclas es similar a la descrita en las algunas de las zonas anteriores. Dejando aparte el valor mínimo de las fechas de eclosión

(primeras puestas), que por razones metodológicas es el mismo todo los años (15 de junio), en la finca se han registrado diferencias de una semana en el promedio y la mediana de las fechas de eclosión, y de hasta un mes en los valores máximos (últimas puestas).

**Figura 116:** Comparación entre las curvas de eclosiones obtenidas por Lucio (1989) en las poblaciones de perdiz roja de las zonas de Montaña (A) y Llanura (B) de la provincia de León durante dos años consecutivos.



**Figura 117:** Comparación entre las curvas de eclosiones obtenidas por Peiró & Seva (1993b) en las poblaciones de perdiz roja del Sur de la provincia de Alicante durante dos años consecutivos.



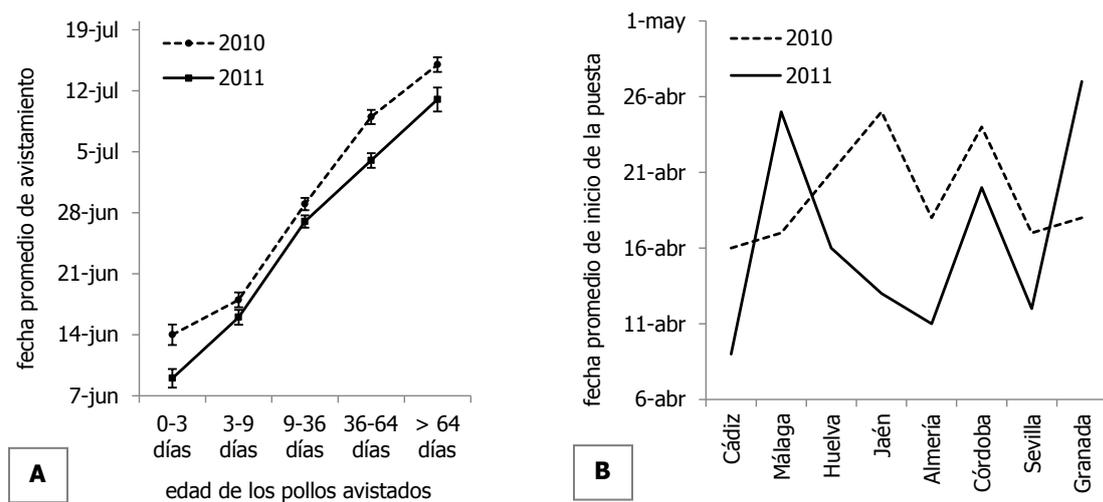
En el campo de Calatrava, una comarca de La Mancha muy próxima a Las Ensanclas, se hallaron diferencias significativas entre las fechas de puesta de la perdiz roja de los cuatro años de estudio, siendo la puesta de 2003 más temprana que las de 2004, 2005 y 2007 (Casas *et al.* 2009). Excepto en la puesta de 2005, esos resultados coinciden con los observados en Las Ensanclas durante esos años: el promedio de la fecha de eclosión de 2003 estaba adelantado respecto al conjunto del periodo de estudio, mientras que los promedios de 2004 y 2007 estaban retrasados.

En otro estudio reciente sobre la fenología reproductora de la perdiz roja en Andalucía (CRCP 2012), se determinaron las fechas promedio de avistamiento de pollos de diferentes clases de edad durante dos años consecutivos. No sólo se encontraron diferencias significativas entre las fechas de avistamiento de las distintas clases de edad de los pollos, reflejo del desarrollo natural de los pollos, sino también entre los dos años de estudio. Las fechas promedio de avistamiento de 2010 fueron más tardías que las de 2011,

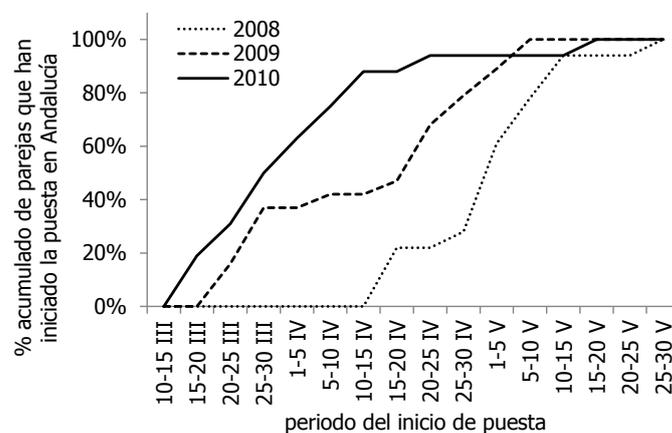
entre dos y cinco días según la clase de edad (Figura 118A), lo que según los autores, podría deberse a la influencia de las condiciones ambientales. Éstos también observaron que la fecha promedio de puesta del primer huevo de 2010 estaba más retrasada que la de 2011, tanto en el conjunto del territorio andaluz (cinco días), como en el de la mayoría de sus provincias (entre cuatro y doce días), a excepción de Málaga y Granada que presentaron un adelanto en la fecha promedio de puesta (Figura 118B). El retraso generalizado en el comienzo de la puesta y en la detección de los pollos en Andalucía durante 2010 respecto a 2011, está en consonancia con los resultados observados en Las Ensanchas en esos años. La fecha promedio de eclosiones de 2010 en la finca era significativamente superior a la del promedio del conjunto del periodo de estudio, mientras que la de 2011 no presentaba diferencias. A su vez, el desfase entre las fechas promedio de eclosión de esos dos años fue de tres días.

Las diferencias interanuales en las fechas de puesta no se limitan a las perdices silvestres. Fuentes *et al.* (2011), en un estudio realizado en Archidona (Málaga) con perdices de granja criadas en condiciones de semilibertad, describieron diferencias interanuales en la evolución mensual del porcentaje medio de parejas que habían puesto el primer huevo. Observaron que en 2008 el comienzo de la puesta tenía lugar un mes más tarde que en 2010 (Figura 119). Si bien estos datos no son comparables a los de las poblaciones de perdices silvestres, en lo que a fechas y ritmo de puesta se refiere, son otro ejemplo más de cómo la cronología de las eclosiones de perdiz roja varía de un año a otro.

**Figura 118:** Comparación interanual de las fechas promedio de avistamiento de las distintas clases de edad de los pollos (A) y de las fechas promedio de inicio de puesta (B) obtenidas por CRCP (2012) en la provincia de Andalucía durante 2010-11.



**Figura 119:** Comparación interanual de la evolución mensual del porcentaje medio de parejas de granja criadas en semilibertad, que han iniciado la puesta en Málaga (datos de Fuentes *et al.* 2011).



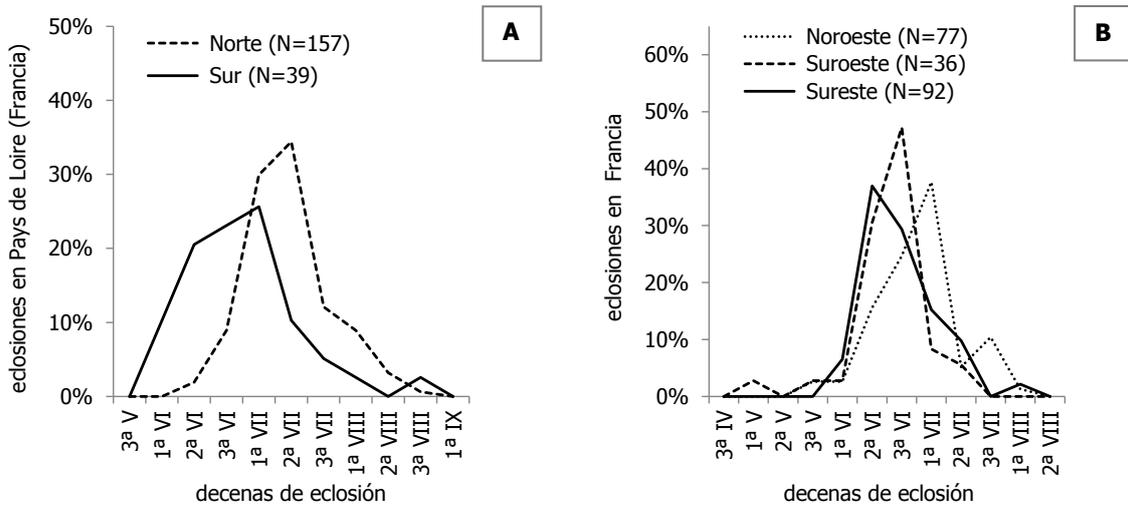
La mayoría de los autores anteriormente citados, tras observar diferencias entre la cronología de eclosiones de los distintos años, sugirieron que la influencia de la climatología anual podía desempeñar un papel fundamental en esa variabilidad. Las aves utilizan el aumento del fotoperiodo durante la primavera como una señal fiable para anticipar el inicio de la temporada de reproducción. De manera que la cascada de cambios fisiológicos y de comportamiento que deben preceder a la eclosión se mide en el tiempo adecuadamente. Todo ello, con objeto de asegurarse que los polluelos crecerán durante el pico de abundancia de alimentos, especialmente de invertebrados. La temperatura también influye en las fechas de puesta, ya sea modulando directamente las respuestas gonadales al fotoperiodo, o indirectamente a través de cambios en los suministros de alimentos (Dawson 2005, Visser *et al.* 2009). En muchas especies de aves las fechas de puesta se relacionan con la temperatura o las precipitaciones (Crick & Sparks 1999). Hay evidencias de que las fechas de puesta se correlacionan negativamente con la temperatura de primavera en algunos passeriformes como el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*), el carbonero común (*Parus major*), el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) o el mito (*Aegithalos caudatus*) (Perrins & McCleery 1989, Both *et al.* 2004, Charmantier *et al.* 2008, Gullet *et al.* 2013). Los resultados obtenidos en Las Ensanchas evidencian que también existe una asociación entre la cronología de las eclosiones de la perdiz roja y la meteorología anual, concretamente con las temperaturas y precipitaciones durante la primavera, que conjuntamente llegan a explicar hasta un 68% de la variabilidad interanual. Las primaveras frescas y lluviosas enfrían el campo, a la vez que retrasan la puesta, estropean muchos nidos (los huevos se mojan durante el periodo de incubación) y disminuyen la supervivencia de los polluelos, que tienen mayor dificultad para encontrar los insectos y larvas necesarios para su nutrición (Hernández-Briz 1991). Las primaveras húmedas también se asocian con tamaños de puesta mayores (Rueda *et al.* 2003, en Casas *et al.* 2009), lo que podría traducirse en un ligero retraso de las fechas de eclosión, ya que la incubación no comienza hasta la finalización de la puesta. En contraposición, los años con altas temperaturas y escasas precipitaciones favorecen un adelanto de la reproducción (Gortázar 2009). Todo ello está en consonancia con la cronología de nacimientos observada en Las Ensanchas, pues los años con mayor proporción de eclosiones adelantadas (previas al 16 de junio) son precisamente aquellos en los que se registraron temperaturas de marzo elevadas y precipitaciones de abril escasas.

El estudio de la cronología anual de las eclosiones debería convertirse en una herramienta de gestión habitual, pues para mantener un buen estado de las poblaciones de perdiz roja no se debe interferir en su periodo de reproducción, que no finaliza hasta que los pollos han completado su crecimiento y los adultos han acabado la muda. Por ello, las fechas de apertura del periodo hábil de caza deberían adaptarse a la cronología de reproducción específica de las poblaciones de cada zona, que dependen en última instancia del desarrollo climático anual (Nadal 1988).

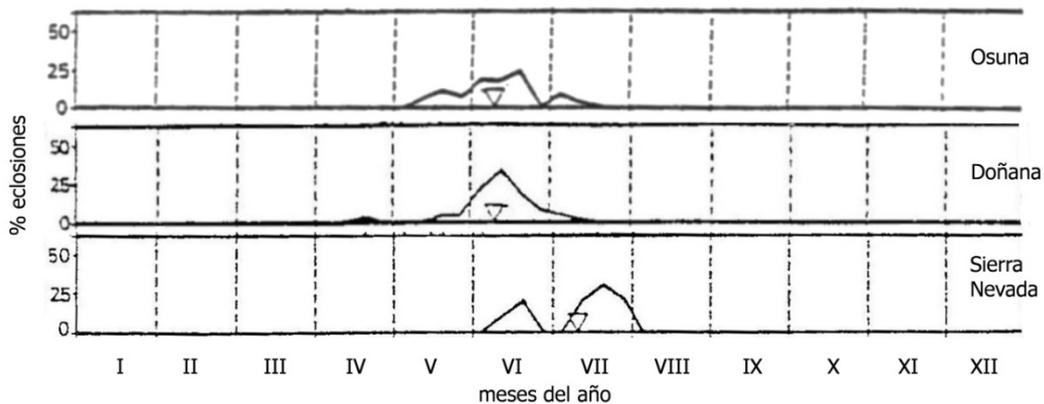
### **La variabilidad espacial de las curvas de eclosión-supervivencia y su asociación con la localización geográfica de las áreas de estudio**

Las diferencias halladas entre las curvas de eclosión de las distintas áreas de este estudio, constatan estadísticamente la variabilidad regional de la cronología de las eclosiones de la perdiz roja descrita con anterioridad en estudios franceses y españoles. A comienzos del siglo pasado, Bureau (en Treussier & Fouquet 1978) observó que en la zona Sur de Loire los nacimientos estaban más retrasados que en la zona Norte, presentando un desfase de unos diez días tanto en su fecha de comienzo, como en el pico máximo de eclosiones (Figura 120A). Treussier & Fouquet (1978) también describieron un retraso de en la cronología de eclosiones de Pays de Loire (NO), respecto a las de la Région aquitaine (SO) y Midi mediterráneo (SE), de unos 10 y 20 días respectivamente (Figura 120B). En el sur de España, Calderón (1983) describió diferencias de hasta un mes entre la fecha promedio de las eclosiones de Doñana y Osuna (8-10 de junio) y las de Sierra Nevada (9 de julio) (Figura 121). También en Andalucía, la CRCP (2012) detectó variaciones significativas entre las fechas promedio de puesta del primer huevo de las diferentes provincias, con desfases de 9-18 días según el año de estudio (Figura 118B). A su vez, en el Norte peninsular, Lucio (1989) señaló un adelanto de las eclosiones en los terrenos de llanura sureña y un retraso en los sectores de montaña septentrionales de la provincia de León (Figura 122).

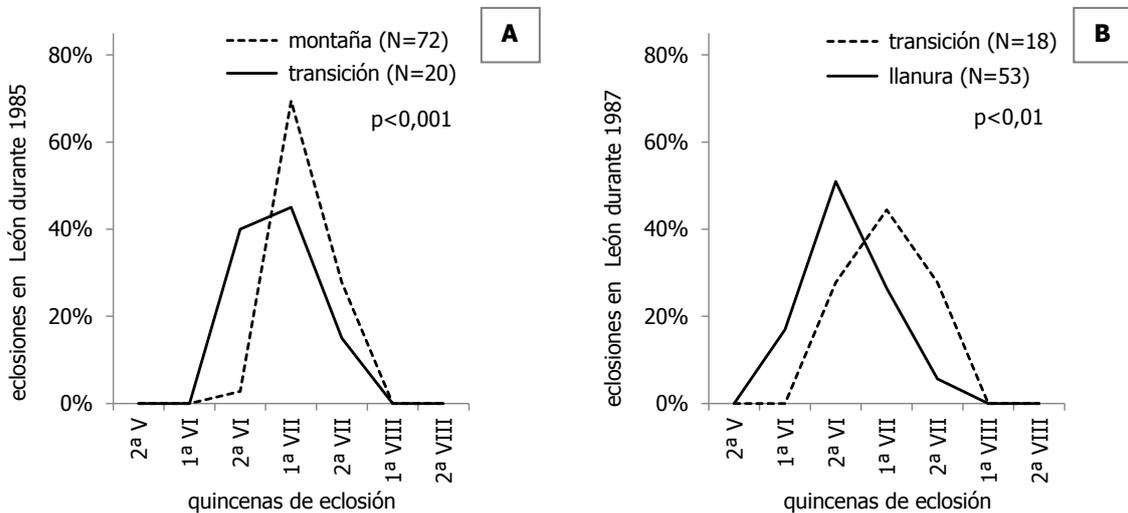
**Figura 120:** Variabilidad regional de las curvas de eclosiones de las poblaciones de perdiz roja en el Norte y Sur de Pays de Loire (A), y en el conjunto del territorio francés (B), a partir de los datos de Treussier & Fouquet (1978).



**Figura 121:** Comparación entre las curvas de eclosiones obtenidas por Calderón (1983) en las poblaciones de perdiz roja andaluzas de Osuna, Doñana y Sierra Nevada.



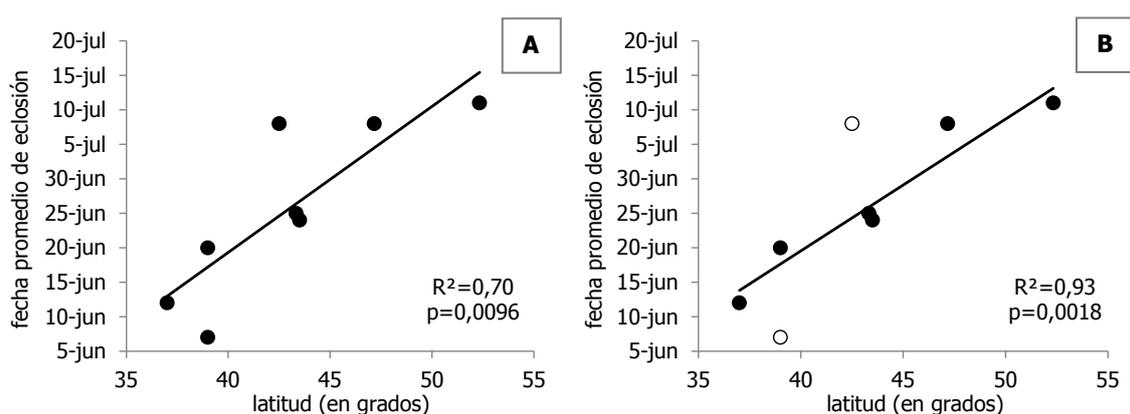
**Figura 122:** Comparación entre las curvas de eclosiones obtenidas por Lucio (1989) en las poblaciones de perdiz roja de las zonas de montaña y transición (A) y las zonas de transición y llanura (B) en la provincia de León.



La variabilidad regional de la cronología de las eclosiones de la perdiz roja es evidente, lo que no está tan claro es que la provoca. En las zonas templadas, las aves presentan una tendencia generalizada a retrasar su fecha de puesta a medida que aumenta la latitud, a razón de unos 20-30 días por cada 10 grados de latitud (Baker 1938). Según los datos recopilados por Calderón (1983), la perdiz roja no es una excepción, y a lo largo de su área de distribución denota una clara tendencia a retrasar la eclosión a medida que aumenta la latitud, aproximadamente dos días por grado. Aunque Portugal y el Norte de España presentan, respectivamente, eclosiones adelantadas y retrasadas respecto a la latitud que ocupan (Figura 123 y Figura 124). Al incorporar en el modelo de Calderón los datos de las fechas promedio de las áreas de este estudio, las eclosiones de Cuenca, Soria y Burgos tampoco encajan, pues están bastante más retrasadas de lo previsto (Figura 125). Las más de 8700 fechas de eclosión de estudio también señalan una tendencia creciente a lo largo del eje latitudinal, pero con un incremento aproximado de cuatro días por grado (pendiente=4,14,  $p < 0,0001$ ). En este caso, las eclosiones de Huesca están más adelantadas de lo que cabría esperar, mientras que las de Cuenca están más retrasadas (Figura 107). Dado que el ajuste lineal apenas explica el 38% de la variabilidad del modelo, es obvio que aparte de la latitud, hay otros factores en juego.

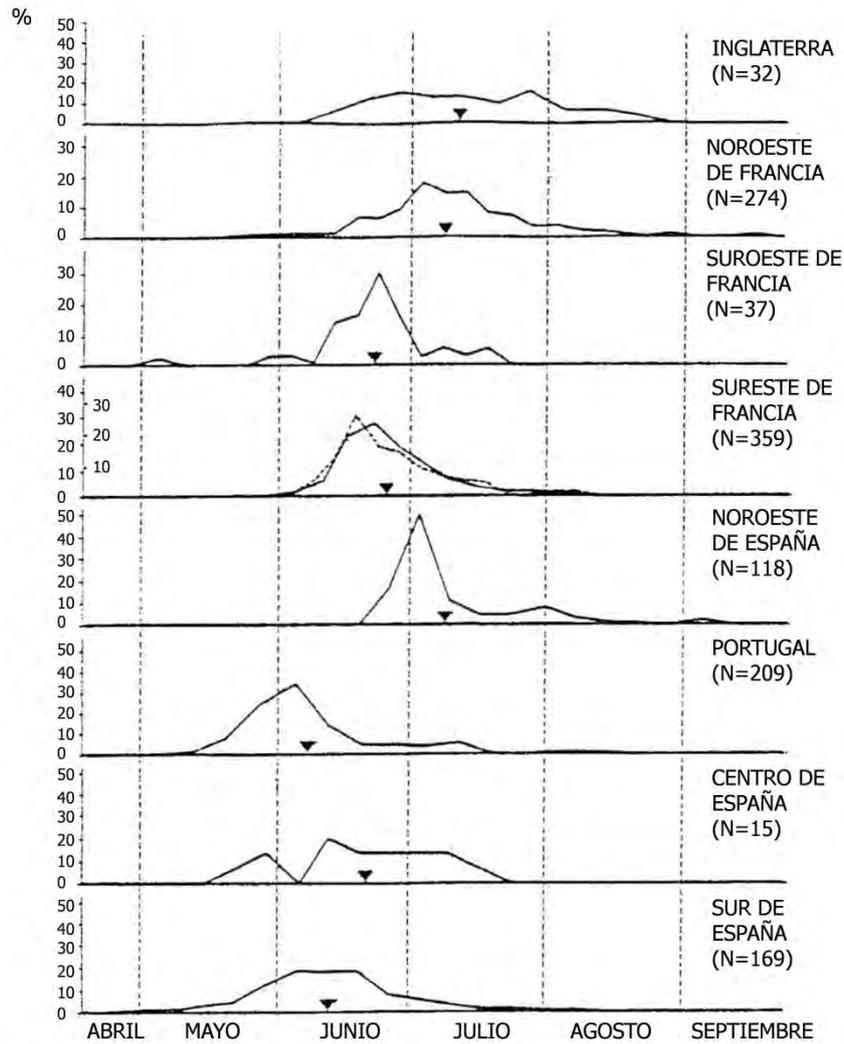
Se han descrito clinas altitudinales que parecen afectar a la cronología de las eclosiones y que podrían modular el gradiente latitudinal. López-Seoane (1891) observó que en los sectores montañosos de la provincia de Lugo las perdices comenzaban la puesta hasta un mes más tarde que en las zonas de llanura. Calderón (1983) señaló un desfase similar entre las eclosiones de Sierra Nevada (2000 m de altitud) y las de Doñana y Osuna (0-200 m de altitud). También Lucio (1989) apuntó un retraso en las eclosiones en el nivel montañoso de la provincia de León. Sin embargo, los resultados de este estudio señalan que a pesar de existir diferencias altitudinales en la cronología de las eclosiones, éstas no presentan ningún tipo de gradiente lineal. Lo que no es de extrañar teniendo en cuenta que la altitud de la finca Las Ensanclas (820 m) y la de los otros cotos de Ciudad Real (880 m) es bastante similar a la del promedio de las localidades de Cuenca (880 m), Soria (1013 m) y Burgos (813 m); siendo las dos primeras las áreas con eclosiones más adelantadas, y las tres últimas las áreas con eclosiones más retrasadas. Las localidades de la provincia de Huesca son las que presentan un promedio altitudinal más alejado y además inferior al resto de áreas de estudio (450 m). Tal vez eso influya en que las eclosiones de la provincia de Huesca están más adelantadas que las de Cuenca, Soria y Burgos, situadas en latitudes similares e incluso inferiores. Aunque posiblemente, más que a la altitud, ese desfase se deba a factores climáticos, ya que la meteorología del Valle del Ebro no es tan rigurosa como la de la Meseta y el Sistema Ibérico.

**Figura 123:** Efecto de la latitud sobre la fecha promedio de eclosión de la perdiz roja, según los datos recopilados por Calderón (1983) en su área de distribución.



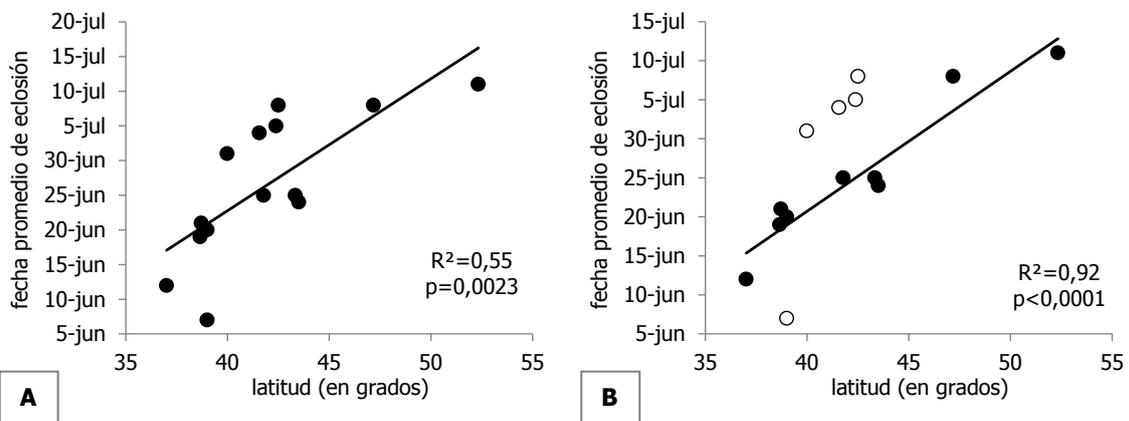
**Nota:** Elaboración propia a partir de las fechas y latitudes promedio de los datos recopilados por Calderón (1983). El modelo (A) no excluye ningún dato. El modelo (B) excluye los datos discordantes de Portugal y Noroeste de España (círculos vacíos).

**Figura 124:** Curvas de eclosión de la perdiz roja en distintas zonas de su área de distribución, elaboradas por Calderón (1983).



**Nota:** Los triángulos llenos marcan las fechas correspondientes a las medias de cada una de las distribuciones. En ordenadas se indican los porcentajes de eclosiones calculados sobre el total de las conocidas de cada área. Entre paréntesis se indica el número de datos utilizado para la elaboración de las curvas de cada área.

**Figura 125:** Efecto de la latitud sobre la fecha promedio de eclosión de la perdiz roja, según los datos recopilados por Calderón (1983) en su área de distribución más los datos del presente estudio.



**Nota:** El modelo (A) no excluye ningún dato. El modelo (B) excluye los datos discordantes de Calderón (Portugal Noroeste de España) y los del presente estudio (Cuenca, Soria y Burgos) representados por los círculos vacíos.

En Castilla-La Mancha, Guzmán (2011) detectó que las fechas de eclosión no sólo presentan una relación positiva con la latitud y altitud, sino que también tenían una asociación negativa con el componente de heterogeneidad agrícola. De modo que la fenología reproductiva era más tardía en las zonas de mayor latitud y altitud; y más temprana en zonas de heterogeneidad agrícola (hábitats agrícolas con olivar y viñedo). Esas diferencias en el componente del hábitat podrían explicar el ligero adelanto de las eclosiones en Las Ensanclas, respecto al de los otros cotos de la provincia, situados en latitudes y altitudes muy próximas a las de la finca. Parece lógico que en los hábitats más apropiados para la especie, con una mayor disponibilidad de recursos, se registre un adelanto de la cría. Aunque un avance de la fecha promedio de puesta no implica necesariamente un adelanto en la fecha de inicio de la puesta, pues también podría ser reflejo de una disminución de la proporción de segundas y terceras puestas (Dawson 2005). De modo que un aumento en la tasa de depredación podría incrementar la proporción de puestas de sustitución, retrasando las fechas de cría (Gullet *et al.* 2013).

A través de la selección natural, el periodo de reproducción se ajusta a la época del año que facilita que la descendencia se pueda criar con el mayor éxito posible. Ese éxito pasa, en primera instancia, por garantizar la alimentación de los pollos. Por tanto, el inicio de la puesta está modulado por los factores que determinan la abundancia y disponibilidad de ese alimento. Esa época no es la misma en todas las regiones, por ejemplo, en Laponia todas las especies de aves comienzan la cría entre uno y dos meses más tarde que en Gran Bretaña, y su periodo de reproducción es mucho más corto (Lack 1950). El periodo reproductor del gorrión melódico (*Melospiza melodia*) varía notablemente en su distribución a lo largo de la costa Pacífica de América del Norte, que abarca un rango latitudinal y altitudinal de 36° y 2500 m (26-62°N, 0-2500m). Desde el Sur hasta el Norte, la temporada de cría se retrasa y se acorta progresivamente. Mientras en el sur de California la temporada comienza en la segunda semana de febrero y se extiende durante unos cinco meses, 800 kilómetros al Norte, la temporada puede iniciarse un mes más tarde y durar sólo tres meses y medio; y en condiciones climáticas más severas, como las de Alaska, la duración de la temporada de cría puede acortarse a siete semanas (Johnston 1954). Un estudio reciente de las poblaciones finlandesas de carbonero común (*Parus major*) distribuidas a lo largo de 700 kilómetros de latitud, señala que las fechas de puesta varían en función de la temperatura y la duración del día. Además esos cambios son distintos según la latitud en la que se encuentran las poblaciones, lo que podría ser un reflejo de adaptaciones locales para optimizar los recursos (Gienapp *et al.* 2010). La fenología varía geográficamente y el calendario de eventos fenológicos es generalmente más tardío en latitudes y altitudes mayores (Rötzer & Chmielewski 2001), lo que se justifica por la estrecha relación entre la fenología y las variables climáticas (Sparks & Carey 1995). De hecho, esa plasticidad fenotípica frente a las condiciones ambientales es la que permitiría explicar tanto las variaciones interanuales de una misma área, como las variaciones geográficas de distintas áreas.

### **El éxito reproductor y las fechas de eclosión**

En Las Ensanclas el éxito reproductor anual, expresado mediante la razón de edades, se asocia positivamente con el porcentaje de eclosiones retrasadas, las del 16 al 25 junio. Esto puede deberse a que en los años en los que se registra un mayor éxito reproductor, la proporción de puestas dobles o de puestas simples de gran tamaño sea mayor. A un ritmo de puesta de 1,5 días por huevo (Calderón 1983), la diferencia del periodo de puesta entre un nido de 8 huevos y otro de 16 huevos sería de 12 días. En el caso de las puestas dobles, con periodos de unos 35 días (Potts 2012), la diferencia aún sería mayor. Puesto que la incubación no comienza hasta que finaliza la puesta, las eclosiones de esas puestas dobles o de mayor tamaño, se retrasarían entre dos y tres semanas respecto a las otras puestas. Ese retraso podría ser responsable de que aumentara la proporción de nacimientos del 16 al 25 de junio, a costa de un descenso de las eclosiones previas al 16 de junio. Aunque el incremento de las eclosiones del 16 al 25 junio también podría ser fruto de un descenso de la proporción de los nacimientos más tardíos (posteriores al 25 de junio), causado a su vez por una menor proporción de segundas o terceras puestas de restitución, o por un acortamiento del periodo de reproducción. La asociación entre el éxito reproductor y la cronología de eclosiones posiblemente se deba a la dependencia de esas dos variables respecto a una tercera, la meteorología anual. Las condiciones ambientales especialmente adversas de 1999 y de 2005 (fuerte tormenta estival y extrema sequía respectivamente) coinciden con los registros más bajos de la razón de edades (0,12), de las eclosiones del 16 al 25 junio (2,5-12,5%) y del porcentaje estimado de puestas dobles (13-19%, Potts 2012) de todo el periodo de estudio.



## **CAPÍTULO IV**

---

**La fenología de la muda postnupcial de los ejemplares adultos de perdiz roja durante el periodo de caza**



## INTRODUCCIÓN

El plumaje es el elemento estructural más característico de las aves. Las plumas, al igual que el pelo en los mamíferos, suponen un gran avance evolutivo respecto a las escamas de los reptiles, ya que permiten un perfecto aislamiento térmico. Este aislamiento es muy importante para mantener constante la temperatura del organismo y de este modo, poder dar el paso evolutivo de aumentar el metabolismo que permite una mayor independencia del ambiente y realizar actividades energéticamente tan costosas como el vuelo. El plumaje está sometido a diversas agresiones por parte de la luz solar (especialmente la ultravioleta), el roce con la vegetación y el nido, los ectoparásitos, los hongos, las bacterias y las interacciones con depredadores e incluso con los propios compañeros. Por eso, a pesar de que las plumas ofrecen cierta resistencia al desgaste ejercido por esos agentes ambientales y biológicos, acaban estropeándose. Para mantener su funcionalidad, las plumas deben renovarse periódicamente, y como éstas, a diferencia de otras estructuras queratinosas como el pelo y las uñas no tienen un crecimiento continuado, esa renovación tiene lugar mediante la sustitución de la pluma vieja por una nueva, en un proceso denominado muda (Senar 2004). La muda consiste en el cambio normal de las plumas mediante la sustitución de la mayor parte o la totalidad de éstas por una nueva generación de plumas, sin importar cuántas plumas están involucradas, ni el tiempo invertido en el proceso. Además, las plumas que se desprenden durante una determinada muda pueden pertenecer a una sola generación o pueden incluir plumas pertenecientes a generaciones anteriores, que han sobrevivido a una o varias mudas anteriores (Humphrey & Parkes 1959).

La muda tiene importantes implicaciones en el metabolismo de las aves. Por una parte, la síntesis de nuevas plumas requiere gran inversión de energía. Por otra, la pérdida progresiva del plumaje corporal resta su eficacia aislante, necesitando más energía para controlar su temperatura. Durante la sustitución de las plumas de vuelo se reduce la capacidad para volar, con lo que se dificulta la obtención de alimento, descendiendo el rendimiento energético del ave. Este desequilibrio entre aumento de necesidades calóricas y disminución de la capacidad para conseguirlas supone un gran estrés fisiológico, al que cada especie responde con diferentes estrategias adaptativas en función de sus características ecológicas. Debido al esfuerzo energético que supone la muda, las diferentes especies llevan a cabo este proceso evitando solaparse, en la medida de lo posible, con otros periodos de alto desgaste energético como son la reproducción, la migración y el invierno. Cada especie adapta el ciclo de muda a sus necesidades particulares, por ejemplo, las especies sedentarias disponen de más tiempo para mudar que las especies migradoras, por lo que suelen hacerlo más lentamente y de forma completa. A parte de ajustarse a los periodos adecuados, la muda cuenta con otra forma de reducir costes, que consiste en ir renovando las diferentes plumas en un orden estricto que minimice la pérdida de funcionalidad (Domínguez-Santaella 1998 y Senar 2004).

Dado que la época de muda supone un periodo de gran vulnerabilidad para las aves, resulta evidente el interés en conocer la cronología en la que tiene lugar este proceso. Esa información puede resultar muy útil como herramienta de gestión de las poblaciones, pues como ya se ha comentado en el capítulo anterior, para mantener un buen estado de las poblaciones no se debe interferir en los periodos críticos de su ciclo biológico. Por eso resulta extraño que la bibliografía científica referida a la muda de la perdiz roja sea tan escasa. Desde que Bureau describió la muda y el plumaje de la perdiz roja en ejemplares juveniles y adultos de las poblaciones francesas de Loire-Atlantique (resumido en Ticehurst 1914 y en Birkan 1977a) y Calderón (1983) hiciera lo propio con ejemplares de Andalucía, no se conocen más estudios sobre la muda de la perdiz roja. En el trabajo de Calderón se describe detalladamente la secuencia de muda de las plumas de vuelo de los adultos a lo largo de todo el año, pero el reducido número de ejemplares analizados en los meses de octubre a diciembre (N=54) no permite una evaluación adecuada durante el periodo de caza. El desconocimiento actual del proceso de muda de los adultos durante la época de caza, hace que sea particularmente interesante realizar un estudio como este, que además, permitirá contrastar estadísticamente cuestiones que hasta la fecha sólo se han abordado de manera meramente descriptiva, como son las variaciones temporales de la muda en distintas localidades o las diferencias entre la muda de los dos sexos.

*Los objetivos de este capítulo consisten en evaluar detalladamente la cronología de muda de las rémiges primarias a lo largo de la temporada de caza, estudiar las diferencias entre el proceso de los dos sexos y analizar los cambios en la fenología de muda de los distintos años y áreas de estudio; así como evaluar las variables que pueden estar implicadas en esas variaciones.*

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **El proceso de muda de las rémiges primarias a lo largo de la temporada de caza**

El proceso de muda de las aves se estudia cuantificando el estado de muda de muchos ejemplares a lo largo del tiempo. Generalmente, ese periodo abarca todo el proceso de muda, desde que comienza la renovación de la primera pluma hasta que finaliza la sustitución de la última, que en el caso de la muda postnupcial de la perdiz va desde abril a diciembre (Calderón 1983). En este trabajo se ha estudiado sólo la parte final del periodo de muda, concretamente los meses que coinciden con los de la época de caza, desde mediados de octubre a diciembre. Por eso, para cuantificar el valor de muda de los ejemplares no se ha utilizado el método habitual, consistente en sumar los valores de crecimiento de cada una de las primarias (Ginn & Melville 1983), sino que se ha optado por utilizar variables categóricas (Rothery & Newton 2002, Borrás *et al.* 2004), que se han adaptado al periodo concreto de estudio. De este modo se ha podido evaluar el final del proceso de muda con mayor precisión. No tiene sentido trabajar con una escala del 1 al 50 cuando las perdices estudiadas presentan un valor promedio de  $49,4 \pm 1,5$ . El proceso de muda de las rémiges primarias comienza por la pluma más interna (primera o P.1), y continúa de manera secuencial hasta la más externa (décima o P10). Así que ejemplares con una única pluma en muda activa, pueden presentar valores de muda tan extremos como 1 y 49, según si la pluma que muda es la primera o la décima rémige primaria. Puede haber varias plumas contiguas mudando simultáneamente. De hecho, lo más frecuente es que antes de que una pluma haya completado su crecimiento, la pluma de su lado externo se desprenda para poder comenzar su sustitución.

Para estudiar el proceso de muda de los adultos se han examinado todas las rémiges primarias de las perdices adultas capturadas a lo largo del periodo de caza. Se han registrado tres variables categóricas: el estado de muda, la etapa de muda y el estadio de crecimiento. El estado de muda hace referencia a si la perdiz adulta ha finalizado o no el proceso de muda de las rémiges primarias. En caso de no haberla finalizado, la etapa de muda describe cuántas y cuáles son las rémiges que todavía están creciendo. El estadio de crecimiento de cada rémige indica si la pluma en cuestión está por encima o por debajo de la mitad de su longitud definitiva. Para cada rémige y sexo, se ha utilizado el promedio de la longitud de los 14 años de estudio, como valor de referencia para la longitud definitiva (Tabla 105).

**Tabla 105:** Descripción de las categorías de las variables utilizadas para el estudio de la muda durante el periodo de caza.

#### **ESTADOS DE MUDA DEL EJEMPLAR**

---

- (1) muda activa: el ejemplar tiene una o varias rémiges primarias en crecimiento
- (2) muda acabada: el ejemplar ha sustituido por completo su plumaje de vuelo, y todas las rémiges primarias han finalizado su crecimiento

#### **ETAPAS DE MUDA DEL EJEMPLAR**

---

- (1) etapa de muda inicial: el ejemplar está mudando la novena rémige primaria (P9) y todavía conserva la décima rémige primaria (P10) del plumaje del año anterior
- (2) etapa de muda intermedia: el ejemplar está cambiando simultáneamente la P9 y la P10
- (3) etapa de muda final: el ejemplar está mudando la P10 y ya ha sustituido el resto de primarias.
- (4) etapa de muda acabada: igual que el estado de muda acabada

#### **ESTADIOS DE CRECIMIENTO DE LAS PLUMAS**

---

- (1) longitud inferior a la mitad del crecimiento: la longitud de la rémige en crecimiento es inferior a la mitad de la longitud definitiva de la rémige (longitud inacabada corta)
- (2) longitud superior a la mitad del crecimiento: la longitud de la rémige en crecimiento es superior a la mitad de la longitud definitiva de la rémige (longitud inacabada larga)
- (3) longitud acabada: la longitud de la rémige es la definitiva, pues la pluma ha finalizado su crecimiento.

La terminología empleada en las etapas de muda (inicial, intermedia, final y acabada) se ha relativizado en función de las posibles situaciones durante el periodo de caza, pero no debe extrapolarse al conjunto del periodo de muda, pues describe tan sólo el tramo final de éste. No hay que olvidar que cualquier perdiz adulta que mantenga la muda activa durante la época de caza, se hallará en la fase final de su proceso completo de muda, pues de las diez primarias, ya habrá renovado las ocho primeras.

Para cada fecha de captura, se ha contabilizado el número de ejemplares asignados a los dos estados de muda, a las cuatro etapas de muda y a los tres estadios de crecimiento. Posteriormente, las frecuencias se han acumulado cada 7, 10 y 15 días. Los recuentos diarios y agrupados se han realizado separadamente para los dos sexos y para cada temporada de estudio. Esto permite analizar los datos globalmente (acumulando sexos y/o temporadas) o de manera específica (para cada grupo de sexo en el total de temporadas acumuladas, o para cada grupo de sexo anualmente).

Para evaluar la variabilidad del estado de muda de los adultos con el paso del tiempo, se han agrupado para cada fecha de captura, los datos de los dos sexos y de todas las temporadas de estudio. Mediante una tabla de contingencia de dos vías, se ha contrastado la proporción de perdices adultas en muda activa y muda acabada de cada periodo de captura. Se han realizado tres contrastes, uno para cada agrupación temporal (7, 10 y 15 días). Se han representado gráficamente los porcentajes de perdices adultas en muda activa y en muda acabada de las semanas de captura. También se ha realizado una regresión logística, relacionando el estado de muda (variable dependiente) con la fecha de captura (variable independiente). Cada fecha de captura se ha indicado como número de día del año. Se presenta la gráfica con todos los puntos de la regresión logística.

Para evaluar la variabilidad de las etapas de muda y los estadios de crecimiento con el paso del tiempo, se ha procedido de la misma manera que para los estados de muda, utilizando las tablas de contingencia de dos vías y la regresión logística. En las tablas de contingencia sólo se ha trabajado con las perdices capturadas durante las tres primeras quincenas (hasta la quincena 1-15 XI), las tres primeras decenas (hasta la decena 1-10 X) y las cuatro primeras semanas (hasta la semana 29 X-4 XI). Pues a partir de esas fechas, la proporción de adultos en muda activa es demasiado reducida y no permite disponer de suficientes muestras para las tres primeras etapas de muda y los dos primeros estadios de crecimiento. Se han representado gráficamente los porcentajes de perdices adultas en muda activa inicial, intermedia y final de las diferentes semanas de captura. También se presentan los porcentajes de perdices adultas cuyas 9ª y 10ª rémiges primarias se encuentran en los tres estadios de crecimiento. Para evaluar el efecto del día de captura sobre las etapas de muda y estadios de crecimiento, se han realizado regresiones logísticas ordinales, pues las categorías de las dos variables siguen un orden creciente en el tiempo.

Tras comprobar que el uso de diferentes agrupaciones temporales (7, 10 y 15 días) no altera los resultados de los contrastes estadísticos, se ha decidido que de ahora en adelante se utilizarán únicamente las agrupaciones semanales.

### **La variabilidad en la cronología del proceso de muda de los dos sexos**

Para comparar la cronología del proceso de muda de los machos y hembras, se han agrupado los datos de todas las temporadas de estudio. Para cada una de las tres variables de muda y mediante una tabla de contingencia de dos vías, se ha contrastado el número de machos y hembras asignados a cada estado etapa y estadio, en un determinado periodo de tiempo.

En el estudio de la variable del estado de muda, se han realizado siete contrastes para los periodos de captura semanales, uno para cada semana, desde la semana del 8 al 14 de octubre (8-14 X) hasta la semana del 26 de noviembre al 2 de diciembre (26 XI-2 XII). La semana del 3 al 9 de diciembre (3-9 XII) no se ha contrastado porque en esas fechas ya no quedaba ningún ejemplar en muda activa. También se ha realizado un contraste para cada fecha individual de captura, desde el 14 de octubre al 1 de diciembre. No se ha realizado el contraste para la última fecha de captura, pues en el 5 de diciembre (5 XII) todas las perdices adultas habían finalizado la muda. Se han representado gráficamente los porcentajes de machos y hembras adultas en estado de muda activa, de las diferentes semanas y fechas de captura de la temporada de caza.

En el estudio de las variables de la etapa de muda, se han realizado los contrastes sólo hasta la semana del 29 de octubre al 4 de noviembre (29 X-4 XI) y hasta la fecha de captura 3 de noviembre (3 XI), pues en fechas posteriores, la proporción de adultos en muda activa es demasiado reducida y no permite disponer de suficientes muestras para las tres primeras etapas. En el caso de los estadios de crecimiento, sólo se presentan los contrastes semanales, pues la mayoría de los contrastes diarios no se han podido realizar, a falta de un tamaño de muestra suficiente en los primeros estadios. Se han representado gráficamente los porcentajes de machos y hembras adultas que a lo largo de las cuatro primeras semanas, se encuentran en las etapas de muda inicial, intermedia, final y acabada. También se ha comparado gráficamente la proporción de machos y hembras cuyas novena y décima rémiges primarias (P9 y P10) están en los tres estadios de crecimiento, durante las cuatro primeras semanas de la temporada de caza.

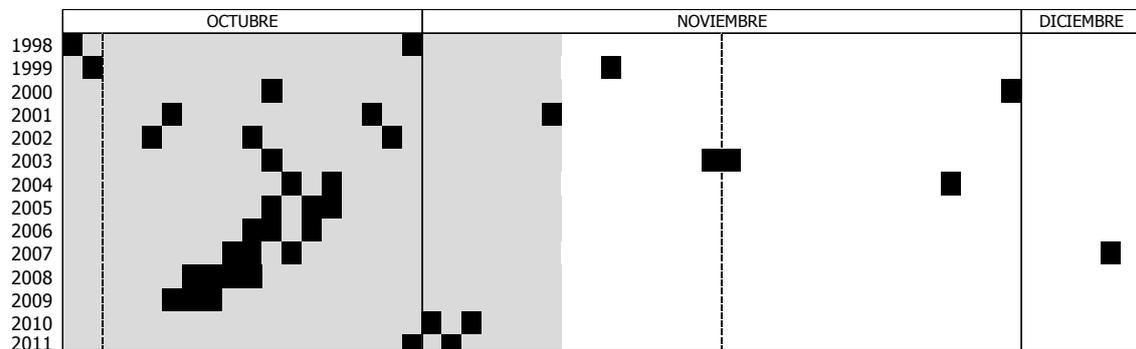
La variabilidad entre el proceso de muda de machos y hembras también se ha evaluado mediante los modelos de regresión logística. En éstos se ha estimado el efecto del día de captura, del sexo y de la interacción entre ambos, sobre el estado de muda, la etapa de muda y el estadio de crecimiento. Además se han representado gráficamente las regresiones logísticas de cada sexo. En el caso de las etapas de muda, se han agrupado las etapas inicial e intermedia, con objeto de disponer de un tamaño de muestra aceptable.

### La variabilidad interanual en la cronología del proceso de muda

En primer lugar se ha evaluado si el desfase temporal entre el proceso de muda de los dos sexos detectado en el total de temporadas acumuladas, también se produce en los diferentes años de estudio. Para ello, en cada fecha de cada año se ha contrastado el número de machos y hembras adultos asignados a cada estado de muda. Se han realizado tantos contrastes (tablas de contingencia de dos vías) como cacerías anuales hay. En cada temporada se han agrupado los datos de las cacerías realizadas en un intervalo de tiempo no superior a los cinco días.

Posteriormente se ha analizado si la cronología del proceso de muda de los adultos es similar todos los años, o por el contrario sufre oscilaciones. En el conjunto de los 14 años de estudio, las fechas de las cacerías se extienden desde el 14 de octubre al 5 de diciembre. Sin embargo la distribución no es uniforme, en algunas temporadas las cacerías están concentradas en la misma semana, mientras que en otras están separadas más de un mes. Para que las comparaciones anuales estén equilibradas, se han contrastado los datos de los ejemplares cazados hasta el 7 de noviembre (7 XI). El periodo seleccionado permite comparar el máximo número posible de años con cacerías en el mismo periodo de tiempo, a la vez que asegura la presencia de suficientes ejemplares de los dos sexos en los dos estados de muda (Figura 126).

**Figura 126:** Calendario de las cacerías realizadas en las Ensanchas durante los 14 años de estudio.



**Nota:** Las celdas sombreadas en negro señalan las fechas concretas de las cacerías, en gris se indica la extensión del periodo de estudio, desde el 14 de octubre al 7 de noviembre.

Mediante una tabla de contingencia de dos vías se ha contrastado, para cada sexo, el número de perdices que durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X-7 XI) de cada año, estaban en muda activa y en muda acabada. Los contrastes se han realizado individualmente para cada semana y para el total acumulado de las cuatro semanas. En el análisis del periodo acumulado se han podido contrastar

todos los años de estudio (de 1998 a 2011). En los análisis particulares de las semanas, el número de años contrastados es inferior, con un mínimo de dos años en la semana del 5 al 11 de noviembre (5-11 XI) y un máximo de ocho años en la semana del 22 al 28 de octubre (22-28 X). Se han representado gráficamente los porcentajes de machos y hembras adultas en estado de muda activa de los diferentes años, para el periodo acumulado del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X-7 XI) y para la semana del 22 al 28 de octubre (22-28 X), que es la más representativa (mayor número de años comparados y mayor tamaño de muestra).

Una vez confirmada la variabilidad interanual, se ha evaluado dónde residían las diferencias. Para ello se ha utilizado el análisis de medias para proporciones. Con esta prueba se han comparado las proporciones de adultos en muda activa y acabada de cada año, respecto al promedio de las proporciones de todos los años. Se han realizado dos contrastes, uno para el periodo acumulado del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X-7 XI) y otro para la semana del 22 al 28 de octubre (22-28 X).

### **La asociación entre la cronología del proceso de muda y las condiciones meteorológicas anuales**

Tras constatar la variabilidad interanual de la cronología del proceso de muda de los adultos, se ha evaluado si existe alguna relación entre ésta y las condiciones meteorológicas. La estación de referencia ha sido la de Torre de Juan Abad Terceras, obteniéndose la información a través de Agencia Estatal de Meteorología del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. A partir de las precipitaciones (acumuladas en uno o varios meses consecutivos desde el inicio del año) y las temperaturas (máximas, mínimas y medias) de los meses de marzo y abril (época de apareamiento de la perdiz) y mediante una regresión múltiple de introducción progresiva se han escogido las variables meteorológicas que presentan mayor relación con el proceso de muda. En una de las variables meteorológicas seleccionadas, se ha optado por descartar el valor sospechosamente anómalo de una de las temporadas de estudio. Se trata de un valor demasiado elevado de la precipitación acumulada de febrero a abril, provocado por los registros del mes de febrero. Para cada sexo, se ha realizado la regresión múltiple de las variables meteorológicas seleccionadas con el porcentaje de ejemplares adultos que han acabado la muda durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X -7 XI). También se han realizado las regresiones simples de las variables meteorológicas más significativas.

### **La variabilidad espacial de la cronología del proceso de muda**

Se ha evaluado el estado de muda de los adultos capturados en diferentes áreas del Norte y Centro peninsular. Se trata de las mismas seis áreas estudiadas en los periodos de eclosión de los pollos: la finca Las Ensanchas (EN), Ciudad Real (CR), Cuenca (CU), Huesca (HU), Soria (SO) y Burgos (BU). Los ejemplares de las poblaciones de Badajoz y Albacete no se han podido incluir en el análisis. En esas provincias, la mayoría de las perdices examinadas procedían de cacerías muy tardías, por lo que prácticamente todos los adultos examinados (99%) ya habían finalizado la muda.

Mediante una tabla de contingencia de dos vías se ha contrastado, para cada sexo, el número de perdices de cada región que estaban en muda activa y en muda acabada. Los contrastes se han realizado para el periodo acumulado del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X -7 XI) y para cada semana de la temporada de caza, siempre que el tamaño de muestra lo haya permitido. En el análisis del periodo acumulado y en las tres semanas del 22 de octubre al 11 de noviembre (22-28 X, 29 X-4 XI y 5-11 XI) se han podido contrastar las seis regiones de estudio. En los análisis de las semanas del 12 al 18 de noviembre (12-18 XI) y del 19 al 25 de noviembre (19-25 XI) no se han podido incluir CR y EN respectivamente, y en las cacerías posteriores al 9 de diciembre (9 XII), ninguna de las dos. Se han representado gráficamente los porcentajes de machos y hembras adultas en estado de muda activa de las seis regiones, a lo largo de las cuatro primeras semanas de la temporada, desde la del 15 al 21 de octubre (15-21 X) hasta la del 5 al 11 de noviembre (5-11 XI).

Una vez confirmada la variabilidad espacial, se ha evaluado dónde están las diferencias en las diferentes áreas de estudio. Mediante un análisis de medias para proporciones se ha comparado, para cada sexo, la proporción de adultos en muda activa y en muda acabada de cada región, respecto al promedio de las

proporciones conjuntas de todas las regiones. Se han realizado tres contrastes, uno para el periodo acumulado del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X-7 XI) y dos más para las semanas más representativas, la del 22 al 28 de octubre (22-28 X) y la del 29 de octubre al 4 de noviembre (29 X- 4 XI).

### **La variabilidad espacial y la localización geográfica de las áreas de estudio**

Tras constatar las diferencias espaciales en la cronología de muda de los adultos, se ha evaluado si existe alguna relación entre ésta y la situación geográfica de las áreas y de las localidades de estudio. En primer lugar, se ha realizado para cada sexo una regresión múltiple de las variables geográficas (latitud y altitud) de las áreas de estudio y del porcentaje de ejemplares que todavía presentaban la muda activa durante el periodo 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X-7 XI). Los valores de latitud y altitud de las áreas de estudio, corresponden al promedio ponderado de las localidades de cada área. También se han realizado las regresiones simples con la variable geográfica de mayor relevancia.

Posteriormente y a escala más detallada, se ha realizado una regresión logística ordinal, con objeto de estimar el efecto de la latitud de la localidad de origen sobre el estado de muda (activa o acabada) de los adultos de cada sexo. También se ha realizado una regresión logística ordinal con todos los ejemplares adultos, para estimar el efecto conjunto de la latitud y el sexo sobre el estado de muda.

### **La cronología de muda de los adultos y las fechas de eclosión de los pollos**

Con objeto de comprobar si los procesos de reproducción y de muda de la perdiz roja están relacionados entre sí, se ha evaluado el efecto de las fechas de eclosión de los pollos sobre el estado de muda de los adultos. Para ello, se ha realizado para cada sexo una regresión lineal cuya variable independiente es el porcentaje de eclosiones tempranas (previas al 16 de junio) y la variable dependiente es el porcentaje de perdices que han acabado la muda el 25 de octubre. Se han seleccionado sólo los ejemplares adultos capturados hasta el 25 de octubre, porque esa es la fecha de corte que permite garantizar que los juveniles con muda acabada han nacido antes de la segunda quincena de junio. Finalmente, con una regresión múltiple, se ha analizado el efecto combinado de las fechas de eclosión y la meteorología sobre el estado de muda de las perdices.

## RESULTADOS

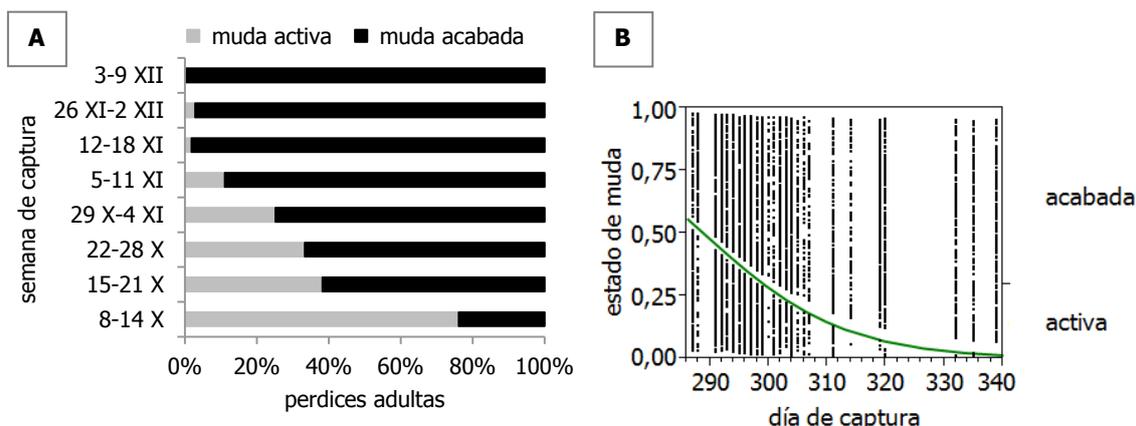
### El proceso de muda de las rémiges primarias a lo largo de la temporada de caza

La proporción de perdices que mantienen activo el proceso de muda varía significativamente a lo largo de las quincenas, decenas y semanas de la temporada de caza (Tabla 106). Al inicio de la temporada de caza menos de una cuarta parte de las perdices ha finalizado el proceso de muda. Una semana después, la porción de ejemplares con la muda acabada asciende hasta prácticamente dos tercios de la población. A lo largo de las semanas siguientes, el porcentaje de animales con la muda acabada va aumentando progresivamente, hasta la semana del 3 al 9 de diciembre, cuando todas las perdices adultas examinadas han completado la muda (Figura 127A). La probabilidad de encontrar perdices en muda activa disminuye significativamente a medida que transcurren los días de la temporada de caza ( $N=6673$ ;  $gl=1$ ;  $Chi^2=720,85$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 127B).

**Tabla 106:** Diferencias entre la proporción de perdices adultas en estado de muda activa y acabada a lo largo de la temporada de caza.

agrupación temporal	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
15 días	6673	4	655,49	<0,0001	506,04	<0,0001
10 días	6673	5	740,20	<0,0001	569,00	<0,0001
7 días	6673	7	894,81	<0,0001	746,03	<0,0001

**Figura 127:** (A) Variación semanal de los porcentajes de perdices adultas en estado de muda activa y muda acabada. (B) Probabilidad de que las perdices adultas se hallen en un determinado estado de muda (activa y acabada) en función del día en el que son capturadas.



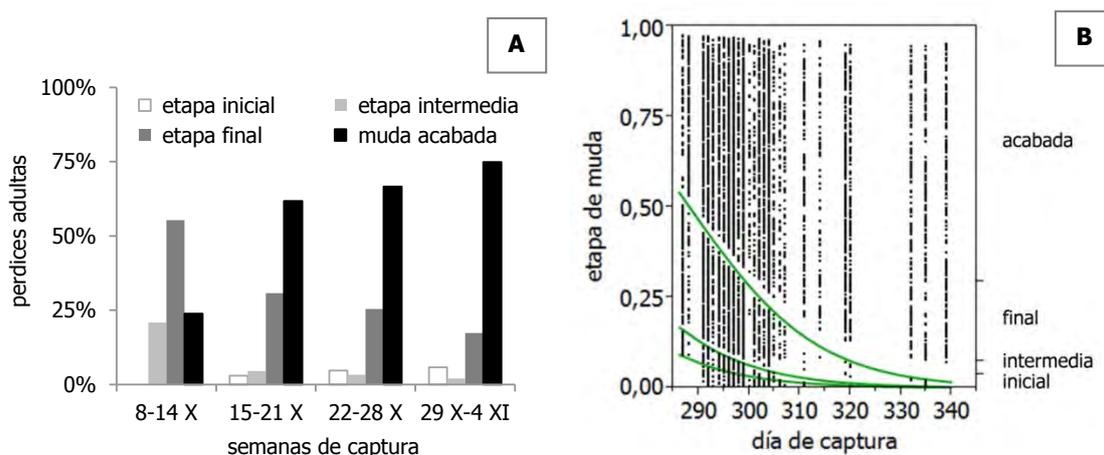
El análisis detallado de las diferentes etapas de muda activa, también señala diferencias significativas entre la proporción de perdices que se encuentran en la fase de muda inicial, intermedia, final y acabada, en el transcurso de las quincenas, decenas y semanas de la temporada de caza (Tabla 107). Existe una porción muy pequeña de ejemplares en las etapas de muda inicial e intermedia, que se mantiene más o menos constante a lo largo de la segunda quincena de octubre y los primeros días de noviembre. La proporción de perdices que se encuentran en el estado final de muda disminuye progresivamente a lo largo de las cuatro semanas de estudio, en la misma medida que aumenta el porcentaje de animales que han finalizado la muda (Figura 128A). Conforme avanzan los días de la temporada de caza, las probabilidades de encontrar perdices en las etapas de muda inicial, intermedia y final disminuyen significativamente ( $N=6673$ ;  $gl=1$ ;  $Chi^2=680,95$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 128B).

**Tabla 107:** Diferencias entre la proporción de perdices adultas en etapa de muda inicial, intermedia, final y acabada a lo largo de la temporada de caza.

agrupación temporal	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
15 días	5975	6	365,39	<0,0001	316,69	<0,0001
10 días	5743	6	262,92	<0,0001	242,96	<0,0001
7 días	5508	9	383,44	<0,0001	447,48	<0,0001

**Nota:** se ha contrastado la proporción de perdices de las cuatro etapas de muda, durante las tres primeras quincenas (hasta 1-15 XI), las tres primeras decenas (hasta 1-10 X) y las cuatro primeras semanas (hasta 29 X-4 XI).

**Figura 128:** (A) Variación semanal de los porcentajes de perdices adultas en etapa de muda inicial, intermedia, final y acabada. (B) Probabilidad de que las perdices adultas se hallen en una determinada etapa de muda (inicial, intermedia, final o acabada) en función del día en que son capturadas.



Los análisis de los tres estadios de crecimiento de la novena y décima rémiges primarias también señalan diferencias significativas entre la proporción de perdices, que a lo largo de la temporada de caza, presentan esas plumas con longitud inferior a la mitad de la longitud definitiva (inacabada corta), superior a la mitad (inacabada larga) y acabada (Tabla 108). La longitud de las plumas en crecimiento es un buen indicador del tiempo que éstas llevan creciendo, cuanto más cortas son, menos tiempo llevan.

**Tabla 108:** Diferencias entre la proporción de perdices adultas con la 9ª y 10ª rémiges primarias en los tres estadios de crecimiento (longitud inferior a 1/2, longitud superiora a 1/2 y longitud acabada) a lo largo de la temporada de caza.

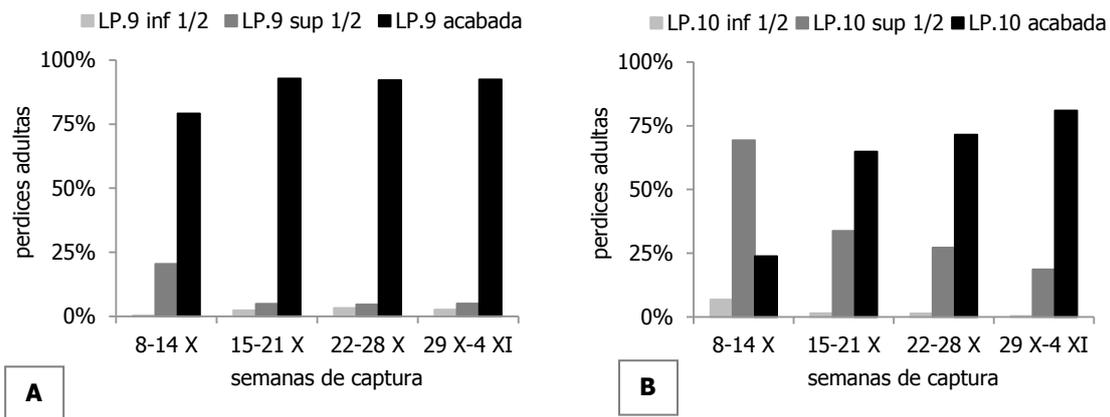
agrupación temporal	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
<b>9ª RÉMIGE PRIMARIA</b>						
15 días	5975	4	64,20	<0,0001	61,28	<0,0001
10 días	5743	4	18,67	0,0009	18,42	0,0010
7 días	5508	6	84,79	<0,0001	125,08	<0,0001
<b>10ª RÉMIGE PRIMARIA</b>						
15 días	5961	4	301,62	<0,0001	259,61	<0,0001
10 días	5729	4	244,30	<0,0001	226,13	<0,0001
7 días	5494	6	352,39	<0,0001	383,99	<0,0001

**Nota:** para cada rémige se ha contrastado la proporción de perdices de los tres estadios de crecimiento, durante las tres primeras quincenas (hasta 1-15 XI), las tres primeras decenas (hasta 1-10 X) y las cuatro primeras semanas (hasta 29 X-4 XI).

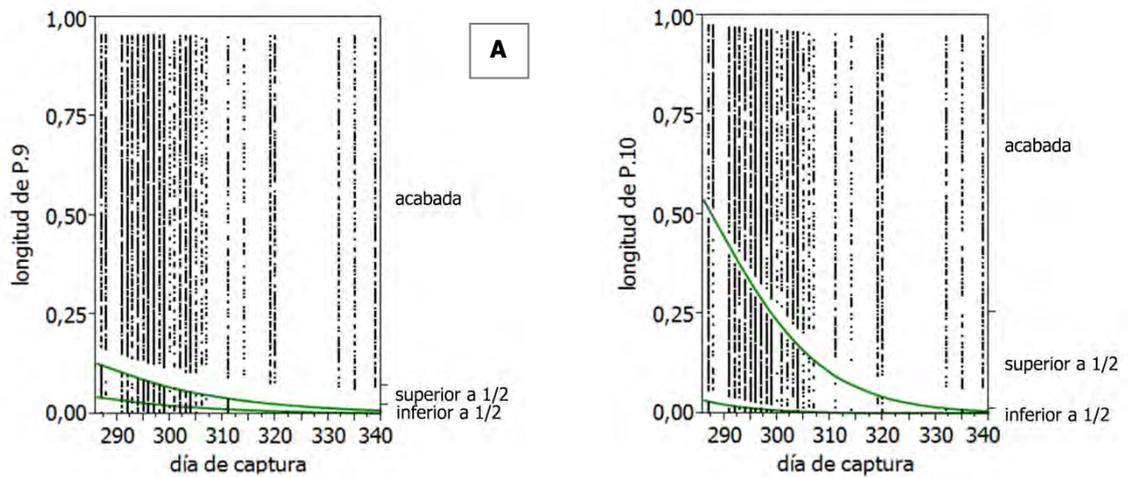
La presencia de ejemplares con la 9ª y la 10ª rémiges primarias con la longitud inacabada corta es muy escasa a lo largo de las cuatro semanas de estudio. En la semana del 8 al 14 de octubre el 20% y el 70%

de los adultos presentan la P9 y la P10 con longitud inacabada larga respectivamente. A lo largo de las tres semanas siguientes, la proporción de ejemplares con la longitud de la 10ª inacabada larga va descendiendo progresivamente, en la misma medida que aumentan los animales con las rémiges con longitud de las plumas acabada. En ese mismo periodo de tiempo, la presencia de ejemplares que presentan la 9ª con longitud inacabada larga no alcanza el 5% (Figura 129). Con el transcurso de los días de la temporada de caza, disminuye significativamente las probabilidad de encontrar perdices que presenten alguna rémige primaria con la longitud inacabada, ya sea la novena (N=6673; gl=1;  $\chi^2=95,38$ ;  $p<0,0001$ ) o la décima (N=6659; gl=1;  $\chi^2=754,44$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 130).

**Figura 129:** Variación semanal de los porcentajes de perdices adultas con la 9ª (A) y 10ª (B) rémiges primarias en los tres estadios de crecimiento (longitud inferior a 1/2, longitud superior a 1/2 y longitud acabada) a lo largo de las cuatro primeras semanas de la temporada de caza.



**Figura 130:** Probabilidad de que las perdices adultas se hallen en un determinado estadio de crecimiento (longitud inferior a 1/2, superior a 1/2 o acabada) en función del día en el que son capturadas. Estadio de crecimiento de la 9ª rémige primaria (A) y de la 10ª rémige primaria (B).



## La variabilidad en la cronología del proceso de muda de los sexos

Existe un retraso significativo en el avance de la muda de las hembras adultas respecto a la de los machos. Hasta la semana del 29 de octubre al 4 de noviembre, la proporción de hembras adultas que están mudando el plumaje de vuelo es significativamente superior a la de machos. A partir de esa semana, las diferencias entre sexos desaparecen, a excepción de la semana 12-18 XI, en la que de nuevo se observa una mayor proporción de hembras con el proceso de muda activo (Tabla 109 y Figura 131A). El análisis particular de cada fecha de captura señala que hasta el 2 de noviembre, la proporción de hembras adultas en muda activa es significativamente superior a la de los machos. En el 27 de octubre no se detectan diferencias significativas entre los dos sexos, probablemente a causa del reducido tamaño de muestra de ese día. A partir del 3 de noviembre, no se aprecian diferencias entre la proporción de machos y hembras que mantienen la muda activa y la proporción que ya la ha finalizado (Tabla 109 y Figura 131B).

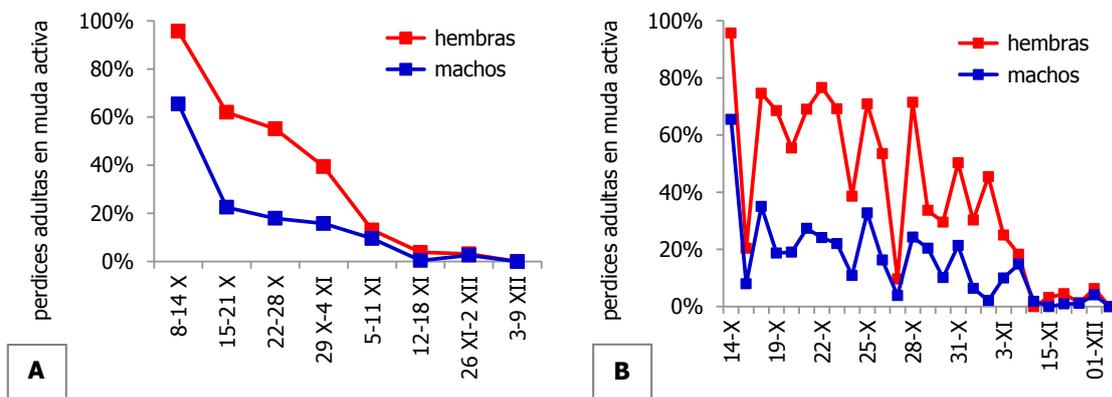
**Tabla 109:** Diferencias entre la proporción de machos y hembras adultos en estado de muda activa y acabada, en los diferentes periodos (semanas y días) de la temporada de caza.

fecha de captura	N	gl	máx verosimilitud		prueba de Fisher (prob)		
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	izqda.	dcha.	2 colas
SEMANA DE CAPTURA							
8-14 X	264	1	36,79	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
15-21 X	1631	1	260,23	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
22-28 X	2322	1	353,19	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
29 X-4 XI	1291	1	90,50	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
5-11 XI	235	1	0,74	0,3913	0,2561	0,8581	0,4067
12-18 XI	430	1	7,17	0,0074	0,0012	0,9990	0,0120
26 XI-2 XII	316	1	0,09	0,7623	0,5069	0,7454	0,7435
3-9 XII	184	0					
DÍA DE CAPTURA							
14 X	264	1	36,79	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
15 X	254	1	8,23	0,0041	0,0036	0,9989	0,0070
18 X	311	1	49,54	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
19 X	391	1	97,13	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
20 X	204	1	29,28	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
21 X	312	1	54,43	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
22 X	273	1	75,71	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
23 X	616	1	140,16	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
24 X	687	1	73,38	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
25 X	208	1	30,13	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
26 X	521	1	82,38	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
27 X	57	1	0,78	0,3780	0,3755	0,9203	0,6174
28 X	119	1	26,83	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
29 X	263	1	5,82	0,0158	0,0115	0,9947	0,0170
30 X	246	1	14,44	0,0001	0,0001	1	0,0002
31 X	507	1	45,17	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
01 XI	106	1	10,85	0,0010	0,0013	0,9998	0,0022
02 XI	91	1	28,01	<0,0001	<0,0001	1	<0,0001
03 XI	78	1	2,98	0,0845	0,0778	0,9800	0,1046
07 XI	152	1	0,34	0,5624	0,3584	0,7880	0,6624
10 XI	83	1	0,83	0,3625	1	0,6627	1
15 XI	232	1	5,54	0,0185	0,0632	1	0,0632
16 XI	198	1	2,58	0,1083	0,1327	0,9818	0,1790
28 XI	169	1	0,02	0,8993	0,7051	0,7939	1
01 XII	147	1	0,33	0,5634	0,4133	0,8424	0,6831
05 XII	184	0					

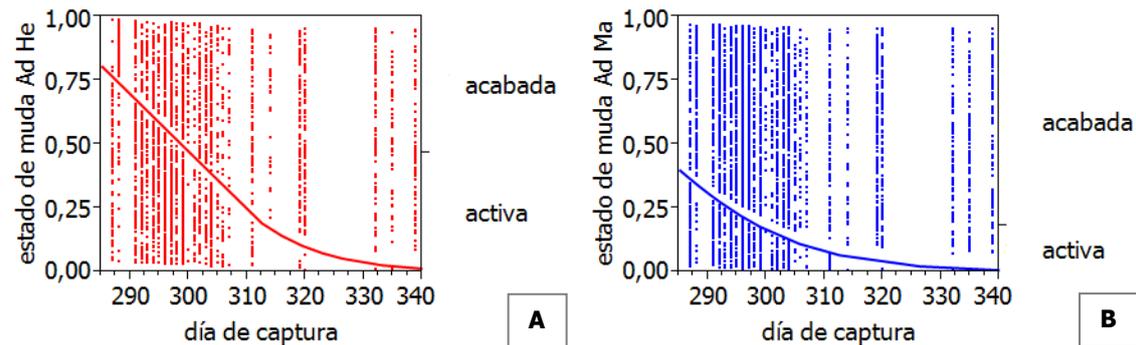
**Hipótesis alternativas de la prueba de Fisher.** Cola izqda.: la proporción de hembras adultas en muda activa es superior a la de machos adultos. Cola dcha.: la proporción de machos adultos en muda activa es superior a la de hembras adultas.

En ambos sexos, las probabilidades de encontrar perdices mudando disminuye a medida que se suceden los días de la temporada de caza (hembras: N=2698; gl=1;  $\text{Chi}^2=545,22$ ;  $p<0,0001$ ; machos: N=3975; gl=1;  $\text{Chi}^2=268,58$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 132). La evaluación conjunta de los dos sexos señala diferencias significativas entre el proceso de muda de machos y hembras (Tabla 110). En los primeros días de caza, la probabilidad de encontrar una hembra adulta en muda activa es superior a la probabilidad de encontrar un macho adulto en ese mismo estado de muda.

**Figura 131:** Comparación entre la variación semanal (A) y diaria (B) de los porcentajes de machos y hembras adultos en estado de muda activa.



**Figura 132:** Probabilidad de que las hembras (A) y machos (B) adultos se hallen en un determinado estado de muda (activa y acabada) en función del día en el que son capturadas.



**Tabla 110:** Modelo de regresión logística que estima el efecto del día de captura, del sexo y de la interacción entre ambos, sobre el estado de muda de los ejemplares adultos.

variable depend.	modelo completo				efectos variables independientes			
	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	variable	gl	L-R Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
estado de muda	6673	3	1424,60	<0,0001	día de captura	1	783,23	<0,0001
					sexo	1	435,91	<0,0001
					día de captura x sexo	1	7,10	0,0077

El análisis en detalle de las etapas de la muda activa, también señala diferencias significativas entre la proporción de perdices de los dos sexos que se hallan en las cuatro etapas de muda, en las primeras semanas de la temporada de caza (Tabla 111). Lo mismo sucede en los contrastes de las fechas individuales de caza (Tabla 112). En todas las semanas de estudio, la proporción de hembras adultas de las tres etapas de muda activa es superior a la de los machos (Figura 133). La porción de perdices en la etapa inicial de muda es muy reducida, tanto en los machos como en las hembras. En la primera semana de estudio, la presencia de adultos en la etapa final de muda es prácticamente la misma para los dos sexos (55-56%). Las diferencias entre machos y hembras residen en las otras etapas. La proporción de hembras que están en la etapa intermedia de muda (40%) es bastante superior a la de los machos en esa

misma etapa (11%) y similar a la de los machos que ya han finalizado la muda (35%). A partir de la segunda quincena de octubre, se observa que para cada semana de estudio, los porcentajes de machos que se encuentran en la etapa final de muda (20-15-11%), están más próximos a los de las hembras que se hallan en la etapa intermedia de muda (11-7-4%) que a los de las hembras que se encuentran en la etapa final (47-41-27%).

**Tabla 111:** Diferencias entre la proporción de machos y hembras adultos en etapa de muda inicial, intermedia, final y acabada, en cada una de las cuatro primeras semanas de la temporada de caza.

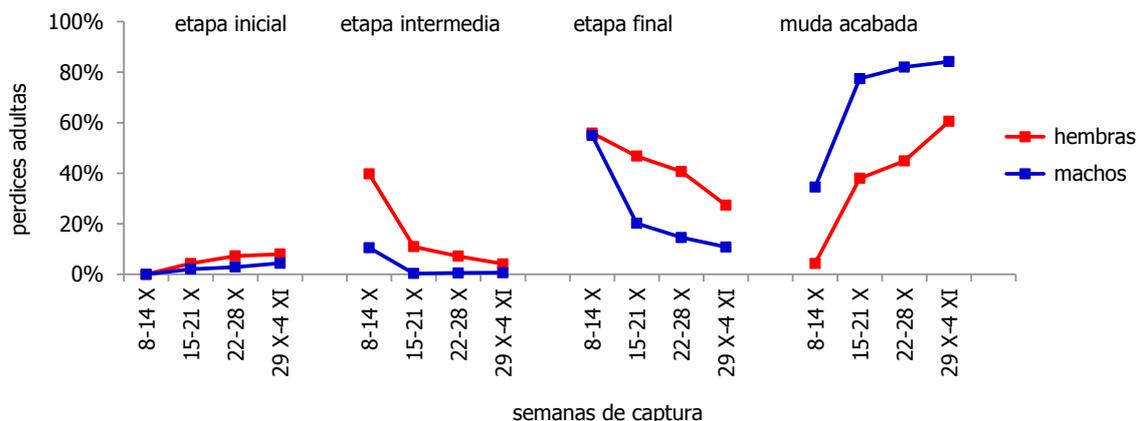
semana de captura	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
8-14 X	264	2	53,10	<0,0001	47,79	<0,0001
15-21 X	1631	3	307,74	<0,0001	292,41	<0,0001
22-28 X	2322	3	376,90	<0,0001	367,90	<0,0001
29 X-4 XI	1291	3	96,50	<0,0001	97,37	<0,0001

**Tabla 112:** Diferencias entre la proporción de machos y hembras adultos en etapa de muda inicial+ intermedia, final y acabada, en cada uno de los días de caza de las cuatro primeras semanas de la temporada.

día de captura	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
14 X	264	2	53,10	<0,0001	47,79	<0,0001
15 X	251	1	5,64	0,0175	5,78	0,0162
18 X	311	2	53,04	<0,0001	51,02	<0,0001
19 X	391	2	101,32	<0,0001	100,03	<0,0001
20 X	204	2	29,51	<0,0001	29,38	<0,0001
21 X	312	2	59,88	<0,0001	57,93	<0,0001
22 X	273	2	82,05	<0,0001	78,02	<0,0001
23 X	616	2	150,53	<0,0001	144,72	<0,0001
24 X	687	2	73,72	<0,0001	74,48	<0,0001
25 X	208	2	30,24	<0,0001	29,49	<0,0001
26 X	521	2	83,20	<0,0001	81,76	<0,0001
27 X	57					
28 X	119	2	26,98	<0,0001	26,17	<0,0001
29 X	263	2	13,17	0,0014	12,98	0,0015
30 X	246	2	15,71	0,0004	16,31	0,0003
31 X	507	2	48,67	<0,0001	49,16	<0,0001
1 XI	106					
2 XI	91					
3 XI	78					

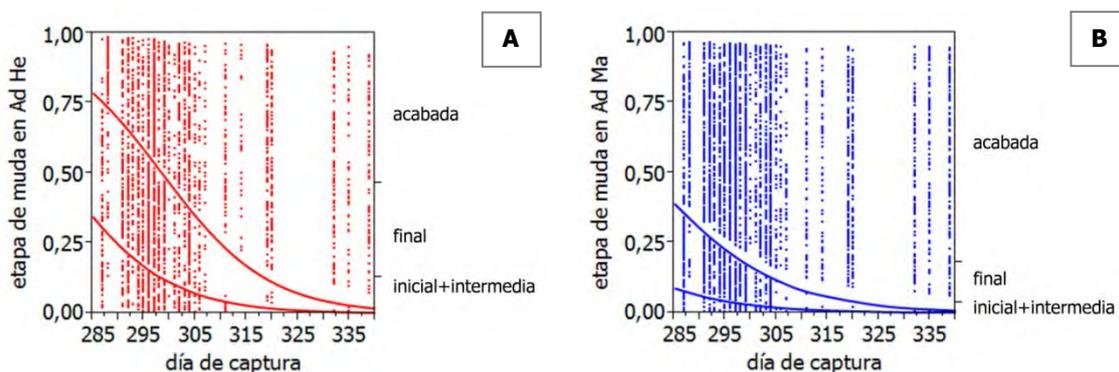
**Nota:** las fechas sombreadas en gris no se han podido analizar debido a un número insuficiente de ejemplares en una o varias de las etapas de muda.

**Figura 133:** Comparación entre la variación semanal de los porcentajes de machos y hembras adultas, en las etapas de muda inicial, intermedia, final y acabada.



En ambos sexos, las probabilidades de encontrar perdimos en las etapas de muda inicial + intermedia y final disminuyen a medida que se suceden los días de la temporada de caza (hembras: N=2698; gl=1;  $\chi^2=517,87$ ;  $p<0,0001$ ; machos: N=3975; gl=1;  $\chi^2=257,73$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 134). La evaluación conjunta de los dos sexos, señala diferencias significativas entre la secuencia de muda de machos y hembras (Tabla 113). En los primeros días de caza, la probabilidad de encontrar una hembra adulta en las etapas de muda inicial+intermedia o final, es superior a la probabilidad de encontrar un macho adulto en esas mismas etapas de muda.

**Figura 134:** Probabilidad de que las hembras (A) y machos (B) adultos se hallen en una determinada etapa de muda (inicial + intermedia, final y acabada) en función del día en el que son capturadas.



**Tabla 113:** Modelo de regresión logística ordinal que estima el efecto del día de captura, del sexo y de la interacción entre ambos, sobre la etapa de muda de los ejemplares adultos.

variable depend.	modelo completo				efectos variables independientes			
	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	variable	gl	L-R Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
etapa de muda	6673	3	1407	<0,0001	día de captura	1	744,77	<0,0001
					sexo	1	449,11	<0,0001
					día de captura x sexo	1	4,69	0,0303

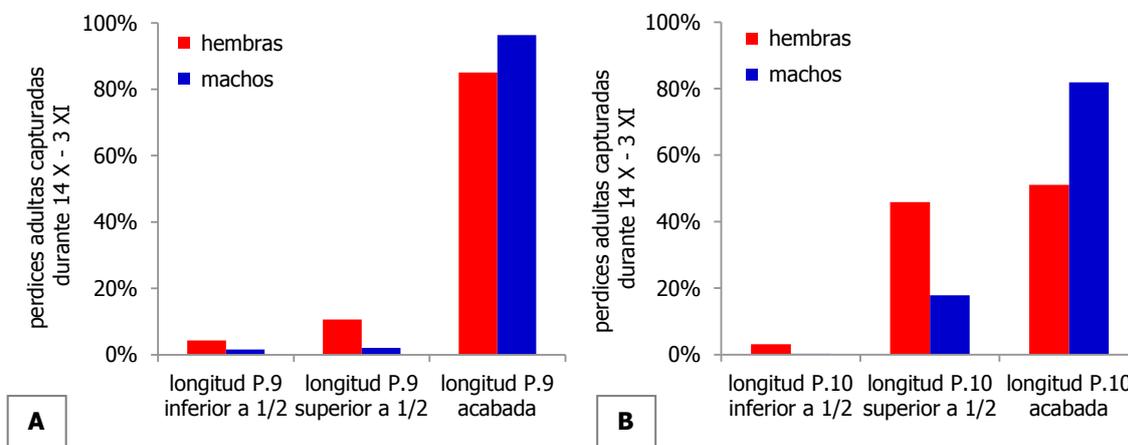
Las diferencias entre sexos no se limitan al estado (activa/acabada) y etapa (inicial/intermedia/final) de muda de los ejemplares. A lo largo de las cuatro primeras semanas de estudio, también se han detectado diferencias significativas entre la proporción de machos y hembras cuyas 9ª y/o 10ª rémige primarias todavía no han llegado a la mitad de su crecimiento, lo han superado o lo han acabado (Tabla 114).

**Tabla 114:** Diferencias entre la proporción de machos y hembras con la 9ª y 10ª rémiges primarias en los tres estadios de crecimiento (longitud inferior a 1/2, longitud superior a 1/2 y longitud acabada) en las cuatro primeras semanas de la temporada de caza.

fechas de captura	N	gl	máx verosimilitud		Pearson	
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
<b>9ª RÉMIGE PRIMARIA</b>						
8-14 X	263	1	28,81	<0,0001	30,00	<0,0001
15-21 X	1631	2	109,29	<0,0001	103,66	<0,0001
22-28 X	2322	2	98,14	<0,0001	96,85	<0,0001
29 X-4 XI	1291	2	22,03	<0,0001	22,61	<0,0001
<b>8 X- 4 XI</b>	<b>5508</b>	<b>2</b>	<b>229,20</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>230,24</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>10ª RÉMIGE PRIMARIA</b>						
8-14 X	264	2	59,75	<0,0001	52,05	<0,0001
15-21 X	1627	2	254,95	<0,0001	250,19	<0,0001
22-28 X	2317	2	308,80	<0,0001	306,43	<0,0001
29 X-4 XI	1281	1	82,54	<0,0001	84,01	<0,0001
<b>8 X- 4 XI</b>	<b>5494</b>	<b>2</b>	<b>617,50</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>614,43</b>	<b>&lt;0,0001</b>

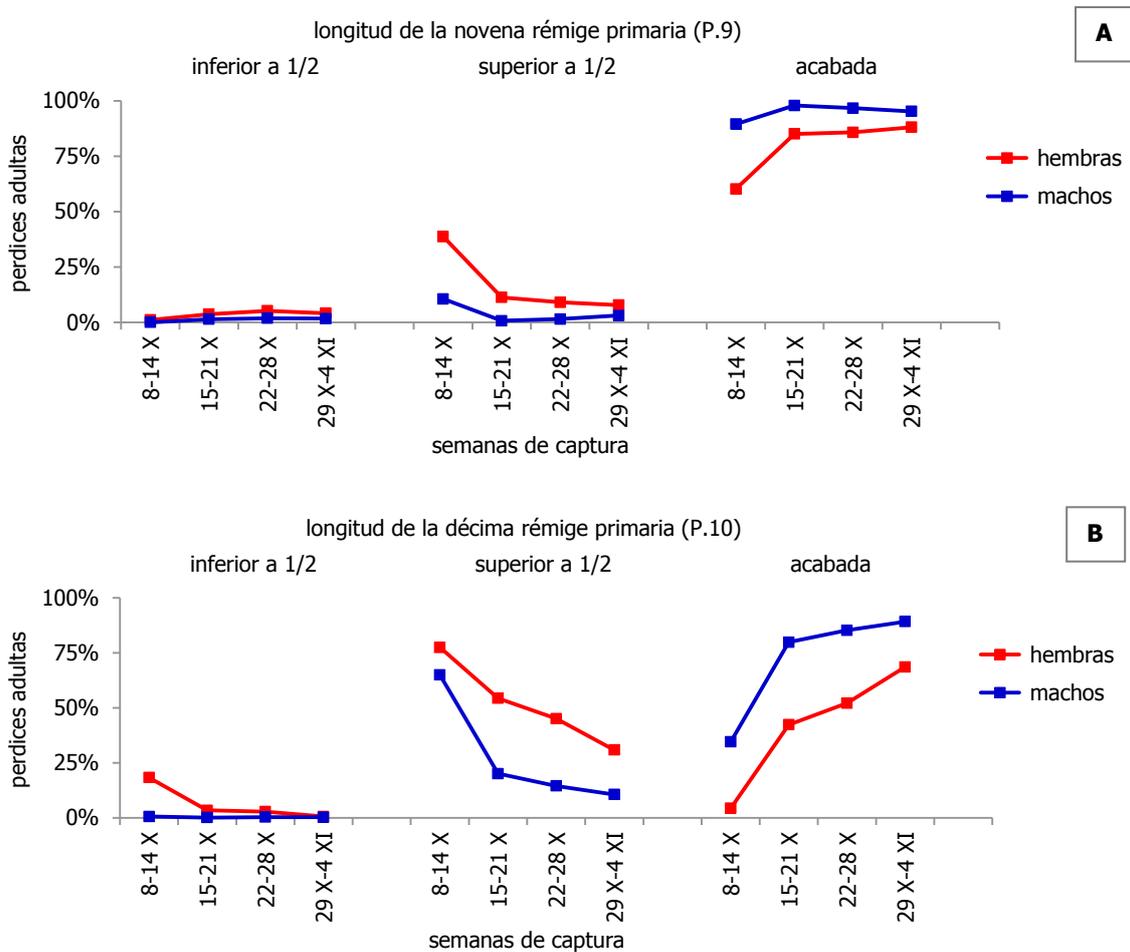
La proporción de hembras con plumas de longitud inacabada, ya sea inferior o superior a la mitad de la longitud definitiva, es superior a la de los machos, tanto en la 9ª como en la 10ª rémige primaria. Durante el periodo acumulado del 14 de octubre al 3 de noviembre, la fracción de machos adultos que presentan la 9ª rémige con longitud inacabada es muy escasa, con valores prácticamente idénticos para los ejemplares con las plumas de longitud inferior y superior a la mitad de la longitud final. En el caso de las hembras, la porción de animales con la longitud de la 9ª corta (inferior a 1/2), es menor que la de los individuos con la 9ª larga (superior a 1/2). El 85% de hembras y el 96% de machos restante, presentan la 9ª con la longitud completa. Prácticamente no se han detectado machos adultos que presenten la 10ª rémige primaria con una longitud inferior a la mitad. La porción de hembras en esa situación también es muy pequeña, apenas representa el 3%. Una quinta parte de los machos adultos presentan la 10ª con longitud superior a la mitad, y las otras cuatro partes restantes, tienen la longitud completa. En las hembras, la proporción de ejemplares con longitud de la 10ª superior a la mitad es bastante similar a la de ejemplares con longitud de la 10ª acabada (Figura 135).

**Figura 135:** Comparación entre la proporción de machos y hembras adultos, capturados durante el periodo del 14 de octubre al 3 de noviembre, cuyas 9ª (A) y/o 10ª (B) rémiges primarias se encuentran en los tres estadios de crecimiento: longitud inferior a 1/2, longitud superior a 1/2 y longitud acabada.



La evaluación semanal de los datos señala que en los dos sexos, la porción de ejemplares con la 9ª y la 10ª rémiges primarias muy cortas se mantiene en niveles muy bajos. A excepción del 18% de hembras adultas que durante la semana del 8-14 X, presentan la 10ª con longitud inferior a la mitad del promedio. En machos y hembras, la proporción de ejemplares con la longitud de la 9ª y la 10ª superior a la mitad del promedio, desciende a lo largo de las cuatro semanas, en la misma medida que aumentan los animales con las rémiges con longitud de las plumas definitiva (Figura 136). A medida que avanza la temporada de caza, disminuyen las probabilidades de encontrar machos y hembras adultas que presenten la longitud de la 9ª y/o 10ª rémige primaria inacabada (Tabla 115 y Figura 137). La evaluación conjunta de los dos sexos, señala una interacción significativa del día de captura y el sexo en el caso de la 9ª rémige, pero no en el de la 10ª (Tabla 116).

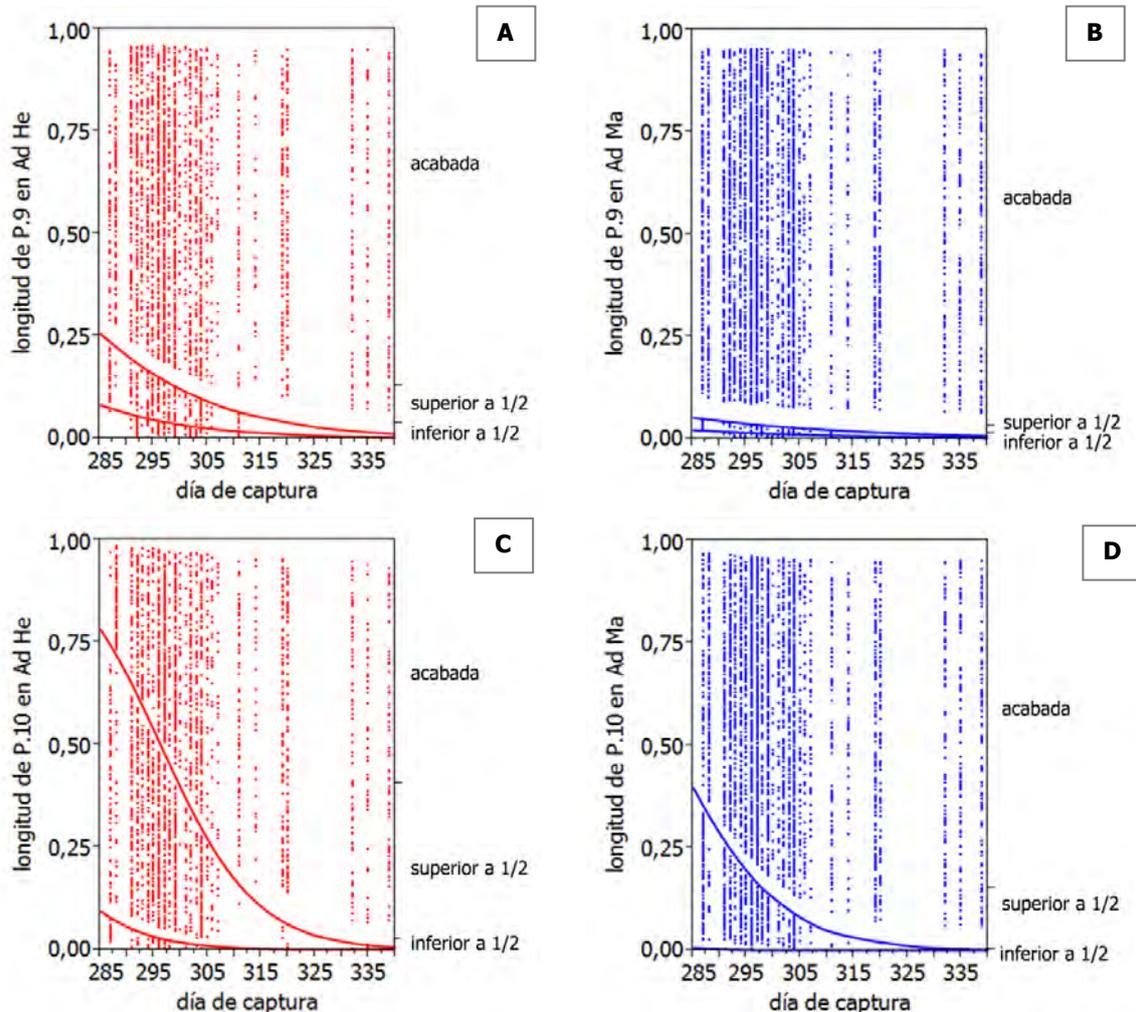
**Figura 136:** Comparación entre la variación semanal de los porcentajes de machos y hembras adultas, cuyas 9ª (A) y/o 10ª (B) rémiges primarias, se encuentran en los tres estadios de crecimiento: longitud inferior a 1/2, longitud superior a 1/2 y longitud acabada.



**Tabla 115:** Modelo de regresión logística ordinal que estima el efecto del día de captura, sobre el estadio de crecimiento (longitud inferior a 1/2, superior a 1/2 y acabada) de la 9ª y 10ª rémiges primaria, en las hembras y los machos adultos.

variable dependiente	sexo	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
<b>9ª RÉMIGE PRIMARIA</b>					
etapa de crecimiento	hembras	2698	1	89,926	<0,0001
	machos	3975	1	14,951	0,0001
<b>10ª RÉMIGE PRIMARIA</b>					
etapa de crecimiento	hembras	2698	1	546,63	<0,0001
	machos	3961	1	296,74	<0,0001

**Figura 137:** Probabilidad de que los adultos se hallen en un determinado estadio de crecimiento (longitud inferior a 1/2, superior a 1/2 o acabada) en función del día en el que son capturadas. Periodo de crecimiento de la 9ª rémige primaria de las hembras (A) y de los machos (B) adultos. Periodo de crecimiento de la 10ª rémige primaria de las hembras (C) y de los machos (D) adultos.



**Tabla 116:** Modelo de regresión logística ordinal que estima el efecto del día de captura, del sexo y de la interacción entre ambos, sobre el estadio de crecimiento de la 9ª y 10ª rémiges primarias de los ejemplares adultos.

variable depend.	modelo completo				variable	efectos variables independientes			
	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>		gl	L-R Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	
9ª RÉMIGE PRIMARIA									
etapa de crecimiento	6673	3	317,90	<0,0001	día de captura	1	78,93	<0,0001	
					sexo	1	138,68	<0,0001	
					día de captura x sexo	1	4,32	0,0376	
10ª RÉMIGE PRIMARIA									
etapa de crecimiento	6659	3	1401,73	<0,0001	día de captura	1	814,74	<0,0001	
					sexo	1	356,46	<0,0001	
					día de captura x sexo	1	2,15	0,1424	

### La variabilidad interanual en la cronología del proceso de muda

¿El retraso de la secuencia de muda de las hembras respecto a los machos se produce todos los años? ¿Son similares las secuencias de muda de cada temporada? o por el contrario ¿el proceso de muda sufre adelantos o retrasos según los años?

### El desfase temporal en la cronología de muda de los dos sexos en los diferentes años

En todos los años estudiados, durante el periodo del 14 de octubre al 3 de noviembre, el proceso de muda de las hembras va más retrasado que el de los machos (Tabla 117 y Figura 138).

**Tabla 117:** Comparación entre el estado de muda (activa/acabada) de machos y hembras en las fechas de los 14 años de estudio.

fecha anual	N	gl	máx. verosimilitud		prueba de Fisher (prob)		
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	izqda.	dcha.	2 colas
14-X-98	264	1	36,79	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
31-X-98	375	1	33,3	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
15-X-99	254	1	8,23	0,0041	0,9989	0,0036	0,0070
10-XI-99	83	1	0,83	0,3625	0,6627	1	1
24-X-00	127	1	11,32	0,0008	0,9998	0,0007	0,0011
30-XI-00	147	1	0,33	0,5634	0,8424	0,4133	0,6831
19-X-01	161	1	29,24	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
29-X-01	263	1	5,82	0,0158	0,9947	0,0115	0,017
7-XI-01	152	1	0,34	0,5624	0,788	0,3584	0,6624
18/23-X-02	501	1	78,85	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
30-X-02	246	1	14,44	0,0001	1	0,0001	0,0002
24-X-03	240	1	22,48	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
15-16-XI-03	430	1	7,17	0,0074	0,999	0,012	0,012
25/27-X-04	336	1	94,25	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
27-XI-04	169	1	0,02	0,8993	0,7939	0,7051	1
24/27-X-05	429	1	7,4	0,0065	0,9982	0,0057	0,0074
23/26-X-06	440	1	112,22	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
22/25-X-07	314	1	85,97	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
5-XII-07	184						
20/23-X-08	607	1	146,57	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
19/21-X-09	544	1	115,05	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001
1/3-XI-10	184	1	13,1	0,0003	0,9999	0,0003	0,0004
31-X/2-XI-11	223	1	35,49	<0,0001	1	<0,0001	<0,0001

**Nota:** la fecha sombreada en gris no se ha podido analizar debido a la ausencia de ejemplares en muda activa.  
**Hipótesis alternativas de la prueba de Fisher:** cola izquierda: la proporción de hembras adultas en muda acabada es superior a la de machos adultos; cola derecha: la proporción de machos adultos en muda acabada es superior a la de hembras adultas; 2 colas: la proporción de hembras adultas en muda acabada es diferente a la de machos adultos

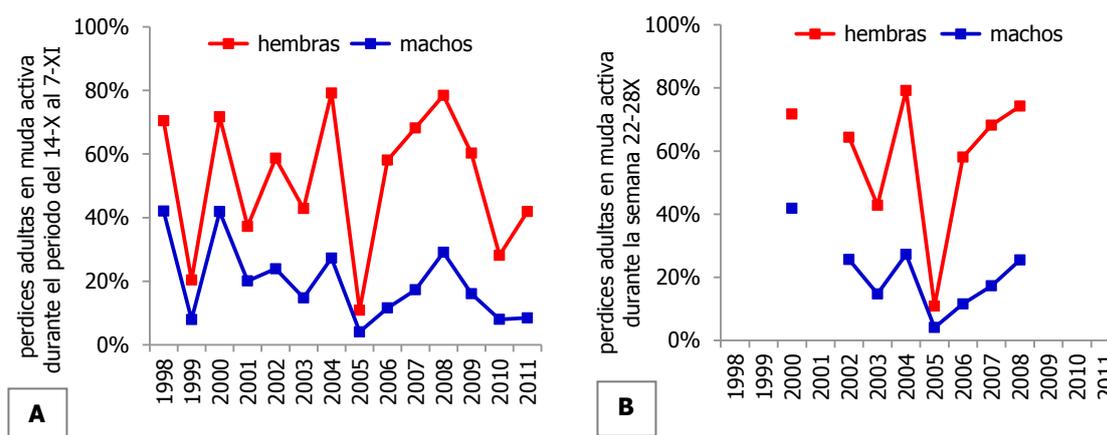
## La cronología del proceso de muda en los diferentes años

Al igual que sucede con las curvas de eclosión, los periodos de muda de los machos y hembras adultos oscilan anualmente, adelantándose o retrasándose en el calendario según los años. Durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, en los dos sexos se detectan diferencias significativas entre el estado de muda de los años estudiados (Tabla 118 y Figura 138).

**Tabla 118:** Diferencias entre el estado de muda de los adultos (activa-acabada) de los años de estudio.

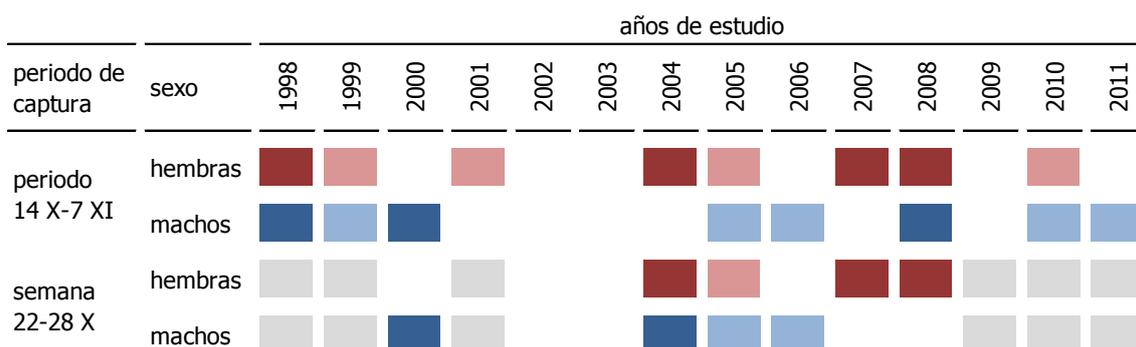
sexo	agrupación temporal	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson	
				Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
hembras	15-21 X	650	4	109,4	<0,0001	107,56	<0,0001
	22-28 X	963	7	236,15	<0,0001	217,42	<0,0001
	29 X-4 XI	512	4	22,33	0,0002	22,34	0,0002
	5-11 XI	99	1	9,4	0,0022	5,9	0,0151
	<b>14 X-7 XI</b>	<b>2289</b>	<b>13</b>	<b>412,15</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>385,6</b>	<b>&lt;0,0001</b>
machos	15-21 X	981	4	55,35	<0,0001	52,55	<0,0001
	22-28 X	1359	7	94,81	<0,0001	90,25	<0,0001
	29 X-4 XI	779	4	30,85	<0,0001	30,34	<0,0001
	5-11 XI	136	1	7,8	0,0052	6,4	0,0114
	<b>14 X-7 XI</b>	<b>3371</b>	<b>13</b>	<b>259,44</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>251,94</b>	<b>&lt;0,0001</b>

**Figura 138:** Comparación entre la proporción de perdices adultas en muda activa de los 14 años de estudio, durante el periodo del 14-X al 7-XI (A) y la semana del 22-28 X (B).



El análisis de medias para proporciones del periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre señala que tanto en machos como en hembras, la muda de los años 1999, 2005 y 2010 se adelantó o acortó en el calendario (las proporciones de perdices adultas en muda activa son inferiores al promedio de las proporciones conjuntas). Por el contrario, en 1998 y 2008, la muda se retrasó o se alargó (proporciones superiores al promedio de las proporciones conjuntas). En 2001 se adelantó únicamente la muda de las hembras, y en 2006 y 2011 lo hizo sólo la de los machos. En 2004 y 2007 se retrasó únicamente la muda de las hembras y en 2000 lo hizo sólo la de los machos. El estudio detallado de la semana del 22 al 28 de octubre coincide con el del periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, a excepción de que también señala que los machos retrasaron su muda en 2004 y no lo hicieron en 2008 (Figura 139).

**Figura 139:** Años con proporciones de adultos en muda activa significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de las proporciones conjuntas de los 14 años de estudio.



**Nota:** las celdas sin sombrear señalan que la proporción del año no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas (en rojo para las hembras y en azul para los machos) señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en color oscuro indican que las proporciones del año son significativamente superiores, y las celdas sombreadas en color claro que son significativamente inferiores. Las celdas sombreadas en gris no se han incluido en el análisis del promedio de proporciones, por un tamaño de muestra insuficiente del año en esas fechas.

### La asociación entre la cronología del proceso de muda y las condiciones meteorológicas anuales

La cronología del proceso de muda de los adultos está significativamente relacionada con la meteorología anual. En todos los modelos estudiados, las variables meteorológicas tienen mayor efecto sobre las hembras que sobre los machos. El modelo de regresión múltiple, elaborado a partir de la precipitación acumulada de febrero a abril (prec II-IV) y las temperaturas máxima y media del mes de abril ( $T^a$  max IV y  $T^a$  med IV), explica el 71% y el 81% de la variabilidad interanual del porcentaje de machos y hembras adultos que han finalizado la muda de las rémiges primarias durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre (14 X-7 XI) (Tabla 119). El modelo con las dos variables meteorológicas más relevantes (prec II-IV y  $T^a$  med IV) explica el 63% y el 74% de la variabilidad interanual de la muda de machos y hembras adultos (Tabla 120 y Figura 140). El porcentaje de hembras adultas con la muda acabada aumenta cuando disminuye la precipitación acumulada durante los meses de febrero a abril. En los machos, el porcentaje de adultos con la muda acabada aumenta cuando la temperatura media del mes de abril también lo hace (Tabla 121 y Figura 141).

**Tabla 119:** Modelo de regresión múltiple que estima el efecto conjunto de la precipitación acumulada durante los meses de febrero a abril (prec II-IV) y de las temperaturas máxima y media del mes de abril ( $T^a$  max IV y  $T^a$  med IV) sobre el porcentaje de adultos que han finalizado la muda durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.

variable depend.	sexo	modelo completo					efectos variables independientes			
		N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	variable	gl	F	prob>F
% adultos con muda acabada durante 14 X-7 XI	hembras	13	3	0,81	12,94	0,0013	prec II-IV	1	31,55	0,0003
							$T^a$ max IV	1	3,42	0,0976
							$T^a$ med IV	1	7,15	0,0255
	machos	13	3	0,71	7,36	0,0086	prec II-IV	1	7,32	0,0242
							$T^a$ max IV	1	2,48	0,1498
							$T^a$ med IV	1	11,13	0,0087

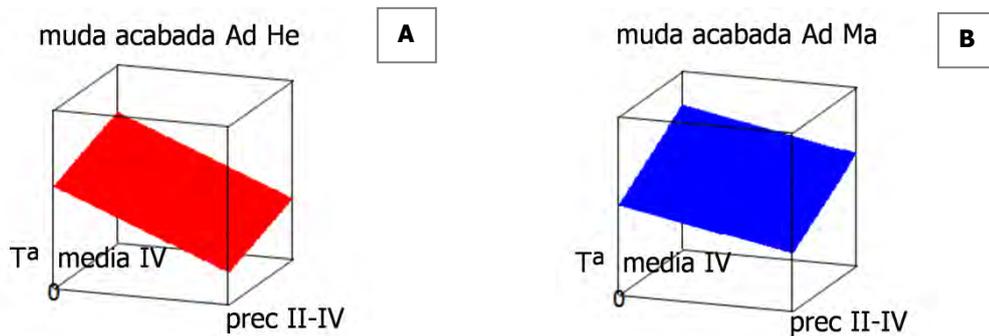
**Tabla 120:** Modelo de regresión múltiple que estima el efecto conjunto de la precipitación acumulada de febrero a abril (prec II-IV) y de la temperatura media del mes de abril ( $T^a$  med IV) sobre el porcentaje de adultos que han finalizado la muda durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.

variable depend.	sexo	modelo completo					efectos variables independientes			
		N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob > F	variables	gl	F	prob > F
% adultos con muda acabada durante 14 X-7 XI	hembras	13	2	0,74	14,25	0,0012	prec II-IV	1	22,93	0,0007
							$T^a$ med IV	1	3,26	0,1012
	machos	13	2	0,63	8,54	0,0069	prec II-IV	1	4,41	0,062
							$T^a$ med IV	1	10,88	0,008

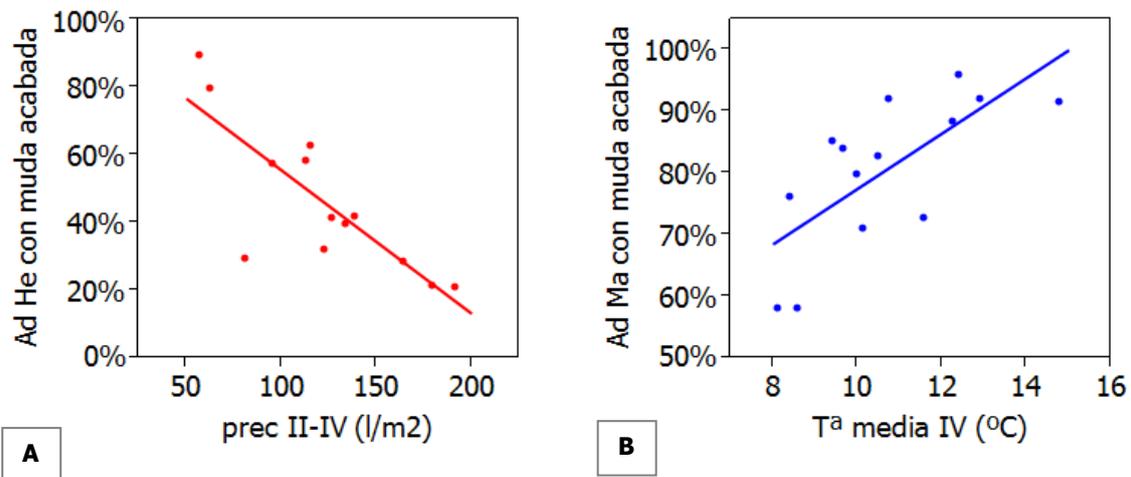
**Tabla 121:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de la precipitación acumulada de febrero a abril (prec II-IV) y de la temperatura media del mes de abril ( $T^a$  med IV) sobre el porcentaje de adultos que han finalizado la muda durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.

variable dependiente	variable independiente	sexo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
% adultos con muda acabada durante 14 X-7 XI	prec II-IV	hembras	13	1	0,66	20,95	0,0008
	$T^a$ med IV	machos	14	1	0,51	12,29	0,0043

**Figura 140:** Representación gráfica del efecto conjunto de la precipitación acumulada de febrero a abril (prec II-IV) y de la temperatura media del mes de abril ( $T^a$  med IV) sobre el porcentaje de hembras (A) y machos (B) adultos que han finalizado la muda durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.



**Figura 141:** (A) Efecto de la precipitación acumulada de febrero a abril sobre la muda de las hembras adultas. (B) Efecto de la temperatura media de abril sobre la muda de los machos adultos.



## La variabilidad espacial de la cronología del proceso de muda

En los dos sexos se han detectado diferencias significativas entre la proporción de adultos en muda activa y acabada de las seis áreas estudiadas. Esto sucede tanto durante el periodo acumulado del 14 de octubre al 7 de noviembre, como en todas las semanas contrastadas (Tabla 122 y Figura 142).

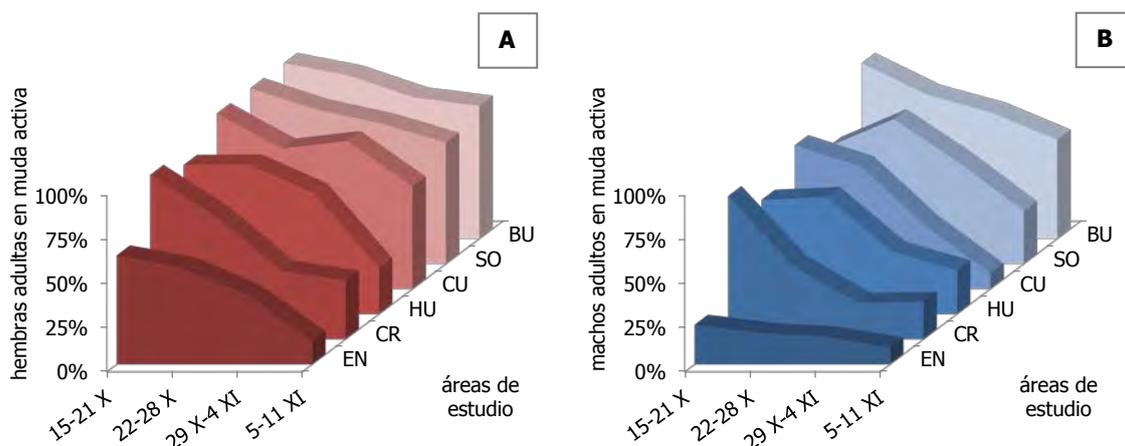
**Tabla 122:** Diferencias entre el estado de muda de los adultos de las seis áreas de estudio, durante las mismas fechas de captura.

fechas de captura	N	gl	máxima verosimilitud		Pearson		
			Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	
<b>HEMBRAS</b>							
periodo	14 X-7 XI	3902	5	341,761	<0,0001	314,62	<0,0001
semanas	8-14 X						
	15-21 X						
	22-28 X	1498	5	124,57	<0,0001	108,89	<0,0001
	29 X-4 XI	1159	5	169,62	<0,0001	159,88	<0,0001
	5-11 XI	322	5	96,36	<0,0001	89,18	<0,0001
	12-18 XI	329	4	88,36	<0,0001	82,45	<0,0001
	19-25 XI	243	4	41,42	<0,0001	39,4	<0,0001
	26 XI-2 XII						
	3-9 XII						
≥ 10-XII	469	3	9,89	0,0195	9,7	0,0213	
<b>MACHOS</b>							
periodo	14 X-7 XI	4973	5	1004,4	<0,0001	1009,69	<0,0001
semanas	8-14 X						
	15-21 X						
	22-28 X	1911	5	430,92	<0,0001	451,66	<0,0001
	29 X-4 XI	1428	5	242,04	<0,0001	262,57	<0,0001
	5-11 XI	415	5	73,44	<0,0001	74,47	<0,0001
	12-18 XI	426	4	105,48	<0,0001	98,6	<0,0001
	19-25 XI	255	4	20,84	0,0003	16,83	0,0021
	26 XI-2 XII						
	3-9 XII						
≥ 10-XII	637	3	19,64	0,0002	19,2	0,0002	

**Nota:** En los análisis de las semanas del 12-18 XI y del 19-25 XI no se han podido incluir las regiones de Ciudad Real y Ensanchas respectivamente; y en las cacerías posteriores al 9 XII, ninguna de las dos. Las fechas sombreadas en gris no se han podido analizar debido a un número insuficiente de ejemplares de una o varias áreas de estudio en alguno de los estados de muda.

En los dos sexos y durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, el análisis de medias para proporciones señala una menor proporción de adultos en muda activa en Las Ensanchas y una mayor proporción en las provincias de Burgos, Soria, Cuenca, Huesca e incluso otras fincas de Ciudad Real. Los resultados detallados de la semana del 22 al 28 de octubre coinciden con los del periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre. Sin embargo, el análisis de la semana del 29 de octubre al 4 de noviembre señala que la proporción de adultos en muda activa (machos y hembras) de Ciudad Real es inferior a la del promedio, y que la proporción de Huesca no difiere de éste, al igual que tampoco lo hace la proporción de machos adultos en muda activa de la provincia de Cuenca (Figura 143).

**Figura 142:** Comparación entre la proporción de hembras (A) y machos (B) adultos en muda activa de las áreas de estudio, a lo largo de las cuatro primeras semanas de la temporada, a partir del 15 de octubre.



**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

**Figura 143:** Áreas con proporciones de adultos en muda activa significativamente inferiores o superiores (alfa 0,05) al promedio de las proporciones conjuntas de las seis áreas de estudio.

periodo de captura	sexo	áreas de estudio					
		BU	SO	CU	HU	CR	EN
periodo 14 X-7 XI	hembras	■	■	■	■	■	■
	machos	■	■	■	■	■	■
semana 22-28 X	hembras	■	■	■	■	■	■
	machos	■	■	■	■	■	■
semana 29 X-4 XI	hembras	■	■	■	■	■	■
	machos	■	■	■	■	■	■

**Nota:** las celdas sin sombread señalan que la proporción del área no difiere significativamente del promedio de las proporciones conjuntas y las celdas sombreadas (en rojo para las hembras y en azul para los machos) señalan que sí difiere. Las celdas sombreadas en color oscuro indican que las proporciones del área son significativamente superiores, y las celdas sombreadas en color claro que son significativamente inferiores. Las celdas sombreadas en gris no se han incluido en el análisis del promedio de proporciones, por un tamaño de muestra insuficiente del área en esas fechas.

**Áreas de estudio:** EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; HU: Huesca; CU: Cuenca; SO: Soria; BU: Burgos

### La variabilidad espacial y la localización geográfica

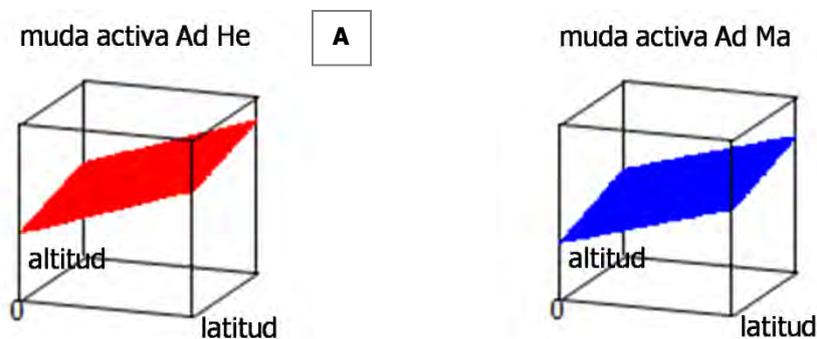
La cronología de la muda de los adultos está significativamente relacionada con la situación geográfica de las áreas y las localidades de estudio. El modelo de regresión múltiple, elaborado a partir de la latitud y altitud de las áreas explica el 78% y el 71% de la variabilidad interanual del estado de muda de los machos y hembras adultas respectivamente (Tabla 123 y Figura 144). En ambos sexos, el porcentaje de perdices que mantienen la muda activa durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, aumenta significativamente con la latitud de las áreas (Tabla 124 y Figura 145). Durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, la probabilidad de encontrar perdices adultas en muda activa es significativamente superior en las localidades situadas a mayor latitud ( $N=8925$ ;  $gl=1$ ;  $Chi^2= 646,78$ ;  $p<0,0001$ ). Esto sucede tanto en las hembras ( $N=3909$ ;  $gl=1$ ;  $Chi^2= 181,34$ ;  $p<0,0001$ ) como en los machos ( $N=5016$ ;  $gl=1$ ;  $Chi^2= 48136$ ;  $p<0,0001$ ). El análisis conjunto de los dos sexos señala una interacción significativa entre la latitud y el sexo. En las localidades de menor latitud, la probabilidad de

encontrar machos en muda activa es inferior a la probabilidad de encontrar hembras en ese mismo estado de muda (Tabla 125 y Figura 146).

**Tabla 123:** Modelo de regresión múltiple que estima el efecto conjunto de la latitud y la altitud de las siete áreas de estudio, sobre el porcentaje de perdices adultas en muda activa durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.

variable dependiente	sexo	modelo completo					efectos variables independientes			
		N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F	variable	gl	F	prob>F
% perdices en muda activa durante 14 X-7 XI	hembras	7	2	0,71	5,02	0,0813	latitud	1	8,86	0,0409
							altitud	1	1,08	0,3573
	machos	7	2	0,78	7,25	0,0467	latitud	1	11,83	0,0263
							altitud	1	2,51	0,1880

**Figura 144:** Representación gráfica del efecto conjunto de la latitud y altitud de las áreas de estudio, sobre el porcentaje de perdices adultas en muda activa durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, en hembras (A) y en machos (B).



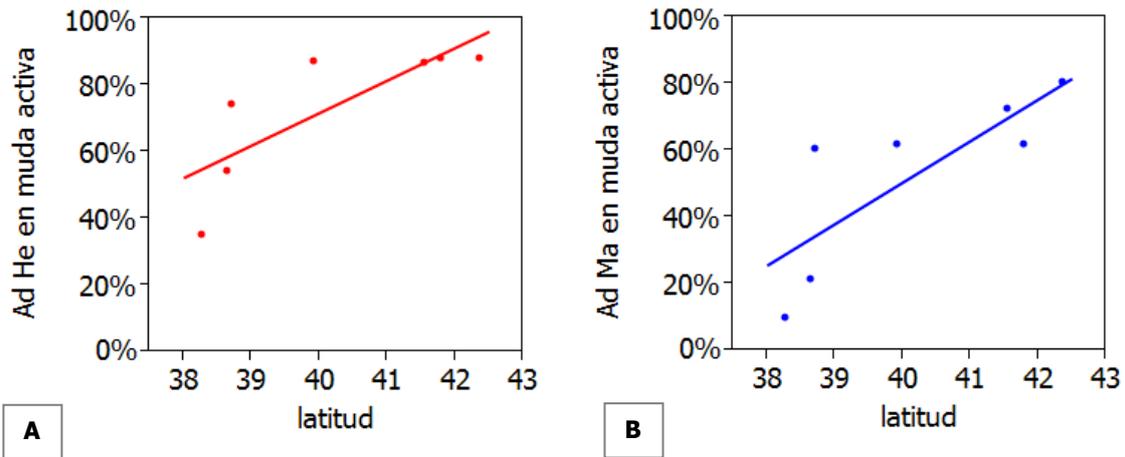
**Tabla 124:** Modelos de regresión simple que estiman el efecto individual de la latitud de las áreas de estudio, sobre el porcentaje de perdices adultas en muda activa durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.

variable dependiente	variable independiente	sexo	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
% perdices en muda activa durante 14 X-7 XI	latitud regiones de estudio	hembras	7	1	0,64	8,81	0,0312
		machos	7	1	0,65	9,21	0,0289

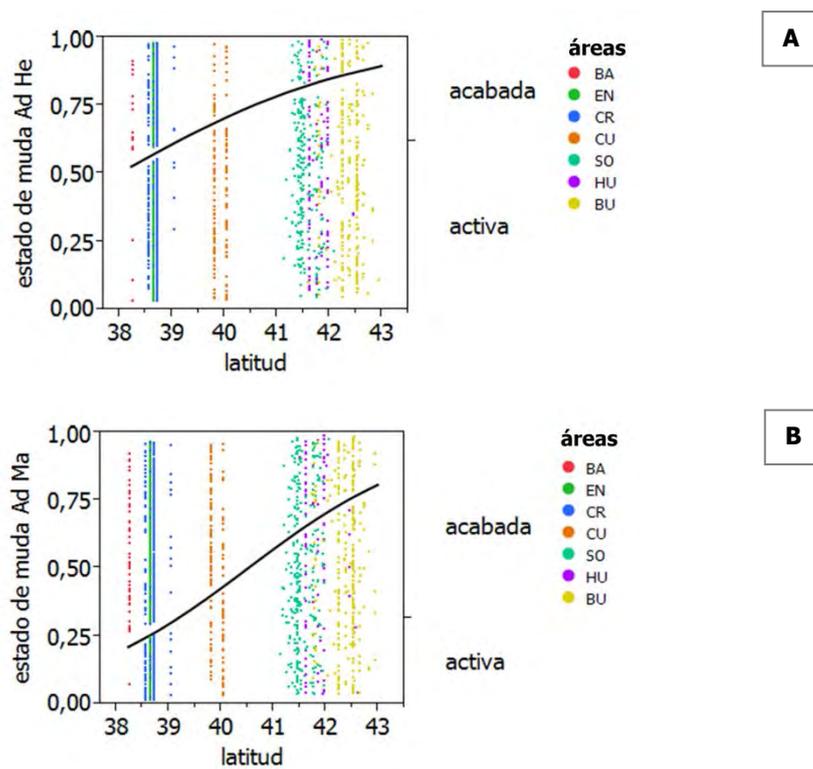
**Tabla 125:** Modelo de regresión logística que estima los efectos de la latitud de la localidad de origen y del sexo, sobre el estado de muda de los ejemplares adultos capturados durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.

variable dependiente	modelo completo				efectos variables independientes			
	N	gl	Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>	variables	gl	L-R Chi <sup>2</sup>	prob>Chi <sup>2</sup>
estado de muda	8925	3	1481,92	<0,0001	latitud	1	610,56	<0,0001
					sexo	1	795,51	<0,0001
					latitud x sexo	1	10,46	0,0012

**Figura 145:** Efecto de la latitud de las áreas de estudio, sobre el porcentaje de las hembras (A) y machos (B) adultos en muda activa durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.



**Figura 146:** Probabilidad de que las hembras (A) y machos (B) adultos se hallen en un determinado estado de muda (activa o acabada) en función de la latitud de la localidad donde son capturadas durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre.



**Áreas de estudio:** BA: Badajoz; EN: Ensanchas; CR: Ciudad Real; CU: Cuenca; SO: Soria; HU: Huesca; BU: Burgos

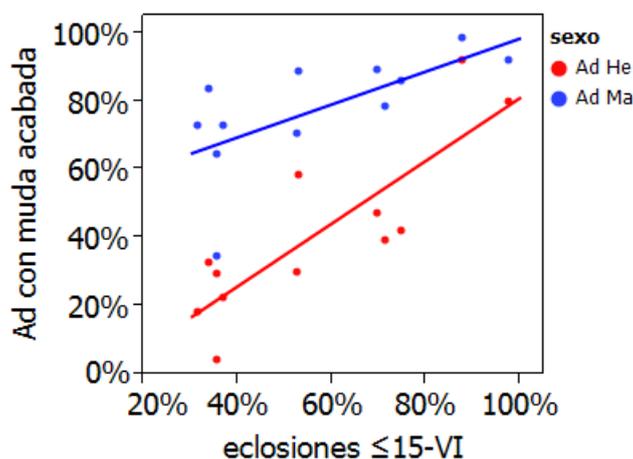
## La cronología del proceso de muda de los adultos y las fechas de eclosión de los pollos

En Las Ensanchas, las fechas de eclosión de los pollos y la cronología del proceso de muda de los adultos están estrechamente relacionadas, sobre todo en el caso de las hembras. El porcentaje de perdices adultas que han finalizado la muda el 25 de octubre aumenta significativamente cuando el porcentaje de eclosiones tempranas (previas a la segunda quincena de junio) también aumenta. El modelo explica el 71% de la variabilidad interanual del estado de muda de las hembras y el 43% de la de los machos (Tabla 126 y Figura 147).

**Tabla 126:** Efecto de las fechas de eclosión de los pollos (% eclosiones tempranas) sobre el estado de muda de los adultos (% perdices con muda acabada).

variable dependiente	variable independiente	sexo de los adultos	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
% perdices adultas con muda acabada el 25 X	% eclosiones previas al 16 VI	hembras	12	1	0,71	24,25	0,0006
		machos	12	1	0,43	7,63	0,0201

**Figura 147:** Efecto de las fechas de eclosión de los pollos (% eclosiones tempranas) sobre el estado de muda de las hembras (Ad He) y machos (Ad Ma) adultos.



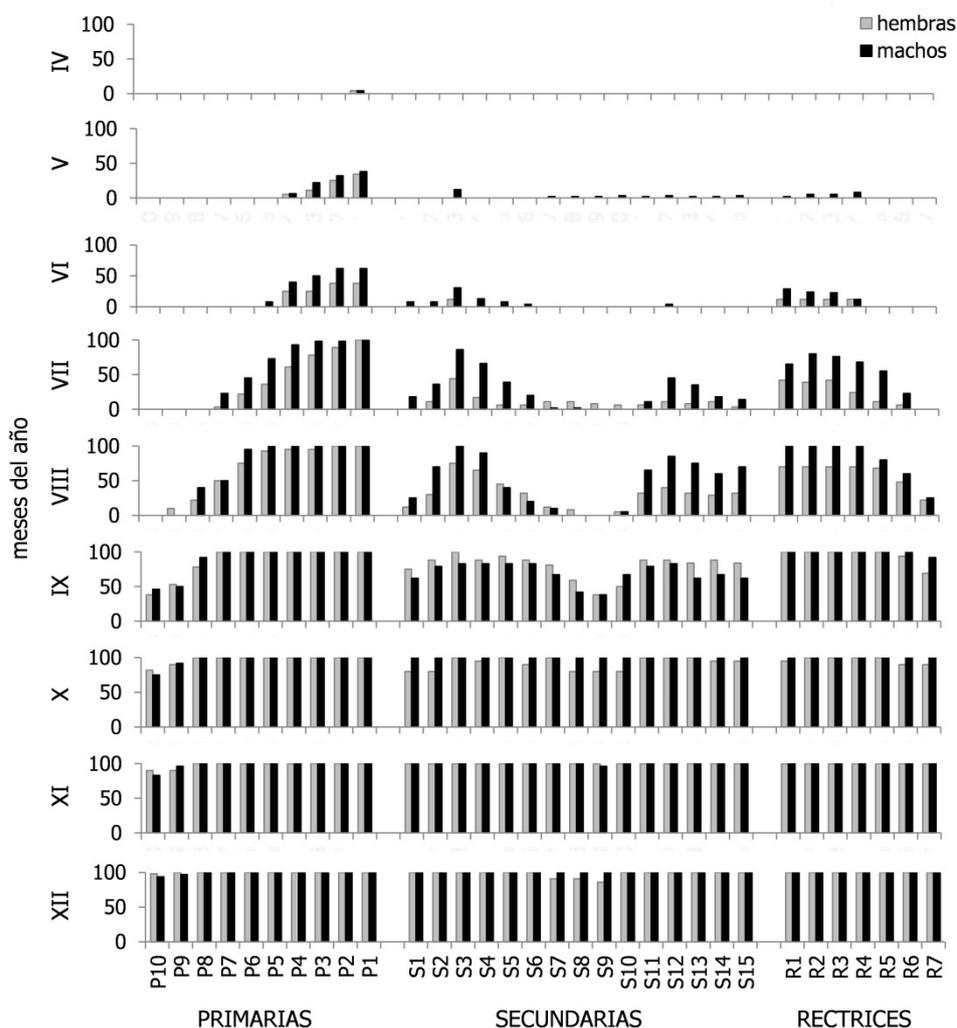
El efecto combinado de las fechas de eclosiones y la meteorología explica el 87% de la variabilidad anual de la proporción de hembras con muda acabada (N=12; gl=2; R<sup>2</sup>=0,87; F=30,67; p<0,0001) y el 74% de la de los machos (N=12; gl=2; R<sup>2</sup>=0,74; F=12,82; p=0,0023).

## DISCUSIÓN

### El proceso de muda postnupcial de las rémiges primarias de los adultos a lo largo de la temporada de caza

En la mayor parte de las especies, la muda de las rémiges primarias es la que marca el grado de avance en el que se encuentra la muda, ya que estas plumas suelen ser las que antes comienzan a mudar y las últimas en terminar (Domínguez-Santaella 1998). En la perdiz roja, la muda de las secundarias, rectrices y álula comienzan cuando el ejemplar ya está cambiando la tercera o la cuarta rémige primaria y acaba a la vez o poco después que lo hace la décima primaria (Calderón 1983). De modo que las rémiges primarias constituyen un buen indicador de la muda de todas las grandes plumas de vuelo (Figura 148).

**Figura 148:** Variación a lo largo del año del porcentaje de muda realizado por rémiges y rectrices en los ejemplares de perdiz roja de Doñana y Osuna evaluados por Calderón (1983).



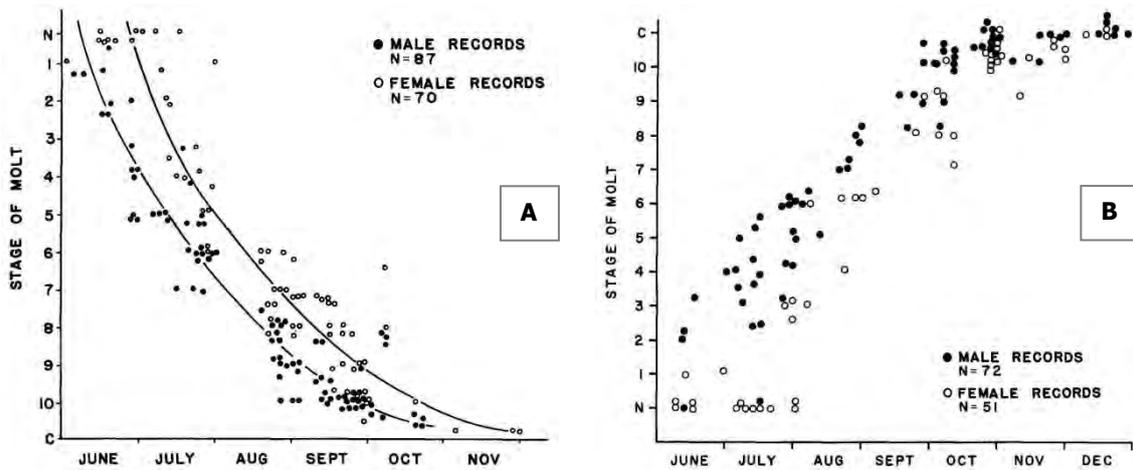
En Las Ensanchas se ha comprobado que cuanto antes comienza la temporada de caza, la proporción de perdices que todavía mantienen activa la muda es mayor, ya sea porque aún no hayan empezado la sustitución de la décima rémige primaria, o porque la están cambiando simultáneamente con la novena, de manera que esas plumas son mucho más cortas, o incluso falta una de ellas. El mayor desgaste energético, añadido a una ligera merma en su rendimiento de vuelo (Swaddle *et al.* 1996), podría ocasionar que las perdices que todavía están mudando sean más vulnerables que las que ya han acabado. La cronología de la muda de los adultos es un instrumento eficaz para medir la vulnerabilidad, pero debe buscarse un equilibrio en ésta y el aprovechamiento cinegético. En una población de alta densidad como la de Las Ensanchas, en la que el capital reproductor es elevado, es razonable comenzar la caza a mediados

de octubre. Aunque una porción considerable de los adultos todavía no haya finalizado la muda (38%), la base reproductora puede asumir esa extracción y el rendimiento cinegético es satisfactorio. En términos de gestión cinegética no tiene sentido exigir una vulnerabilidad nula (que todos los ejemplares hayan finalizado la muda) a costa de reducir considerablemente el aprovechamiento cinegético de la población, porque entonces la explotación deja de ser rentable. No obstante, incluso en una población bien gestionada y de alta densidad, la base reproductora puede verse afectada si se encadenan varios años de escaso éxito reproductor, ya sea a causa de una meteorología especialmente adversa, algún problema sanitario, un aumento de la depredación, etc. Si la población no puede renovarse satisfactoriamente, la fracción de los adultos va envejeciendo, resultando cada vez menos productivos. Frente a un caso así, la gestión debe ir encaminada a recuperar la población, aunque eso implique reducir el rendimiento cinegético durante una o varias temporadas. La cronología de la muda se convierte entonces en una herramienta muy útil, pues el hecho de conocer cómo disminuye la vulnerabilidad con el transcurso de los días, permite ajustar el calendario, retrasando más o menos el comienzo de la caza según la gravedad de la situación que se pretende resolver. Por ejemplo, en Las Ensanhas un retraso hasta el 29 de octubre garantizaría (en un año promedio) que sólo un tercio de los adultos estuvieran mudando, una semana después apenas lo haría un 11% y otra semana más tarde sólo un 2%. Cuanto más se retarda el inicio de la caza más se protege a los ejemplares involucrados en las puestas más tardías, tanto a los pollos como a los reproductores. El valor promedio de Las Ensanhas para todo el mes de octubre es un 36% de perdices adultas en muda activa, una cifra considerablemente inferior al 50% y al 83% obtenido por Calderón (1983) ese mismo mes en Doñana y Sierra Nevada en 1977. Aunque la comparación directa no resulta apropiada, no sólo por el reducido tamaño de muestra de las perdices andaluzas (Doñana N=8 y Sierra Nevada N=6), sino porque se desconoce la fecha de octubre en la que los ejemplares fueron examinados. Si éstos se evaluaron a principios de mes, es lógico que la proporción de perdices sin finalizar la muda fuera más elevada.

### **La variabilidad en la cronología del proceso de muda de los dos sexos y su relación con las fechas de eclosión de los pollos**

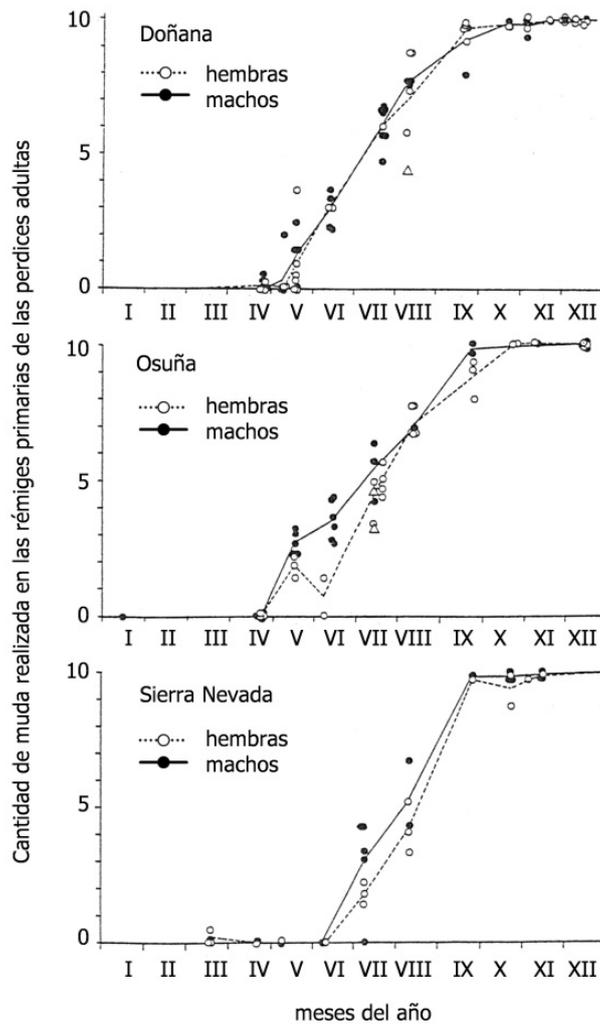
En muchas especies de aves hay diferencias en el esfuerzo de cría de machos y hembras, así como en sus expectativas de supervivencia y en su relación entre la condición física y la calidad del plumaje, por lo que es previsible que los dos sexos presenten diferentes estrategias de muda (Serra *et al.* 2010). En passeriformes hay evidencias de que las diferencias en la cronología de muda de los dos sexos afecta tanto a las fechas de inicio como a la duración del proceso de muda, las hembras comienzan a mudar más tarde que los machos y lo hacen más rápidamente que éstos (Ginn & Melville 1983, Jenni & Winkler 1994, Siikamäki *et al.* 1994, Svensson & Nilsson 1997, Hemborg 1999, Newton & Rothery 2005). El retraso de la muda de las hembras respecto a los machos también se ha descrito, aunque sin evidencias estadísticas, en diferentes especies de galliformes. Genelly (1955), Raitt (1961) y Anthony (1970) observaron que en el colín de California (*Callipepla californica*) los machos comenzaban la muda postnupcial aproximadamente un mes antes que las hembras, pero los dos sexos la terminaban más o menos en las mismas fechas, porque las hembras mudaban más rápidamente que los machos (Figura 149A). Algo muy similar sucedía con la muda de los adultos del colín de Gambel (*Callipepla gambelii*) (Figura 149B) (Raitt & Ohmart 1966). Mueller & Seibert (1966) señalaron que los machos adultos de faisán venerado (*Syrnaticus reeves*) comenzaban y acababan la muda de las primarias antes que las hembras. También se conoce que las hembras adultas de perdiz nival (*Lagopus mutus*) y de urogallo (*Tetrao urogallus*) presentan una muda diferente a la de los machos (Watson 1973, Hewson 1973, Castroviejo 1975, Pyle 2007). Calderón (1983) describe un notable retraso en la muda de las hembras de perdiz roja respecto a los machos, que varía entre los 2-20 días según las áreas de estudio (Figura 150). Según el autor, los machos alcanzan la máxima cantidad de muda activa antes que las hembras. En los machos, el número medio de plumas de vuelo que se encuentran mudando simultáneamente en un ejemplar es máximo cuando la última pluma mudada es la tercera primaria, en las hembras esto sucede más tarde, cuando esa pluma es la quinta. Además, mientras los machos realizan esfuerzos intensos en algunas fases, las hembras optan por repartir más el esfuerzo a lo largo del proceso de muda (Figura 151). Estas descripciones están en consonancia con los resultados del presente estudio, que por primera vez avalan estadísticamente el retraso en la muda postnupcial de las hembras adultas. La cronología de la muda de los dos sexos no converge hasta inicios de noviembre, cuando la escasa proporción de ejemplares que todavía están mudando es la misma en machos y hembras.

**Figura 149:** Calendario de la muda de los adultos en el colín de California (A) y en el colín de Gambel (B) elaborados por Raitt (1961) y Raitt & Ohmart (1965).

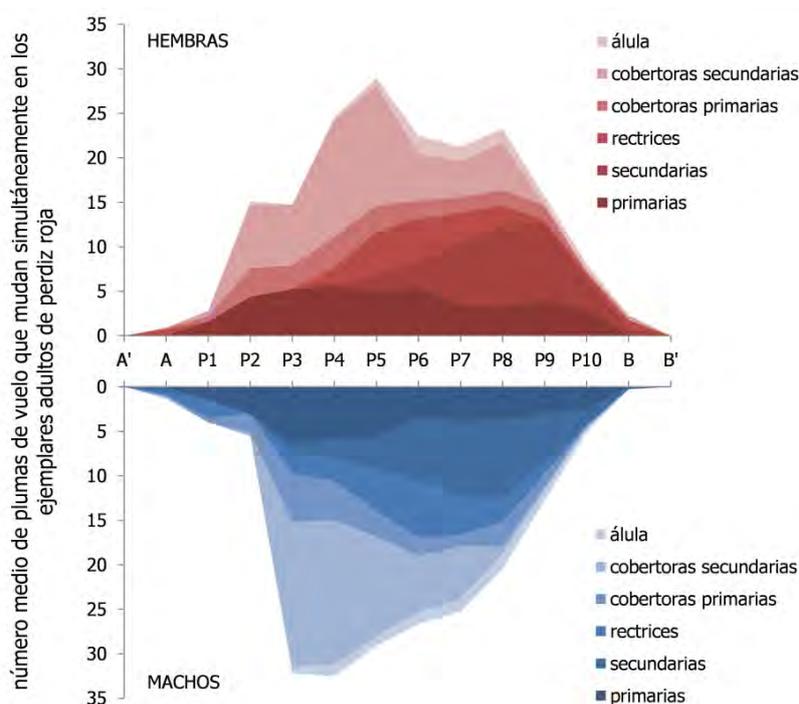


**Nota:** Los estadios de muda corresponden al número de la última primaria mudada, los valores intermedios se han determinado según la longitud relativa de las plumas respecto a su tamaño definitivo, la letra N significa que la muda no ha comenzado y la letra C que la muda ya se ha completado.

**Figura 150:** Variación a lo largo del año de la cantidad de muda realizada en las rémiges primarias de machos y hembras adultas de perdiz roja en tres localidades andaluzas (Calderón 1983).



**Figura 151:** Comparación entre la cantidad de muda activa de machos y hembras (Calderón 1983).



**Nota:** En el eje de abscisas se indican los estadios de muda, que avanzan de izquierda a derecha. A': ninguna pluma de vuelo ha comenzado la muda; A: ninguna primaria ha comenzado la muda, pero sí lo ha/n hecho otra/s pluma/ de vuelo; de P1 a P10: señalan la primaria más externa en muda; B: todas las primarias han acabado la muda, pero hay otra/s pluma/ de vuelo que aún mudan; B': todas las plumas de vuelo han mudado

El mayor esfuerzo reproductor de las hembras durante los periodos de puesta, incubación y cuidado temprano de los pollos podría justificar el desfase entre la muda de machos y hembras (Svensson & Nilsson 1997). La muda es un proceso muy endergónico (que consume energía), después de la reproducción es quizás el que requiere mayor cantidad de energía durante un tiempo limitado. Por eso, las hembras intentarían distanciar el máximo tiempo posible los dos procesos, para evitar un desgaste excesivo (Calderón 1983). Thompson & Kabat (1950), en su estudio sobre la muda del colín de Virginia (*Colinus virginianus*), observaron con cierta frecuencia que los adultos y juveniles de un mismo bando presentaban avances de muda muy similares, por lo que sugirieron una posible correlación entre la etapa de muda de los dos grupos de edad. También Raitt (1961) intuyó una asociación entre las fechas de cría y las de muda en el colín de California, tras observar que el retraso del periodo de eclosión registrado en uno de los cuatros años de estudio coincidía con el retraso de la muda de las hembras adultas, pero no lo hacía con la muda de los machos, que era bastante similar todos los años. El hecho de que en Las Ensanchas se haya detectado que la cronología de la muda depende en gran medida de la cronología de las eclosiones de ese año, confirma que los procesos de reproducción y muda de la perdiz roja están estrechamente relacionados. Cuanto mayor es el porcentaje de eclosiones tempranas, mayor es el porcentaje de perdices adultas que han finalizado la muda a finales de octubre. Además, que el modelo de las hembras se ajuste mucho mejor que el de los machos, es una evidencia más de las diferencias sexuales en el proceso de muda, en el que las hembras están mucho más condicionadas por el periodo reproductor que los machos.

El desfase entre la muda de machos y hembras tiene implicaciones en la gestión de la población. La cantidad de ejemplares que se consigue cazar depende de la menor o mayor facilidad para capturarlos (capturabilidad). En principio, cuanto antes comienza la temporada de caza, la capturabilidad de las perdices es mayor. Tanto en los juveniles, por haber dispuesto de un menor tiempo de aprendizaje, como en los adultos, por haber contado con menos tiempo para recuperarse del desgaste del periodo de reproducción. En un año de eclosiones tardías y muda retrasada, este efecto todavía es más acusado. Al ajustar el calendario de caza en base a la cronología de muda, se favorece especialmente la protección de

las hembras adultas, que son las que tienen un menor tiempo de recuperación desde la finalización del periodo reproductor hasta el inicio de la temporada de caza.

### **La variabilidad interanual y espacial en la cronología del proceso de muda**

En base a lo discutido previamente a cerca de las variaciones en la cronología de los nacimientos y sobre la estrecha relación entre los procesos de cría y muda postnupcial, las diferencias halladas en la cronología de muda postnupcial de los diferentes años y áreas de estudios son totalmente previsibles. Por eso, los factores que intervienen en el adelanto o retraso de las eclosiones, serían los mismos que actúan en el adelanto o retraso de la muda, tanto a escala interanual (meteorología de los meses de primavera) como regional (latitud localidades). Hay evidencias de que la muda postnupcial se retrasa significativamente con el descenso de la temperatura (Dawson 2005). Sin embargo, parece ser que la cronología de muda postnupcial en realidad es independiente de la latitud, aunque sí se correlaciona con la finalización del periodo de nidificación (Mewaldt & King 1978). En estudios experimentales se ha comprobado que la cronología de muda no se puede explicar por la influencia de la prevalencia del fotoperiodo absoluto o de su tasa de cambio, por lo que las aves deben usar algún otro rasgo o señal del ciclo de fotoperiodo, o tal vez algún tipo de temporizador vinculado al mismo, para comenzar la regresión gonadal y la muda (Newton & Dawson 2011, Dawson 2013). De modo que las diferencias latitudinales que se han hallado en la cronología de muda de este estudio, puede que se asocien a la latitud por el simple hecho de que ésta lo hace con la cronología del periodo de cría. Por otra parte, en la variabilidad regional de la muda intervienen otros factores, como la condición física de los animales y la calidad del hábitat, que se asocian positivamente con la velocidad a la que se completa la muda (Møller *et al.* 1995, Borrás *et al.* 2004).

La relación entre los procesos de cría y muda de las perdices de las Ensanchas es evidente. Los años en los que las eclosiones están más adelantadas coinciden mayoritariamente con los años de muda adelantada, del mismo modo que los años con eclosiones retrasadas lo hacen con los años de muda retrasada. Algo muy similar sucede con las variaciones regionales. Las áreas donde las eclosiones son más tempranas (respecto al promedio peninsular) son las mismas que registran las menores proporciones de adultos en muda activa durante mediados de octubre y comienzos de noviembre. De modo que la cronología de la cría y la muda están asociadas al entorno. Esto debe tenerse en cuenta a la hora de diseñar las medidas de gestión de las poblaciones de perdiz, que deben adaptarse a las particularidades de cada área de estudio y basarse en series históricas de datos suficientemente grandes. De lo contrario, los valores de un año especialmente temprano o tardío podrían acabar convirtiéndose en valores erróneos de referencia de una población.



## **CAPÍTULO V**

---

### **El rendimiento cinegético: índice de la abundancia postreproductora de la población**



## INTRODUCCIÓN

La gestión sostenible de una población de perdiz roja requiere una estima objetiva de su abundancia. Para ello pueden emplearse diferentes y numerosos métodos de censo. Los que se utilizan con mayor frecuencia son los índices de abundancia, al tratarse de métodos sencillos y económicos que permiten trabajar con grandes tamaños de muestra y conseguir una buena precisión en los resultados (Nadal 1998, Onrubia 1998). Estos índices describen la distribución de la abundancia de una determinada especie en diferentes circunstancias. Para calcularlos, basta con controlar el esfuerzo empleado en la detección de los animales, ya sea el número de individuos observados, el número de individuos capturados, el número de excrementos, huellas u otros rastros detectados (Tellería 1986). En especies sometidas a explotación cinegética o control por daños es habitual obtener índices de abundancia a partir de sus capturas anuales, ya sea por trampeo o por captura activa. Por ejemplo, Brand & Keith (1979) estudiaron la evolución demográfica de la liebre americana en Canadá (*Lepus americanus*) a partir de las capturas de tramperos, al igual que Gosling (1981) lo hizo en Inglaterra con el coipú (*Myocastor coypus*). En España, Tellería & Sáez-Royuela (1985) y Virgós *et al.* (2007) utilizaron las estadísticas oficiales de caza publicadas anualmente por el Ministerio de Agricultura, para estudiar las tendencias demográficas del jabalí (*Sus scrofa*) y del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) respectivamente. El análisis de las capturas de la perdiz roja también se ha utilizado como indicador de sus tendencias poblacionales, tanto a escala nacional (Blanco-Aguiar 2007), como autonómica (Onrubia 1998 en Andalucía, Extremadura, Castilla-La Mancha y Castilla y León, Consultora de Recursos Naturales 2014 en Castilla y León), provincial (Bravo & Peris 1998 en Salamanca, Vargas *et al.* 2004 en Granada), comarcal (Vargas *et al.* 2006a en Andalucía) o local (Vargas *et al.* 2006b, Delibes-Mateos *et al.* 2012 en municipios y cotos de Andalucía respectivamente). Aunque la densidad y el rendimiento de la caza no siempre sean parámetros equivalentes (Lucio 1991a), los rendimientos de caza de la perdiz roja ofrecen una imagen bastante realista de la abundancia de la perdiz en los diferentes territorios (Vargas *et al.* 2006b). Bravo & Peris (1998) hallaron una correlación significativa entre las densidades de perdiz roja estimadas en campo y las recogidas en los planes cinegéticos de la provincia de Salamanca. También Blanco-Aguiar (2007) comprobó que el índice de abundancia obtenido a partir de las rentas cinegéticas estaba asociado con las estimas de abundancias obtenidas a través del Atlas de las Aves Reproductoras de España de 2003. No obstante, en las tablas de caza, como en cualquier otro tipo de muestreo indirecto, hay que cuestionarse la exactitud y precisión de los datos proporcionados. Sobre todo, en una especie como la perdiz roja, donde las cifras de las capturas pueden estar gravemente alteradas por las sueltas masivas y muchas veces no declaradas, de perdices de granja. No es el caso de Las Ensanchas, pues en la finca no se realizan sueltas y las rentas cinegéticas de la finca no son meras estimas aproximadas de las capturas, sino cifras exactas calculadas a partir de todas las perdices abatidas, contabilizadas en campo al finalizar las jornadas de caza. Por ello, se ha considerado que el rendimiento cinegético anual de Las Ensanchas resulta un índice de abundancia poblacional válido para el periodo postreproductor.

Las densidades de perdices cambian mucho de unos lugares a otros, incluso entre cotos vecinos y entre diferentes zonas de un mismo coto (Nadal 1998). Existen muchos factores que determinan la densidad de las poblaciones: el clima, la presión cinegética (cazadores y furtivos), la abundancia de los depredadores, la cobertura vegetal (tipo, proporción e interpersión), las prácticas agrícolas y ganaderas (cultivos, xenobióticos, fuego, pastoreo), los competidores, los parásitos, las enfermedades, las sueltas de perdices de granja y la competencia entre los individuos de la propia población (Nadal 1989a). Los estudios que comparan las densidades de perdiz roja de diferentes áreas de estudio son muy numerosos. Con diferencia, los trabajos más frecuentes son los que evalúan la relación entre la abundancia de la perdiz roja y las características del hábitat (Lucio & Purroy 1985, Rands 1986, Lucio 1991b, Meriggi *et al.* 1991, 1992, Peiró *et al.* 1992, Borralho *et al.* 1998, 1999, 2000, Bravo y Peris 1998, Nadal *et al.* 1990, Fortuna 2002, Gortázar *et al.* 2002, Junco & Kilchenmann 2003, Peiró & Seva 2003, Tapia & Domínguez 2007, Buenestado *et al.* 2008, Duarte *et al.* 2011, Meriggi *et al.* 2011, Delibes-Mateos *et al.* 2012, Acevedo & Delibes-Mateos 2013, García *et al.* 2014). Hay algunos estudios, en los que aparte de la relación entre la abundancia de la perdiz roja y el hábitat, también se aborda la relación con la abundancia de los depredadores (Herranz *et al.* 2000) o la asociación con algunas variables climáticas (Peiró & Seva 1993a, Ranoux 1998, Fernández-Manso *et al.* 2002, Villanúa *et al.* 2005, Vargas *et al.* 2006b, Blanco-Aguiar 2007, Farfán *et al.* 2009, Peiró & Blanc 2011). Los trabajos más recientes incorporan comparaciones entre las densidades de áreas con diferentes características económicas, en lo que a objetivos de rentabilidad se

refiere (cotos sociales, comerciales e intensivos), desiguales modelos de gestión (mayor o menor intensidad de sueltas de perdiz de granja, de control de depredadores y de utilización de comederos y bebederos artificiales) y distintas presiones y modalidades cinegéticas (Arroyo *et al.* 2012, Díaz-Fernández *et al.* 2012, 2013). Sin embargo, en ninguno de esos estudios se evalúa la relación entre la abundancia y otras variables intrínsecas de la población. Y eso es precisamente lo que aporta este estudio, en el que se analiza la relación entre la abundancia postreproductora (expresada por el rendimiento cinegético) y algunas de las principales variables que caracterizan a la población, como son la composición en distintos grupos de edad y sexo (razones de edades y sexos) y la cronología de eclosiones de los pollos y de la muda postnupcial de los adultos. Variables poblacionales obtenidas, todas ellas, a partir de las características morfológicas y biométricas de los numerosos ejemplares analizados, y dependientes de la disponibilidad de recursos y por tanto de la meteorología y la gestión cinegética.

*El primer objetivo de este capítulo consiste en evaluar cómo la abundancia postreproductora de la población de Las Ensanchas cambia con el transcurso de los años, así como en determinar en qué medida están implicadas las variables meteorológicas y poblacionales en esos cambios anuales. El segundo objetivo se centra en el estudio de la variabilidad espacial de la abundancia en los diferentes cuarteles de la finca. No se pretende realizar un estudio sobre la selección del hábitat, sino detectar qué variables descriptoras del hábitat son las que mejor explican las abundancias registradas en los diferentes cuarteles de caza de la finca.*

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **El rendimiento cinegético**

Durante el periodo de estudio, en la finca Las Ensanchas se ha practicado la misma modalidad de caza, y la presión cinegética se han mantenido prácticamente constante a lo largo de las temporadas de caza. Por tanto, el rendimiento cinegético resulta un excelente indicador de la abundancia de las poblaciones de perdiz roja en la finca. El rendimiento cinegético se ha expresado como el número de perdices capturadas por hectárea y temporada de caza (rendimiento anual). Cada año, se han calculado los rendimientos totales de la finca, y los rendimientos parciales de los siete cuarteles de caza menor.

### **La variabilidad interanual del rendimiento cinegético**

En primer lugar se ha evaluado si los promedios del rendimiento cinegético anual de la finca varían significativamente a lo largo de los años de estudio. Para ello se ha utilizado la prueba no paramétrica de Wilcoxon/Kruskal-Wallis, con la que se han contrastado los valores de los rendimientos anuales obtenidos en los diferentes puntos de muestreo (cuarteles de caza) a lo largo de los 14 años de estudio. Tras constatar la variabilidad interanual del rendimiento cinegético de la finca, y atendiendo al tamaño de muestra de cada grupo, se ha empleado la prueba de Wilcoxon de cada par, para comparar los promedios de los rendimientos de cada pareja de años. También se ha contrastado el promedio de cada año, respecto al promedio conjunto de todos los años. Para ello se ha utilizado un análisis de medias de rangos transformados (ANOM-TR), con un nivel de significación de 0,05. Se han representado gráficamente los valores individuales, así como los promedios, mínimos, máximos y cuartiles de los rendimientos cinegéticos de cada año. Además se ha señalado el promedio conjunto del rendimiento cinegético de todos los años.

### **La asociación entre el rendimiento cinegético y las variables meteorológicas y poblacionales anuales**

Una vez confirmada la variabilidad interanual del rendimiento cinegético, se ha evaluado si existe alguna relación entre el rendimiento cinegético anual de la finca y la demografía de la población y/o las condiciones meteorológicas anuales. Para ello se ha utilizado una regresión múltiple, cuyas variables independientes son las razones anuales de edades y sexos, la cronología anual de las eclosiones de los pollos y la muda de los adultos, y las variables meteorológicas que mejor se asocian con los valores anuales de los rendimientos cinegéticos (seleccionadas a partir de los resultados previos obtenidos en los capítulos de biometría, estructura y fenología). La estación meteorológica de referencia ha sido la de Torre

de Juan Abad Terceras, obteniéndose la información a través de Agencia Estatal de Meteorología del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Posteriormente, se han evaluado los efectos parciales de las variables significativas sobre el rendimiento, tanto de los índices poblacionales, como de las variables de precipitación y/o temperatura. Para ello se han utilizado regresiones múltiples o simples, en función del número de variables independientes implicadas en los contrastes.

Los modelos se han realizado con tres tipos de rendimientos cinegéticos anuales, calculados a partir de: (a) todas las perdices capturadas, (b) los juveniles capturados y (c) los adultos capturados. Para cada grupo de edad, también se han realizado contrastes específicos para machos y hembras.

### **La variabilidad espacial del rendimiento cinegético en los cuarteles de caza**

Se ha evaluado el rendimiento cinegético anual de los siete cuarteles de caza menor de la finca. Mediante la prueba de rangos de Wilcoxon/Kruskal-Wallis se ha examinado la significación de diferencias entre las medias de los rendimientos cinegéticos de los cuarteles de caza obtenidos a lo largo del periodo de estudio. Con la prueba de Wilcoxon para cada par, se han comparado las medias de cada pareja de cuarteles. Mediante un análisis de medias de rangos transformados (ANOM-TR), se ha comparado el promedio de cada cuartel de caza, respecto al promedio conjunto de todos los cuarteles, con un nivel de significación de 0,05. Se han representado gráficamente los puntos de los valores individuales, y se han señalado los promedios, mínimos, máximos y los cuartiles de los rendimientos cinegéticos de cada cuartel de caza. Para cada caso, también se ha indicado el promedio conjunto del rendimiento cinegético de todos los sectores.

### **La asociación entre el rendimiento cinegético y las características del hábitat**

Tras constatar las diferencias en los rendimientos cinegéticos de los cuarteles de caza, se ha evaluado si existe alguna relación entre las características del hábitat de cada sector y su rendimiento cinegético anual. En primer lugar y mediante la técnica de regresión múltiple progresiva se han escogido los índices (previamente normalizados) más representativos de cada una de las variables descriptoras del hábitat. Posteriormente, se ha aplicado otra regresión múltiple para evaluar el efecto conjunto de las variables que presentan una influencia más significativa sobre el rendimiento cinegético. Finalmente, a partir de los resultados obtenidos se ha elaborado un índice de calidad del hábitat específico para la finca.

La caracterización del hábitat se ha realizado a partir de la transferencia de los datos de campo a ortofotomapas a escala 1:5000 de la finca. Se han identificado y señalado: (1) los cuarteles de caza; (2) los usos del suelo (parcelas agrícolas de cereal, olivar, vegetación natural, charcas, pantanos, cañada y edificios); (3) las márgenes sembradas o *beetle banks* (anchas, medianas y estrechas según su anchura fuera superior, igual o inferior a los dos metros respectivamente); (4) las principales líneas (caminos, carreteras, cursos de agua y cortafuegos) y (5) los elementos artificiales para el aporte suplementario de agua y comida (comederos y bebederos artificiales). La fotointerpretación de las clases de vegetación y la digitalización de todos los elementos gráficos se llevó a cabo en el marco de un Proyecto Final de Carrera, realizado conjuntamente por el Departamento de Producción Animal y el Departamento de Medio Ambiente y Ciencias del Suelo de la ETSEA de la Universidad de Lleida (Díaz 2004). Una vez digitalizada la base de datos de campo, se han construido índices simples de calidad del hábitat, asociados a diferentes variables ecológicas.

## RESULTADOS

### La variabilidad interanual del rendimiento cinegético

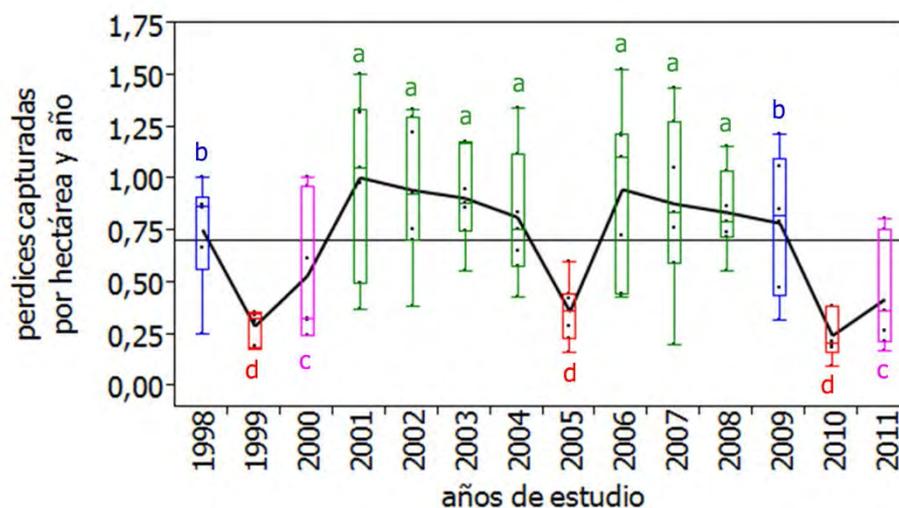
El rendimiento cinegético anual de la finca presenta un valor promedio de 0,7 perdices por hectárea. Los rendimientos anuales varían significativamente a lo largo de las 14 temporadas estudiadas (N=94; gl=13;  $\chi^2=44,45$ ;  $p<0,0001$ ). Las comparaciones de medias realizadas por el ANOM-TR, señalan que únicamente los rendimientos de 1999 y de 2010 difieren significativamente del promedio conjunto, resultando inferiores a éste. Los promedios anuales oscilan entre 0,25 y 1,01 perdices/ha, registrados en 2010 y 2001 respectivamente. Atendiendo a los rangos de los promedios de los rendimientos cinegéticos podemos distinguir cuatro grupos, uno presenta valores por encima del promedio conjunto, otro tiene valores próximos a la media global y los dos restantes están por debajo (Tabla 127 y Figura 152). Las comparaciones realizadas por la prueba de Wilcoxon entre cada pareja de años, señalan diferencias significativas en el 41% de los casos (Figura 153).

**Tabla 127:** Agrupación de los años en función del valor del promedio del rendimiento cinegético (perdices capturadas por hectárea y año).

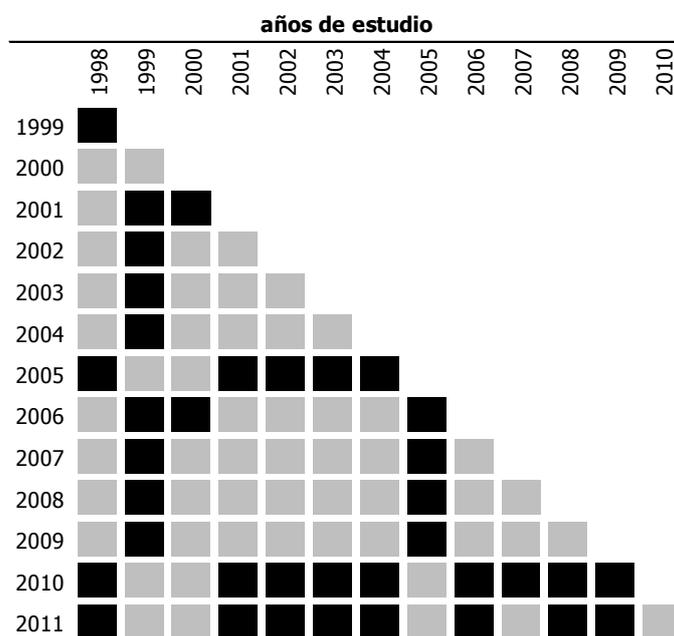
grupo	rango del promedio	años (orden decreciente promedio)
a	$\geq 0,80$	2001-2006-2002-2003-2007-2008-2004
b	0,61-0,80	2009-1998
c	0,41-0,60	2000-2011
d	$\leq 0,40$	2005-1999-2010

**Nota:** los promedios de los años del mismo grupo no presentan diferencias significativas entre ellos.

**Figura 152:** Rendimientos cinegéticos anuales expresados en perdices capturadas por hectárea. Para cada año se indican los valores individuales, mínimos, máximos y cuartiles de los rendimientos cinegéticos. La línea gruesa conecta los promedios de cada año y la línea paralela al eje de abscisas señala el promedio conjunto de todos los años. Las letras indican grupos homogéneos (ver leyenda en Tabla 127).



**Figura 153:** Representación gráfica de los resultados obtenidos en la prueba no paramétrica de Wilcoxon para las comparaciones de los rendimientos cinegéticos de cada par de años de estudio. Las celdas se han sombreado en gris cuando las parejas de años contrastados no presentan diferencias significativas, y en negro cuando sí las presentan ( $p < 0,05$ ).



### La asociación entre el rendimiento cinegético y las variables meteorológicas y poblacionales anuales

El rendimiento cinegético anual de la finca, como buen indicador de la abundancia de las poblaciones, está estrechamente relacionado con la demografía de la población y con las condiciones meteorológicas de cada año. La combinación de los índices poblacionales (razón de edades, razón de sexos totales, porcentaje de nacimientos durante 16-25 VI y porcentaje de hembras y machos adultos en muda activa hasta 7 XI) y las variables meteorológicas seleccionadas (precipitaciones acumuladas desde el inicio del año hasta abril, y promedio de las temperaturas medias de abril y mayo) explica el 92% de la variabilidad anual del rendimiento cinegético (perdices capturadas por hectárea y año). En este modelo, la cronología de la muda de los adultos y la de las eclosiones de los juveniles, son las variables que más tarde se incorporan, lo que resulta lógico, al tratarse de las capturas conjuntas de los dos grupos de edad. Una vez excluidas, el resto de variables del modelo explican el 85% de la variabilidad. La razón de edades es la siguiente variable en incorporarse al modelo. De hecho, al prescindir de ella, el coeficiente de determinación del nuevo modelo es prácticamente igual al del modelo anterior ( $R^2=0,84$ ). La razón de sexos totales tiene menos efecto sobre el rendimiento anual que las dos variables meteorológicas, ya sea de manera conjunta o particular. Individualmente, las tres variables (RST, prec I-IV y  $T^a$  med IV-V) presentan una relación significativa con el rendimiento cinegético anual. Cuanto menores son los valores de la razón de sexos y más se acercan al valor 1 de equilibrio, mayores son los rendimientos cinegéticos. Cuanto mayor es la precipitación acumulada hasta abril y menos elevadas son las temperaturas de abril y mayo, mayores son los rendimientos cinegéticos (Tabla 128, Figura 154 y Figura 155).

El análisis detallado de los rendimientos anuales por grupos de edad, señala que los efectos parciales de las variables poblacionales y meteorológicas no son los mismos en los juveniles que en los adultos. En el caso de los juveniles, el modelo construido a partir de las dos razones (RE y RSJ), la cronología de las eclosiones y las dos variables meteorológicas (prec I-IV y  $T^a$  med IV-V) explica el 90% de la variabilidad anual de las capturas de juveniles por hectárea y año. La temperatura y la cronología de las eclosiones son las últimas variables en incorporarse al modelo, aunque individualmente la cronología de las eclosiones se asocia significativamente con el rendimiento. El efecto conjunto de la precipitación acumulada hasta abril y de las dos razones (edades y sexos de los juveniles) explica el 81% de la

variabilidad anual del rendimiento de los juveniles. La combinación de la precipitación con cualquiera de las razones, ya sea la de edades o la de sexos de los juveniles, explica el 75% de la variabilidad. Cuanto más elevada es la precipitación acumulada hasta abril, la razón de edades y la proporción de eclosiones intermedias (16-25 VI) mayores son las capturas de juveniles por hectárea y año ( $R^2=0,70$ ,  $R^2=0,59$  y  $R^2=0,31$  respectivamente). En los contrastes detallados para las hembras y machos juveniles, se observan las mismas tendencias que en el total de los juveniles, y en general se obtienen coeficientes de determinación similares a los de éstos. Además puede apreciarse que la influencia de la razón de edades sobre el rendimiento de los juveniles es mayor en los machos ( $R^2=0,62$ ) que en las hembras ( $R^2=0,55$ ). Sucede lo contrario con la razón de sexos y la cronología de eclosiones, que se asocian significativamente con el rendimiento anual de las hembras juveniles ( $R^2=0,31$  y  $R^2=0,40$  respectivamente), pero no con el de los machos (Tabla 128, Figura 154 y Figura 155).

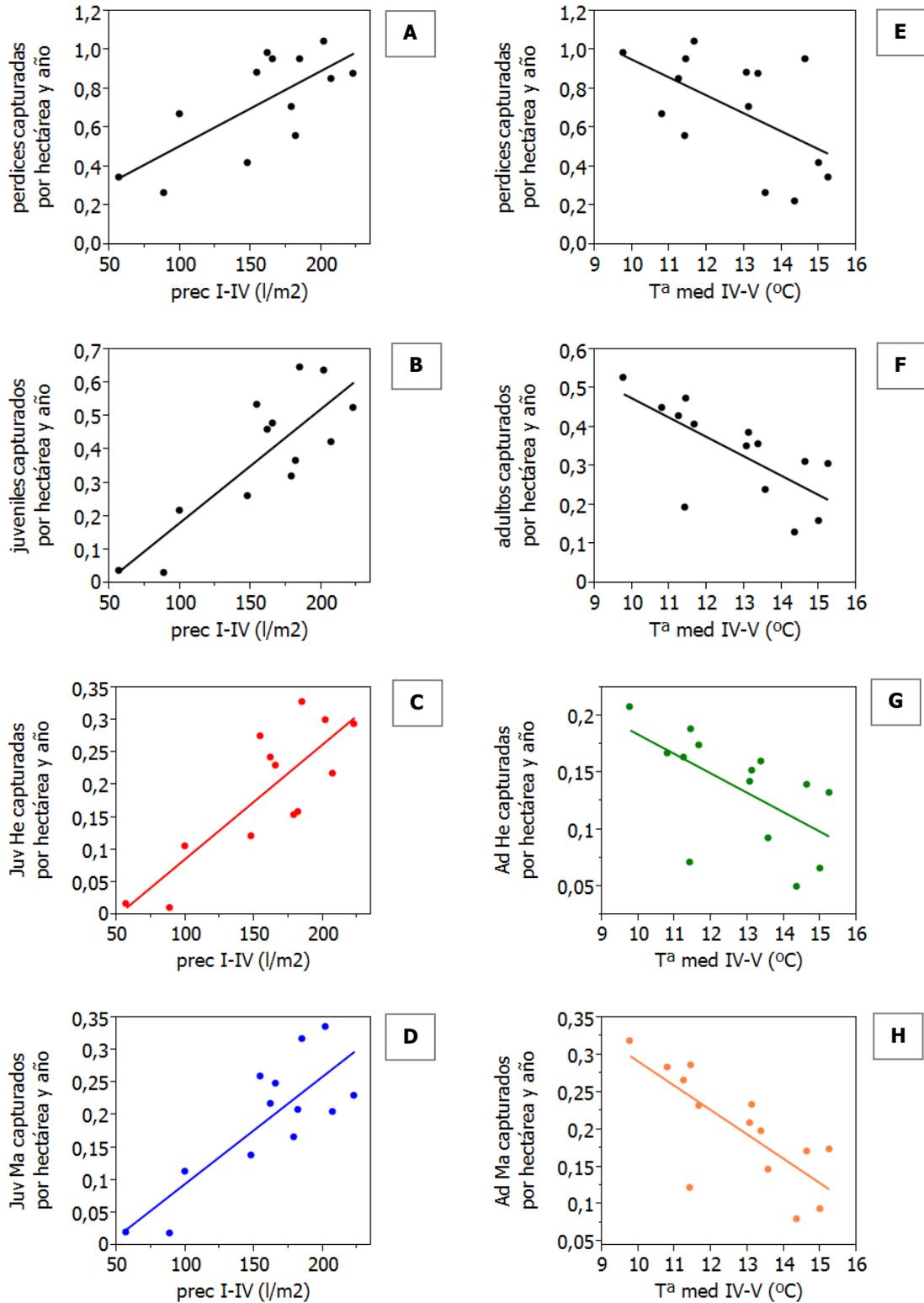
En el caso de los adultos, el modelo construido a partir de las dos razones (RE y RSA), de la cronología de la muda de las hembras y machos adultos, y de las dos variables meteorológicas (prec I-IV y  $T^a$  med IV-V) explica el 90% de la variabilidad anual de las capturas de adultos por hectárea y año. En los adultos sucede lo contrario que en los juveniles, la precipitación es la última variable que se incorpora al modelo, de hecho, al excluirla del mismo, el coeficiente de determinación del nuevo modelo no varía respecto al del modelo anterior. Le siguen la cronología de la muda de los machos y hembras adultas y la razón de edades. Individualmente, ninguna de las variables anteriores se relaciona significativamente con el rendimiento. La combinación de la temperatura de abril-mayo con la razón de sexos de los adultos explica el 71% de la variabilidad del modelo. Particularmente, la única variable que se asocia significativamente con las capturas de adultos por hectárea y año, es el promedio de la temperatura media de los meses de abril y mayo. Cuanto menos elevadas son las temperaturas medias de abril y mayo, mayores son los rendimientos cinegéticos de los adultos ( $R^2=0,49$ ). Los análisis particulares de las hembras y machos adultos, señalan el mismo tipo de asociaciones que los observados en los análisis del total de adultos. Aunque se observa que los modelos de las hembras adultas son capaces de explicar mayor porcentaje de variabilidad que los modelos de los machos adultos. Excepto cuando se evalúa individualmente la temperatura, cuyo efecto sobre el rendimiento de los adultos, es bastante mayor en los machos ( $R^2=0,57$ ) que en las hembras ( $R^2=0,37$ ) (Tabla 128, Figura 154, y Figura 155).

**Tabla 128:** Modelos de regresión múltiple y simple que estiman el efecto conjunto e individual de las variables meteorológicas y poblacionales sobre el rendimiento cinegético anual de la finca, para el total de perdices capturadas, para los juveniles y para los adultos (totales, hembras y machos).

variable dependiente	variables independientes*	modelo completo				
		N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob>F
perdices capturadas por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 5; 6; 7	13	7	0,92	8,65	0,0152
	1; 2; 3; 4; 5	13	5	0,90	13,11	0,0019
	1; 2; 3; 4	13	4	0,85	11,00	0,0025
	1; 2; 4	13	3	0,84	16,21	0,0006
	1; 2	13	2	0,62	8,01	0,0084
	1	13	1	0,52	12,03	0,0053
	2	14	1	0,31	5,29	0,0403
	4	14	1	0,31	5,44	0,0380
juveniles (machos+hembras) capturados por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 5	13	5	0,90	12,20	0,0024
	1; 3; 4; 5	13	4	0,83	9,99	0,0033
	1; 3; 4	13	3	0,81	13,20	0,0012
	1; 3	13	2	0,75	15,30	0,0009
	1; 4	13	2	0,75	14,91	0,0010
	1	13	1	0,70	25,08	0,0004
	3	14	1	0,59	17,57	0,0013
	5	14	1	0,31	5,38	0,0388
hembras juveniles capturadas por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 5	13	5	0,89	10,82	0,0034
	1; 3; 4; 5	13	4	0,85	11,16	0,0023
	1; 3; 4	13	3	0,83	14,70	0,0008
	1; 4	13	2	0,75	14,91	0,0010
	1; 3	13	2	0,73	13,32	0,0015
	1	13	1	0,69	24,50	0,0004
	3	14	1	0,55	14,50	0,0025
	5	14	1	0,40	7,91	0,0157
machos juveniles capturados por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 5	13	5	0,87	9,17	0,0056
	1; 3; 4; 5	13	4	0,81	8,26	0,0061
	1; 3; 4	13	3	0,78	10,93	0,0023
	1; 3	13	2	0,76	15,65	0,0008
	1; 4	13	2	0,69	11,38	0,0027
	1	13	1	0,67	22,70	0,0006
	3	14	1	0,62	19,94	0,0008
	adultos (machos+hembras) capturados por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 6; 7	13	6	0,90	9,32
2; 3; 4; 6; 7		14	5	0,90	14,72	0,0007
2; 3; 4; 6		14	4	0,86	13,83	0,0007
2; 3; 4		14	3	0,82	14,93	0,0005
2; 4		14	2	0,71	13,17	0,0012
2		14	1	0,49	11,63	0,0052
hembras adultas capturadas por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 6	13	5	0,85	7,76	0,0090
	2; 3; 4; 6	14	4	0,88	16,29	0,0004
	2; 3; 4	14	3	0,84	17,65	0,0003
	2; 4	14	2	0,74	15,59	0,0006
	2	14	1	0,37	6,90	0,0221
machos adultos capturados por hectárea y año	1; 2; 3; 4; 7	13	5	0,80	5,54	0,0221
	2; 3; 4; 7	14	4	0,81	9,48	0,0028
	2; 3; 4	14	3	0,81	13,94	0,0007
	2; 4	14	2	0,69	12,37	0,0015
	2	14	1	0,57	15,65	0,0019

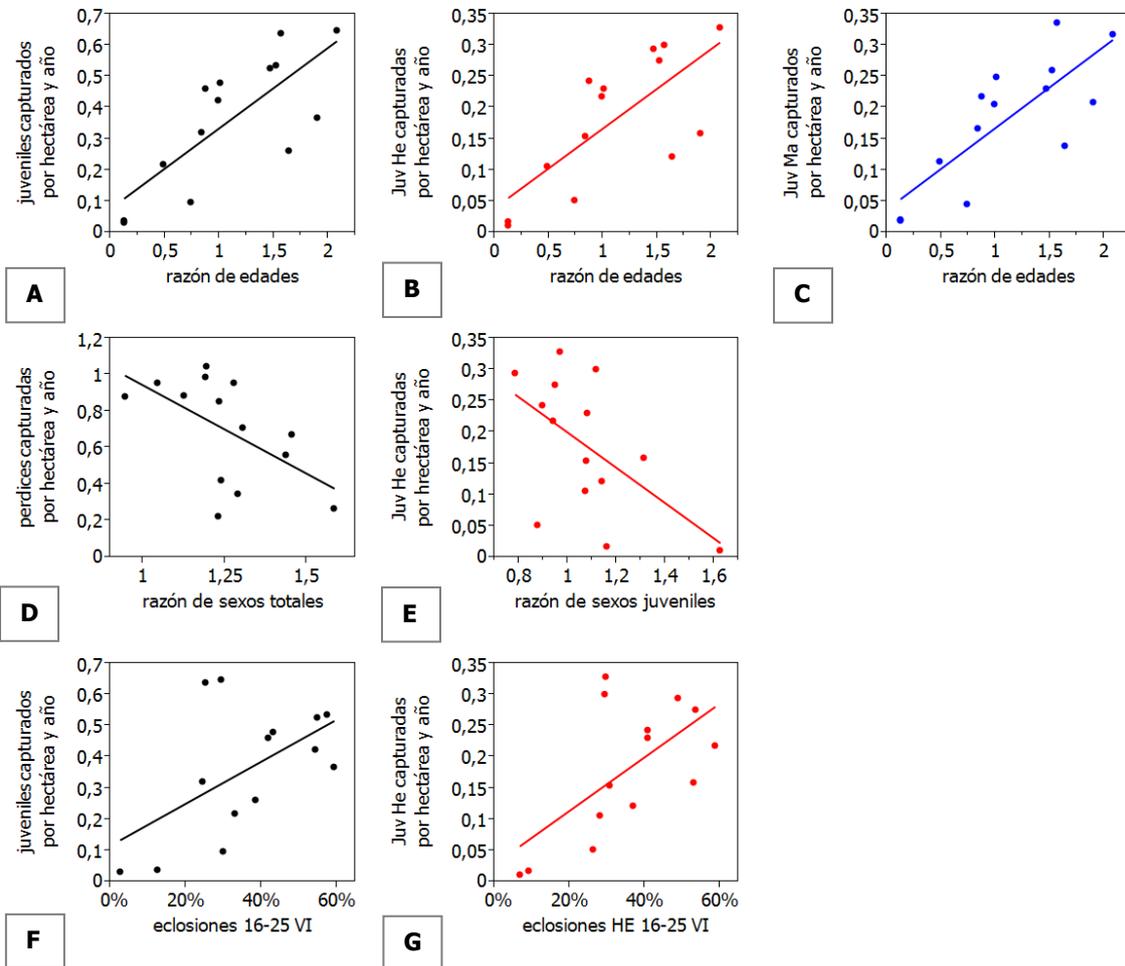
\***Variables independientes:** **1:** prec I-IV (precipitación acumulada de enero a abril); **2:** T<sup>a</sup> med IV-V (promedio de la temperatura media de abril y mayo); **3:** RE (razón de edades); **4:** RS (razón de sexos totales, razón de sexos de los juveniles o razón de sexos de los adultos); **5:** eclosiones del 16-25 VI; **6:** hembras adultas en muda activa a 7 XI; **7:** machos adultos en muda activa a 7 XI.

**Figura 154:** Asociaciones significativas entre el rendimiento cinegético y las variables meteorológicas anuales. Efecto de la precipitación sobre las capturas totales (A), las de juveniles (B), las de hembras juveniles (C) y las de machos juveniles (D). Efecto de la temperatura sobre las capturas totales (E), las de adultos (F), las de hembras adultas (G) y las de machos adultos (H).



**Juv He:** juvenil hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho; **Ad He:** adulto hembra  
**prec I-IV:** precipitación acumulada desde el inicio del año hasta el final de abril  
**Tª med IV-V:** promedio de las temperaturas medias de los meses de abril y mayo

**Figura 155:** Asociaciones significativas entre el rendimiento cinegético y las variables de estructura y fenología poblacional anuales. Efecto de la razón de edades sobre las capturas totales (A), las de juveniles (B) y las de hembras juveniles (C). Efecto de la razón de sexos sobre las capturas totales (D) y las de hembras juveniles (E). Efecto de la cronología de las eclosiones sobre las capturas de juveniles (F) y de hembras juveniles (G).



**Juv He:** juvenil hembra; **Juv Ma:** juvenil macho; **Ad Ma:** adulto macho; **Ad He:** adulto hembra  
**eclosiones 16-25 VI:** eclosiones registradas durante la primera decena posterior al 15 de junio

## La variabilidad espacial del rendimiento cinegético en los cuarteles de caza menor

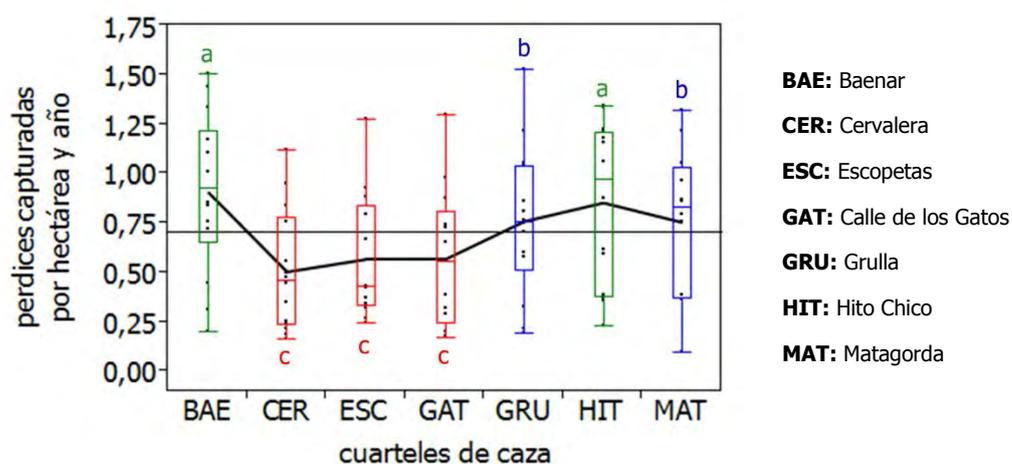
Los rendimientos cinegéticos de los siete cuarteles de caza difieren significativamente entre sí ( $N=94$ ;  $gl=6$ ;  $\chi^2=13,24$ ;  $p=0,0393$ ), pero ninguno de ellos lo hace respecto al promedio global de la finca (ANOM-TR). Los promedios de los rendimientos cinegéticos de los cuarteles oscilan entre 0,51-0,91 perdices capturadas por hectárea y temporada de caza, valores obtenidos en Cervalera y Baenar respectivamente. Atendiendo a los rangos de los promedios de los rendimientos cinegéticos de los cuarteles podemos distinguir tres grupos, uno con valores por encima del promedio conjunto de la finca, otros con valores próximos y un tercero con valores por debajo de a la media global (Tabla 129 y Figura 156).

**Tabla 129:** Agrupación de los cuarteles de caza en función del valor del promedio del rendimiento cinegético (perdices capturadas por hectárea y año).

grupo	rango del promedio	cuarteles (orden decreciente promedio)
a	> 0,8	Baenar - Hito Chico
b	0,6-0,8	Grulla - Matagorda
c	≤ 0,6	Escopetas - Calle de los Gatos - Cervalera

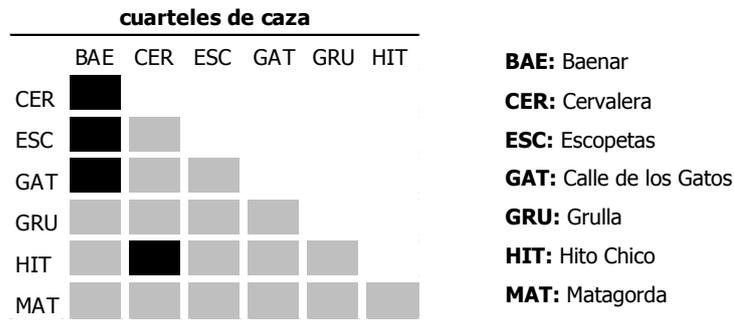
**Nota:** los promedios de los cuarteles del mismo grupo no presentan diferencias significativas entre ellos.

**Figura 156:** Rendimientos cinegéticos de los cuarteles expresados en perdices capturadas por hectárea y año. Para cada cuartel se indican los valores individuales, mínimos, máximos y cuartiles de los rendimientos cinegéticos. La línea gruesa conecta los promedios de cada cuartel y la línea paralela al eje de abscisas señala el promedio conjunto de todos los cuarteles. Las letras indican grupos homogéneos (ver leyenda en Tabla 129).

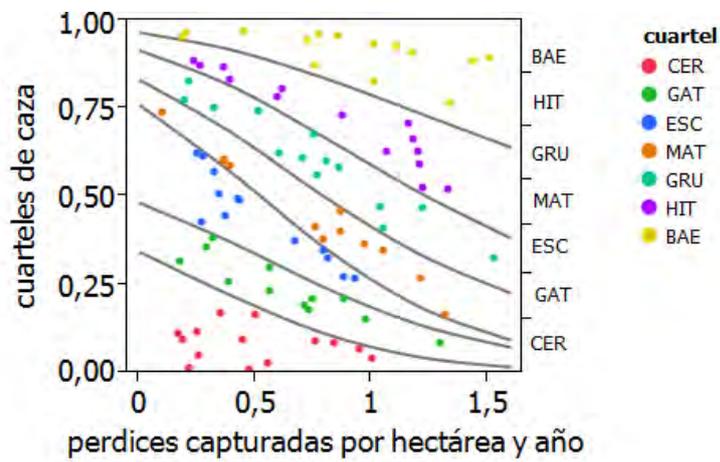


Las comparaciones realizadas por la prueba de Wilcoxon para cada pareja de cuarteles, sólo señalan diferencias significativas en el 19% de las combinaciones. El promedio de los rendimientos cinegéticos registrados en Baenar (0,91 perdices/ha) es significativamente superior a los obtenidos en Cervalera, Escopetas y Calle de los Gatos (0,51-0,60 perdices/ha). A su vez, el promedio de Cervalera es significativamente inferior al registrado en Hito Chico (0,85 perdices/ha). En el resto de cuarteles no se han detectado diferencias significativas (Figura 157). La regresión logística constata que la probabilidad de capturar perdices por unidad de tiempo y espacio (hectárea y año) varía significativamente entre los cuarteles de caza ( $N=93$ ;  $gl=6$ ;  $\chi^2=15,04$ ;  $p=0,0200$ ) (Figura 158).

**Figura 157:** Representación gráfica de los resultados obtenidos en la prueba no paramétrica de Wilcoxon para las comparaciones de los rendimientos cinegéticos de cada par de cuarteles de caza. Las celdas se han sombreado en gris cuando las parejas de cuarteles contrastados no presentan diferencias significativas y en negro cuando sí las presentan ( $p < 0,05$ ).



**Figura 158:** Probabilidad de capturar perdices (por unidad de tiempo y espacio) en función del cuartel de caza.



**BAE:** Baenar, **CER:** Cervalera, **ESC:** Escopetas, **GAT:** Calle Gatos, **GRU:** Grulla, **HIT:** Hito Chico y **MAT:** Matagorda

## La asociación entre el rendimiento cinegético de los cuarteles y el hábitat

Los índices de las variables descriptoras del hábitat nos permiten cuantificar la calidad del hábitat de los diferentes cuarteles de la finca. En el modelo utilizado para evaluar la relación entre la calidad del hábitat de los cuarteles y su rendimiento cinegético se han utilizado cuatro índices: las *beetle bank* o márgenes sembradas totales (M tot), los ecotonos entre las parcelas agrarias de cereal, los olivos y la vegetación natural (E pov), los caminos (L cam) y los cursos de agua (L agua). A su vez, el rendimiento cinegético de cada cuartel se ha obtenido a partir del promedio de los rendimientos anuales registrados a lo largo del periodo de estudio. Durante el proceso de selección de los mejores índices de cada variable, se ha podido comprobar que individualmente, ninguno de ellos está relacionado significativamente con el rendimiento cinegético. Sin embargo, una vez combinados y tras un segundo proceso de selección, se ha obtenido un modelo significativo, que a partir de cuatro variables explica el 99% de la variabilidad de los rendimientos cinegéticos de los cuarteles de la finca (Tabla 130).

**Tabla 130:** Modelo reducido (introducción progresiva) de regresión múltiple que estima el efecto de un conjunto de variables descriptoras de la calidad del hábitat sobre el rendimiento cinegético.

variable dependiente	modelo completo				efecto variables independientes				
	N	gl	R <sup>2</sup>	F	prob > F	variable	gl	F	prob>F
rendimiento cinegético	7	4	0,99	44,18	0,0223	E pov	1	46,85	0,0207
						L agua	1	65,11	0,015
						L cam	1	24,58	0,0384
						M tot	1	19,94	0,0467

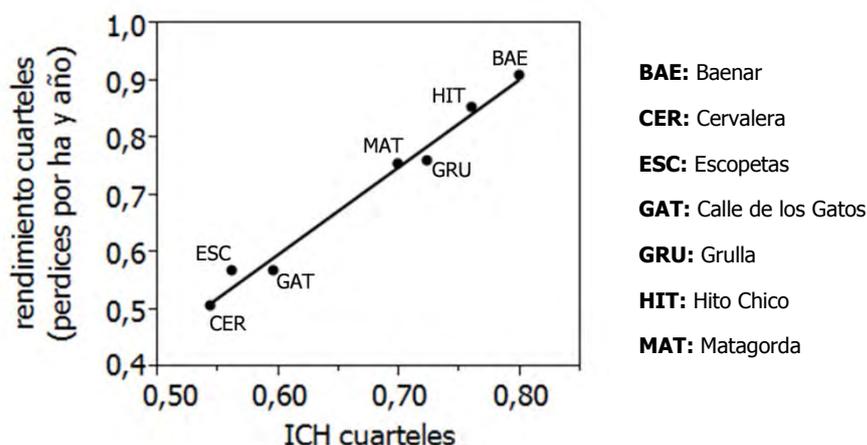
A partir de la ecuación obtenida en el modelo de regresión múltiple, se ha elaborado un índice de calidad del hábitat que integra y pondera las cuatro variables seleccionadas:

$$Y = -0,39 + (0,40 \times \text{ecotonos}) + (0,41 \times \text{márgenes}) + (0,46 \times \text{caminos}) + (0,37 \times \text{líneas de agua})$$

$$\text{ICH} = 0,25 \text{ ecotonos} + 0,25 \text{ márgenes} + 0,25 \text{ caminos} + 0,25 \text{ líneas de agua}$$

Al calcular el índice de calidad del hábitat (ICH) de cada uno de los sectores a partir de la fórmula anterior, éste se relaciona significativamente con su rendimiento cinegético (N=7; gl=1; F=308,25; p<0,0001; R<sup>2</sup>=0,98). Cuanto mayor es la calidad del hábitat, mayor es el rendimiento cinegético registrado (Figura 159).

**Figura 159:** Efecto de la calidad del hábitat (índice calidad del hábitat ICH) sobre el rendimiento cinegético (perdices capturadas por hectárea y año).



**ICH:** índice de calidad del hábitat = 0,25 ecotonos + 0,25 márgenes + 0,25 caminos + 0,25 líneas de agua

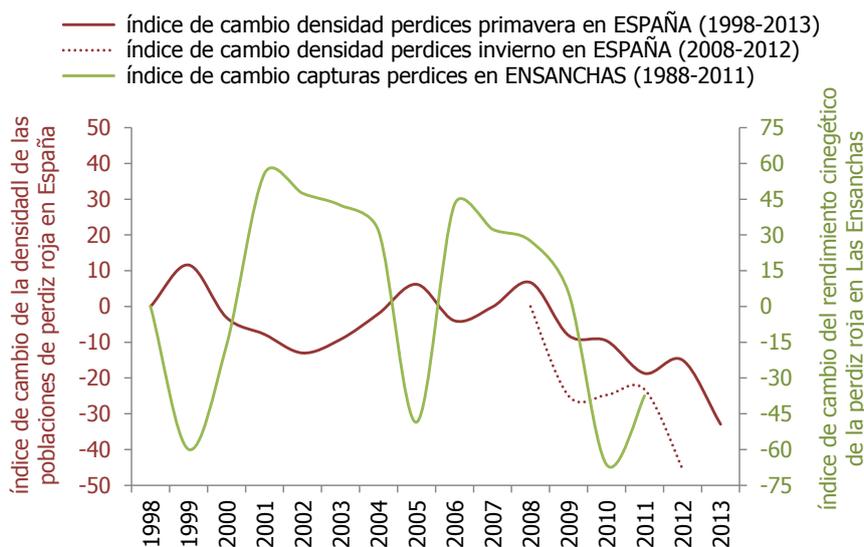
## DISCUSIÓN

### El rendimiento cinegético de Las Ensanchas y sus variaciones temporales y espaciales

El valor medio del rendimiento cinegético anual de Las Ensanchas para el periodo 1998-2011 es de 70,5 perdices/100 ha. Es una cifra que está muy por encima de las 3 perdices/100 ha de Castilla y León en 1991-2011 (Consultora de Recursos Naturales 2014), de las 4 perdices/100 ha de La Rioja en 1995-1999 (Gobierno de La Rioja 2003) o de las 14,4 perdices/100 ha de Andalucía en 1994-2002, incluso de las 40 perdices/100 ha registradas en las mejores comarcas cinegéticas del Sureste de esa comunidad (Vargas *et al.* 2006a). El rendimiento de la finca también es superior a los rendimientos estimados por Díaz-Fernández *et al.* (2012) en las fincas y cotos no intensivos del Centro peninsular durante 2005-2009 ( $33,1 \pm 34,1$  perdices /100 ha), donde a diferencia de Las Ensanchas sí se realizan sueltas de perdices de granja ( $13,5 \pm 31,8$  perdices/100 ha). Por lo tanto, no cabe duda de que la finca Las Ensanchas constituye un excelente ejemplo de una población silvestre de alta densidad.

El rendimiento cinegético de la finca oscila considerablemente a lo largo de los 14 años de estudio. El promedio de las diferencias entre dos años consecutivos es de  $26,2 \pm 21,5$  perdices/100 ha y la diferencia máxima registrada entre dos años no consecutivos es de 81,8 perdices/100 ha. El índice anual de cambio de la población respecto al año inicial (1998) refleja una población estable con oscilaciones periódicas, a diferencia de la tendencia global nacional, que señala un declive moderado de las poblaciones en primavera durante 1998-2013 y un declive fuerte de las poblaciones en invierno durante 2008-2012 (datos de los programas Sacre y Sacin de SEO/Birdlife 2013 respectivamente) (Figura 160). Para poder evaluar adecuadamente la tendencia demográfica de una población es indispensable disponer de series de datos temporales suficientemente largas. En caso contrario, podemos interpretar erróneamente que la población presenta un declive acusado cuando en realidad no lo tiene, o podemos considerar que no existe declive cuando sí lo hay, o que éste es mucho más moderado de lo que en realidad es. Por ejemplo, los programas de seguimiento primaveral de avifauna de SEO/Birdlife señalaban que la tendencia poblacional de la perdiz roja era muy estable en el periodo 1998-2006, sin embargo al ampliar el periodo de estudio hasta 2013 la tendencia describía un declive moderado.

**Figura 160:** Comparación de los índices de cambio de las poblaciones nacionales de perdiz durante los seguimientos en primavera e invierno, con el índice de cambio de la población de Las Ensanchas durante los seguimientos en la época de caza.



**Nota:** los datos de los índices de cambio de la densidad de perdices en primavera y en invierno proceden de los programas Sacre y Sacin de SEO/Birdlife (2013).

La variabilidad interanual de los rendimientos cinegéticos es un hecho habitual, registrado con anterioridad en diferentes poblaciones de perdiz roja peninsulares, al igual que la variabilidad interanual de las densidades primaverales, estivales y otoño-invernales (Tabla 131).

**Tabla 131:** Ejemplos de variaciones interanuales en la abundancia de las poblaciones ibéricas de perdiz roja.

área de estudio	periodo de estudio	fuelle
<b>VARIABILIDAD INTERANUAL DEL RENDIMIENTO CINEGÉTICO</b>		
León	1985-1987 (3)	Lucio 1989
Salamanca	1991-1993 (3)	Bravo & Peris 1998
Fuente Carrionas, Palencia	1985-1997 (13)	Junco 2002
Castilla y León	1991-2011 (11)	Consultora de Recursos Naturales 2014
Granada	1993-1998 (6)	Vargas 2004
España	1973-2002 (30)	Blanco-Aguiar 2007
<b>VARIABILIDAD INTERANUAL DE LA DENSIDAD PRIMAVERAL</b>		
León	1985-1987 (3)	Lucio 1989
Castilla y León	2004-2007 (4)	Nadal & Ponz 2007
Bajo Cinca, Huesca	1986,1989 (2)	Nadal <i>et al.</i> 1990
Alto Alentejo, Sur de Portugal	1992-1994 (3)	Borralho <i>et al.</i> 1999
España	1998-2013 (16)	SEO/Birdlife 2013b
<b>VARIABILIDAD INTERANUAL DE LA DENSIDAD ESTIVAL</b>		
Castilla y León	2004-2007 (4)	Nadal & Ponz 2007
Castilla y León	2011-2013 (3)	Nadal & Ponz 2013
Aragón	1998-2004 (7)	Villanúa <i>et al.</i> 2005
Centro peninsular	2006,2009 (2)	Díaz-Fernández <i>et al.</i> 2013
<b>VARIABILIDAD INTERANUAL DE LA DENSIDAD OTOÑO-INTERANAL</b>		
León	1985-1987 (3)	Lucio 1989
Palencia	1994, 1996-1997 (3)	Junco 2002
España	2008-2012 (5)	SEO/Birdlife 2013a

La variabilidad interanual del rendimiento cinegético de la población de perdiz roja de Las Ensanhas depende tanto de las variables meteorológicas como de las demográficas. Individualmente ninguna de las variables analizadas alcanza a explicar poco más del 50% de los cambios anuales en la abundancia postreproductora. Pero la combinación de dos variables meteorológicas (precipitación y temperatura) con las razones de edades y sexos permite explicar hasta el 85% de esa variabilidad interanual. Si además se añaden las variables relativas a la cronología de eclosiones de los pollos y de la muda de los adultos, el modelo resultante explica más del 90% de la abundancia anual registrada.

El efecto conjunto de las precipitaciones y la temperatura de los meses de primavera explica el 62% de la abundancia postreproductora de Las Ensanhas. Estudios previos ya habían señalado la influencia de la meteorología en la abundancia primaverales y estival de las poblaciones de perdiz. Pero los resultados respondían a diferencias climatológicas de las distintas unidades biogeográficas del área de estudio y no a diferencias meteorológicas anuales de una determinada zona (Peiró & Seva 1993a en la provincia de Alicante, Ranoux 1998 en el Massif Central de Francia, Villanúa *et al.* 2005 en Aragón, Peiró & Blanc 2011 en la Plaine Viticole du Bas-Languedoc de Francia).

Respecto a las variables poblacionales, ninguna de ellas tiene por sí sola, una elevada capacidad de predicción de la abundancia. La asociación anual entre la razón de edades y la abundancia postreproductora no resulta significativa en la población de Las Ensanhas, a diferencia de lo observado en otras poblaciones. Lucio & Sáenz De Buruaga (2002), tras evaluar la relación entre la razón de edades de septiembre y el rendimiento cinegético (capturas/100 ha) en dos cotos de Burgos y Soria durante cinco años, señalaron que las rentas de perdices dependían directamente de la producción de juveniles ( $R^2=0,85$ ). También Díaz-Fernández *et al.* (2013) detectaron que en las poblaciones de perdiz roja del Centro peninsular existía una relación positiva entre la razón de edades y la abundancia durante el periodo

estival ( $R^2=0,65$ ). Aunque en este caso, la asociación de las variables no era temporal (distintos años de estudio) sino espacial (33 cotos). Paradójicamente, al evaluar el efecto del año de estudio (2006 y 2009) los autores comprobaron que éste era significativo tanto para la razón de edades como para la abundancia, pero la relación era opuesta en las dos variables: la razón de edades del primer año era inferior a la del segundo, pero su abundancia era superior. En Las Ensanchas la abundancia de juveniles sí depende de la producción anual de la población ( $R^2=0,59$ ;  $p=0,0013$ ), pero la abundancia de los adultos no lo hace ( $R^2=0,02$ ;  $p=0,63$ ). Puesto que éstos últimos representan una proporción elevada del total de la población, es comprensible que la abundancia total no dependa significativamente de la producción anual ( $R^2=0,25$ ;  $p=0,07$ ). En las poblaciones poco productivas como la de Las Ensanchas, la abundancia no es tan sensible al fracaso reproductor como en las poblaciones más productivas. Mientras las primeras apenas doblan el tamaño poblacional después del periodo reproductor (razón de edades próxima a 1), las segundas pueden triplicarlo o cuadruplicarlo (razón de edades de 2 y 3 respectivamente). Por eso, el éxito reproductor resulta un buen predictor de la abundancia en las poblaciones de baja densidad y alta productividad, pero no lo es en las poblaciones de alta densidad y baja productividad. La razón de sexos es la variable poblacional que, una vez combinada con una o las dos variables meteorológicas, ejerce mayor influencia sobre la abundancia. Tal y como cabría esperar, a medida que disminuye la razón de sexos y por tanto el desequilibrio favorable a los machos, la abundancia postreproductora aumenta. Las cronologías de las eclosiones de los pollos y de la muda postnupcial permiten afinar el modelo de predicción. Cuanto más retrasadas van las eclosiones y la muda, mayor es la abundancia. Lo que resulta lógico, pues ese retraso suele estar provocado por una mayor proporción de puestas de gran tamaño, puestas dobles o puestas de restitución, que a la vez que alargan la duración de la parte final del periodo reproductor, incrementan el éxito reproductor, lo que se traduce en una mayor tamaño de la población.

La calidad del hábitat es un factor clave para comprender la dinámica de las poblaciones de perdiz roja y precisamente, en ella residen todos los fundamentos para establecer las posibles estrategias que conducen a una buena gestión de la especie. Los hábitats de buena calidad para la perdiz roja permiten que ésta desarrolle una eficacia biológica alta, es decir que tenga éxito reproductor y produzca excedentes poblacionales, y por tanto, se disponga de poblaciones estables y en expansión que puedan ser aprovechadas mediante la caza (Nadal 1998). Dentro de la variedad de hábitats en que puede encontrarse a la especie, la perdiz roja está especialmente ligada a los cultivos de secano donde se mezclan cereal, viñedo y olivar, junto a otros elementos típicos del paisaje agrícola como labrados, barbechos, pequeñas manchas de matorral y lindes (Casas *et al.* 2014). La gran heterogeneidad de la vegetación y del paisaje de Las Ensanchas proporciona todos esos elementos, salvo el viñedo, resultando por tanto un ambiente excepcional para la perdiz. No obstante, el hecho de que la abundancia postreproductora de la población varíe entre los diferentes cuarteles de caza de la finca, indica que algunos de ellos disponen de más o mejores elementos para satisfacer los requerimientos de la población. La combinación de la densidad de los ecotonos, las márgenes sembradas, los caminos y los cursos de agua es la clave para determinar la abundancia postreproductora de la población de Las Ensanchas. Estos índices describen la heterogeneidad del hábitat y la disponibilidad de agua, variables que se asocian positivamente con la abundancia de las poblaciones de perdiz roja y de otras especies de aves propias de los medios agrícolas (Rands 1986, Nadal 1989b, 1991, Lucio 1991b, Borralho *et al.* 1998, 1999, 2000, Tella *et al.* 1998, Fortuna 2002, Teillard *et al.* 2014). Las lindes son el hábitat de nidificación más seleccionado por la perdiz roja y el que menos pérdida de nidos registra (Rands 1988, Casas & Viñuela 2010), de ahí la importancia de las márgenes y los caminos. Los ecotonos entre las parcelas agrarias, los olivos y la vegetación natural están asociados a una gran heterogeneidad de vegetación y a una elevada densidad de insectos, por lo que cubren las necesidades de los adultos y los pollos. La disponibilidad de cursos de agua no sólo ofrece agua para beber, lo que en sí mismo ya resulta determinante en las zonas donde los veranos son calurosos y secos como en Las Ensanchas, sino que también proporciona comida succulenta en forma de vegetación verde y artrópodos, lo que favorece la supervivencia de juveniles y adultos (Degen *et al.* 1984, Borralho *et al.* 1998). En resumen, todos aquellos elementos que garantizan alimento y refugio a lo largos de las diferentes etapas del año son los que favorecen el éxito reproductor y la supervivencia de las perdices, y por tanto la sostenibilidad de la población.



## SÍNTESIS DE RESULTADOS

---

En las últimas décadas la caza de la perdiz roja en la modalidad de ojeo se realiza mayoritariamente con aves de granja, debido a que los beneficios obtenidos con la caza intensiva son mucho mayores que los conseguidos con el cuidado y aprovechamiento de las poblaciones silvestres. Esto ha llevado a la desaparición progresiva de la perdiz silvestre. Actualmente se desconoce en cuántos terrenos todavía quedan poblaciones silvestres de perdiz con altos rendimientos. No hay información científica que determine las características de las poblaciones de perdiz roja silvestre de alta densidad. Por esto es importante evaluar las poblaciones a partir los resultados de caza y obtener datos detallados sobre la biología y demografía de la especie en estado silvestre y de alta densidad. No existen seguimientos largos y continuos en el tiempo, que permitan comprender su dinámica poblacional. Ni tampoco hay una cuantificación de los parámetros biométricos, reproductores y poblacionales con suficiente tamaño como para ser robustos y fiables. En esta Tesis se ha estudiado durante 14 años la biometría, la demografía y la fenología de una población de perdiz roja, en una de las pocas fincas que todavía subsiste con un aprovechamiento extensivo de la perdiz silvestre.

En el capítulo I se ha establecido qué variables biométricas resultan más útiles para la determinación de la edad y el sexo de la perdiz roja a partir de muestras biológicas de las capturas y se ha evaluado la asociación que existe entre esas variables y si éstas varían temporal y espacialmente. Las variables biométricas permiten evaluar con un margen de error más que aceptable, la proporción de machos y hembras de una población, siempre y cuando se disponga de una muestra representativa de ésta. Además, no es indispensable examinar el ejemplar completo, pues las muestras biológicas permiten obtener las variables para asignar la edad y el sexo con las suficientes garantías. Primero debe determinarse la edad, y después asignar el sexo. Todas las parejas de variables biométricas analizadas presentan coeficientes de correlación y determinación positivos. En los cuatro grupos de edad y sexo, los promedios de las variables biométricas oscilan anualmente, aumentando o disminuyendo según los años. Los machos juveniles son los que presentan variaciones interanuales con mayor frecuencia y las hembras adultas las que lo hacen en menos ocasiones. En ninguna de las variables biométricas se observa que haya más de dos años consecutivos con promedios inferiores o superiores al promedio conjunto, del que no se alejan demasiado (0,5%-4,6%), a excepción del tamaño de los espolones de las hembras juveniles (67%). Los promedios anuales de las variables biométricas están relacionados con las precipitaciones y las temperaturas de primavera. La meteorología afecta en mayor medida a la biometría de las hembras que a la de los machos y a la de los juveniles que a la de los adultos. Los promedios de las variables biométricas varían según el lugar de procedencia de las perdices estudiadas. El peso es la variable que presenta una variabilidad espacial más grande y más diferente entre los grupos de edad y sexo, en el resto de variables las diferencias no superan el 2,5%.

En el capítulo II se ha evaluado detalladamente la dinámica temporal y espacial de la estructura de edades y sexos de una población de alta densidad del Campo de Montiel, en La Mancha. La razón global de edades de Las Ensanchas (1,07) describe una población poco productiva, aunque con una tasa de renovación suficiente para que los adultos sean sustituidos anualmente por los juveniles. La razón global de sexos (1,21) señala un predominio de los machos sobre las hembras, y por tanto una productividad potencial reducida. El equilibrio de las proporciones globales de sexos de los juveniles (1,01) amortigua ligeramente el desequilibrio de las proporciones globales de sexos de los adultos (1,47). La razón de edades (RE), la razón de sexos total (RST) y la razón de sexos de los juveniles (RSJ) varían a lo largo de los años de estudio, no lo hace la razón de sexos de los adultos (RSA). El 86% de las RE anuales difieren de la RE promedio, mientras que tan sólo un 14% de las RST y de las RSJ difieren de sus RS promedio. El 86% de las RE anuales muestran desequilibrios entre los grupos de edades, el predominio de los juveniles frente a los adultos es tan frecuente como el de los adultos frente a los juveniles. El 79% de las razones de RST anuales y el 100% de las RSA anuales señalan desproporciones entre sexos, siempre con una mayor presencia de machos. Sólo el 14% de las RSJ anuales indican desequilibrios entre sexos, una mitad favorables a los machos y la otra a las hembras. La variabilidad interanual de las razones detectada para el conjunto de la finca y de la temporada de caza también se ha observado en las razones de diferentes sectores y cuarteles de la finca, así como en las razones de diferentes etapas de la temporada (el primer y último día de caza). En general, las RE y RS globales de Las Ensanchas no varían entre el primer y último

día de la temporada de caza. Los análisis detallados para las temporadas han detectado pocas, pero algunas diferencias entre las RE del primer y último día de caza, también en la RSA. Lo mismo sucede en algunos sectores y cuarteles de la finca. Las RE y RS globales varían entre los diferentes sectores y cuarteles de caza de la finca, tanto en el conjunto de la temporada como en el primer y último día de caza. Los modelos poblacionales señalan que ninguna de las RE y RS anuales depende de las razones del año anterior. La RE del último día depende de la RE del primer día en el conjunto de la finca, en los sectores y en los cuarteles. En ninguna de las tres RS del conjunto de la finca se detecta dependencia entre las razones de la primera y la última cacería, sólo en algunos sectores y cuarteles, las RST del último día están estrechamente relacionadas con las del primero. Todas las asociaciones detectadas han sido positivas. Las RS de los diferentes sectores no están relacionadas entre ellas, sí lo están las RE, más entre los dos sectores Norte-Sur, que entre los dos sectores Este-Oeste, con coeficientes de correlación de 0,97 y 0,88 respectivamente. A escala más detallada, en los cuarteles de caza también se observa una asociación de las RE entre todos ellos, tanto entre los cuarteles del mismo sector, como entre los de sectores distintos. No se ha detectado ninguna dependencia entre la RE y la RS, la RE de un año no se asocia con la RSA de ese año ni con la del año anterior, así como tampoco lo hace con la RST del año anterior. Las razones de edades y sexos se relacionan con las precipitaciones y temperaturas anuales, especialmente con las de los meses de final del invierno y los de primavera. Las asociaciones son positivas en el caso de la RE y negativas en el caso de las RS. Todas las variables biométricas estudiadas, a excepción de los espolones, se relacionan con la estructura anual de la población, concretamente con la RE y/o la RSJ. La RE se asocia positivamente con el peso y negativamente con las longitudes de las rémiges primarias. La RSJ se relaciona positivamente con las longitudes del ala y de las rémiges primarias. Las asociaciones entre la estructura poblacional y las variables biométricas no son iguales en los cuatro grupos de edades y sexos. En los adultos, las asociaciones son menos frecuentes que en los juveniles y en éstos últimos, las de los machos son menos habituales que las de las hembras.

En el capítulo III se ha revisado y actualizado la metodología para la obtención de las curvas de eclosiones, se ha examinado si existen diferencias en la distribución de las fechas de los nacimientos de los pollos de los dos sexos y se han estudiado los cambios temporales y espaciales de las curvas de eclosiones, así como las variables que pueden estar implicadas en esas variaciones. Las curvas de eclosión-supervivencia representan la distribución en el tiempo de los nacimientos de los ejemplares juveniles que han sobrevivido hasta la temporada de caza. Si sólo se utilizan las fechas de nacimiento de los juveniles con rémiges primarias en proceso activo de muda, las eclosiones más tempranas quedan excluidas, por lo que las curvas de eclosiones no describen la cronología real de los nacimientos, sino una distribución más retrasada en el eje temporal. Este sesgo metodológico debe corregirse incorporando las fechas estimadas de nacimiento de los juveniles con muda acabada. En Las Ensanchas cuando no se aplica ninguna corrección, las eclosiones acumuladas a 15 de junio tan sólo ascienden al 17%, tras realizar una corrección parcial o total, los valores para esa misma fecha se elevan al 45% y al 51% respectivamente. En Las Ensanchas el pico máximo de eclosiones se produce antes de la segunda quincena de junio, posiblemente en la semana del 9 al 15 de junio y los nacimientos finalizan en la primera quincena de julio. En el conjunto del periodo de estudio existe un adelanto en las fechas de eclosión de los machos respecto a las hembras, aunque éste desfase nunca es superior a un día. Las curvas de eclosión-supervivencia oscilan anualmente, adelantándose o retrasándose en el calendario según los años, pues están relacionadas con las variables meteorológicas. Se han detectado diferencias entre las curvas de eclosión-supervivencia de las áreas estudiadas, tanto en los machos como en las hembras. El promedio del día de eclosión de Las Ensanchas está adelantado unos dos días respecto al de los otros cotos de la provincia, una semana del promedio de Huesca, 12-13 días del de Cuenca y unas dos semanas de los de Soria y Burgos. Las fechas de las eclosiones varían según la situación geográfica de las localidades de las distintas áreas estudio. La probabilidad de que los pollos eclosionen en un periodo temprano disminuye según aumenta la latitud y altitud de sus localidades de origen. Existe una asociación positiva entre el éxito reproductor (RE) de la población y el porcentaje de las eclosiones retrasadas.

En el capítulo IV se ha estudiado detalladamente el proceso de muda de las rémiges primarias de los adultos a lo largo de la temporada de caza, se han explorado las diferencias entre el proceso de los dos sexos, se han analizado los cambios en la fenología de muda de los distintos años y áreas de estudio y se han determinado algunas de las variables que intervienen en esos cambios. La proporción de perdices que mantienen activo el proceso de muda varía a lo largo de la temporada de caza. También lo hace la

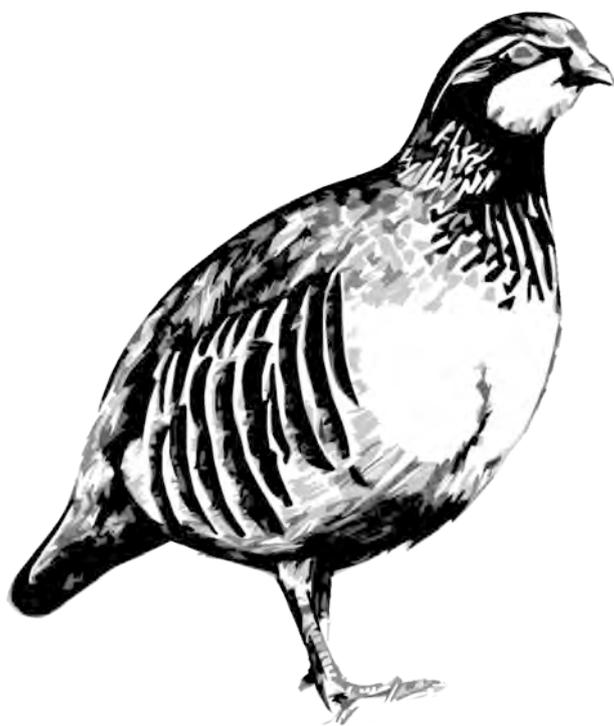
proporción de perdices que se encuentran en la fase de muda inicial, intermedia, final y acabada. Al igual que cambia la proporción de perdices que presentan la novena y la décima rémiges primarias con longitud inferior a la mitad de la longitud definitiva (inacabada corta), longitud superior a la mitad del promedio (inacabada larga) y longitud acabada. Al inicio de la temporada de caza el 76% de las perdices mantienen activo el proceso de muda, el 21% están en la etapa intermedia de muda y el 55% en la etapa final. El 20% de las perdices todavía tienen la P9 en crecimiento, aunque la pluma ya tiene una longitud superior a la mitad. El 76% tienen la P10 creciendo, el 7% con la longitud inferior a la mitad y el 69% con la longitud superior. A mediados de noviembre sólo el 2% están mudando y todas están en la etapa final de muda. Existe un retraso en el avance de la muda de las hembras adultas respecto a la de los machos, hasta la semana del 29 de octubre al 4 de noviembre. Los periodos de muda de los machos y hembras adultos oscilan anualmente, adelantándose o retrasándose en el calendario según la meteorología anual. Las precipitaciones y temperaturas de primavera explican conjuntamente el 63% y el 74% de la variabilidad interanual de la muda de machos y hembras adultas. En los dos sexos se han detectado diferencias en los estados de muda de las perdices de las áreas estudiadas. Durante el periodo del 14 de octubre al 7 de noviembre, la proporción de adultos que están en muda activa en Las Ensanchas es menor que la Burgos, Soria, Cuenca, Huesca e incluso otras fincas de Ciudad Real. La cronología de la muda de los adultos está relacionada con la situación geográfica de las áreas y las localidades de estudio. El modelo de regresión múltiple, elaborado a partir de la latitud y altitud de las áreas explica el 78% y el 71% de la variabilidad interanual del estado de muda de los machos y hembras adultas. En el mismo periodo de estudio, la probabilidad de encontrar perdices adultas en muda activa es superior en las localidades situadas a mayor latitud, tanto en machos como en hembras. En Las Ensanchas, las fechas de eclosión de los pollos y la cronología del proceso de muda de los adultos están estrechamente relacionadas, sobre todo en el caso de las hembras adultas. El porcentaje de perdices adultas que han finalizado la muda el 25 de octubre aumenta cuando el porcentaje de eclosiones tempranas (previas a la segunda quincena de junio) también lo hace. El modelo explica el 71% de la variabilidad interanual del estado de muda de las hembras y el 43% de la de los machos. La relación entre los procesos de cría y muda de las perdices de las Ensanchas es evidente. Los años en los que las eclosiones están más adelantadas coinciden mayoritariamente con los años de muda adelantada, del mismo modo que los años con eclosiones retrasadas lo hacen con los años de muda retrasada. Algo muy similar sucede con las variaciones regionales. Las áreas donde las eclosiones son más tempranas (respecto al promedio peninsular) son las mismas que registran las menores proporciones de adultos en muda activa durante mediados de octubre y comienzos de noviembre.

En el capítulo V se ha evaluado la variabilidad anual y espacial de la abundancia postreproductora de la población de Las Ensanchas, se ha determinado en qué medida están implicadas las variables meteorológicas y poblacionales en esos cambios anuales y se ha detectado qué variables descriptoras del hábitat son las que mejor se asocian con la abundancia de los diferentes cuarteles de caza de la finca. En Las Ensanchas se ha practicado siempre la misma modalidad de caza y la presión cinegética se ha mantenido prácticamente constante a lo largo de las temporadas; por tanto, el rendimiento cinegético resulta un excelente indicador de la abundancia de las poblaciones de perdiz roja en la finca. El valor medio del rendimiento cinegético anual de Las Ensanchas es de 0,70 perdices/ha, por lo que la finca constituye un excelente ejemplo de una población silvestre de alta densidad. Los rendimientos anuales varían a lo largo de los 14 años de estudio, oscilando entre 0,25 y 1,01 perdices/ha, aunque únicamente los rendimientos de dos años difieren del promedio conjunto, resultando inferiores a éste. El rendimiento cinegético anual de la finca, como buen indicador de la abundancia de las poblaciones, está estrechamente relacionado con la demografía de la población y con las condiciones meteorológicas de cada año. La combinación de los índices poblacionales y las variables meteorológicas explica el 92% de la variabilidad anual del rendimiento cinegético. El análisis detallado de los rendimientos anuales por grupos de edad señala que los efectos parciales de las variables poblacionales y meteorológicas no son los mismos en los juveniles que en los adultos. En las poblaciones poco productivas como la de Las Ensanchas, la densidad postreproductora no es tan sensible al fracaso reproductor como en las poblaciones más productivas. Los promedios de los rendimientos cinegéticos de los siete cuarteles de caza difieren entre sí, oscilando entre las 0,51-0,91 perdices capturadas por hectárea y temporada de caza. La combinación de cuatro de índices de las variables descriptoras del hábitat explica el 99% de la variabilidad de los rendimientos cinegéticos de los cuarteles de la finca. Esos índices son la densidad de (1) márgenes sembradas o *beetle banks*, (2) ecotonos entre las parcelas agrarias, olivos y vegetación natural, (3) caminos y (4) cursos de agua.



## CONCLUSIONES

---



### **La biometría** (capítulo I)

1. Se ha desarrollado un instrumento de alta precisión que permite determinar la edad y el sexo de la perdiz roja sin necesidad de examinar el ejemplar completo. Los valores de referencia de un área deben calcularse a partir de una serie larga de años y no deben extrapolarse a otras regiones.
2. Las variables biométricas utilizadas son directamente proporcionales entre sí, todas oscilan anualmente, más en los machos juveniles que en las hembras adultas, y se asocian con las precipitaciones y temperaturas de primavera.
3. La biometría de las perdices difiere entre las áreas estudiadas, el peso es el que presenta un rango de variación más amplio.

### **La estructura y la dinámica poblacional** (capítulo II)

4. La capacidad de carga de la finca está saturada. La similar proporción de juveniles y adultos describe una población poco productiva (RE 1,07). El predominio de los machos (RST 1,21), especialmente de los adultos (RSA 1,47) señala una productividad potencial reducida. Las proporciones de sexos de los juveniles están equilibradas (RSJ 1,01).
5. La estructura poblacional varía a lo largo de los años. Las RE y RS globales de la población no difieren entre la primera y la última cacería, pero algunas RE y RSA anuales sí cambian durante el transcurso de la temporada de caza.
6. La estructura de la población cambia entre los distintos sectores y cuarteles de la finca, sus RE están estrechamente relacionadas entre sí, pero las RS no muestran ningún tipo de asociación.
7. La estructura poblacional de un año no depende de la del anterior, sí lo hace de las precipitaciones y Tª anuales de los meses de final del invierno y los de primavera. Las asociaciones son positivas con las RE y negativas con las RS.
8. Todas las variables biométricas estudiadas, a excepción de los espolones, se relacionan con la estructura anual de la población. Las asociaciones de los índices poblacionales con la biometría de los adultos son menos frecuentes que con la de los juveniles, y en éstos últimos, las de los machos son menos habituales que las de las hembras.

### **La fenología de las eclosiones y de la muda postnupcial** (capítulos III-IV)

9. Para evitar que las curvas de eclosión-supervivencia subestimen las eclosiones tempranas es necesario considerar las fechas de los nacimientos de todos los juveniles, incluso las de aquellos que han finalizado la muda. Además debe corregirse previamente el sesgo metodológico provocado por el dimorfismo sexual o trabajar con cada sexo por separado.
10. Las curvas de eclosión-supervivencia oscilan anualmente, asociándose a las precipitaciones y Tª primaverales. La cronología de las eclosiones también varía geográficamente, mostrando un retraso según aumenta la latitud y altitud de las localidades de las áreas peninsulares estudiadas.
11. El éxito reproductor anual de la población se asocia positivamente con el porcentaje de eclosiones retrasadas, que denotan una mayor amplitud del periodo de eclosión.
12. La cronología del proceso de muda de los adultos cambia según los años, pues está estrechamente relacionada con la meteorología primaveral anual y con las fechas de eclosión de los pollos. La asociación entre la cronología de los nacimientos y la de la muda de los adultos es mayor en las hembras que en los machos, debido a la mayor implicación de las hembras durante la reproducción.
13. La fenología de la muda postnupcial varía regionalmente, mostrando una asociación positiva entre el retraso de la muda y la latitud de las localidades de las áreas peninsulares estudiadas.

### **La abundancia postreproductora** (capítulo V)

14. La combinación de una moderada productividad anual con una elevada densidad poblacional permite obtener un excelente rendimiento cinegético de la población, con un valor anual promedio de 70,5 perdices/100 ha.
15. La meteorología y la dinámica de los índices poblacionales explican el 92% de la variabilidad interanual de la abundancia postreproductora de la población.
16. Los rendimientos cinegéticos de los cuarteles difieren entre ellos, debido a su distinta calidad de hábitat, explicada por una combinación de la densidad de márgenes, ecotonos, caminos y cursos de agua.



## REFERENCIAS

---



- Acevedo, P., & Delibes-Mateos, M. (2013). Efectos de los cambios en los usos del suelo en las especies cinegéticas en el sur de España: repercusiones para la gestión. *Ecosistemas*, 22 (2), 33–39.
- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, 1, 108–140.
- Alonso-Álvarez, C. (2006). Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poultry Biology Reviews*, 17 (1), 1–20.
- Anthony, R. (1970). Ecology and reproduction of California Quail in Southeastern Washington. *The Condor*, 72 (3), 276–287.
- Arroyo, B., Delibes-Mateos, M., Díaz-Fernández, S., & Viñuela, J. (2012). Hunting management in relation to profitability aims: Red-legged partridge hunting in Central Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 58 (5), 847–855.
- Baker, J. R. (1938). The relation between latitude and breeding seasons in birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 108, 557–582.
- Ballesteros, F. (1998). *Las especies de caza en España. Biología, ecología y conservación*. Estudio y gestión del Medio. Colección Técnica. Oviedo.
- Bernard-Laurent, A., Leonard, P., & Reitz, F. (1992). Prélèvements de Perdrix Bartavelles (*Alectoris graeca saxatilis*) par la chasse: facteurs de variation et perspectives pour une gestion cynégétique des populations. *Gibier Faune Sauvage*, 9, 1–25.
- Besnard, A., Novoa, C., & Gimenez, O. (2010). Hunting impact on the population dynamics of Pyrenean Grey Partridge *Perdix perdix hispaniensis*. *Wildlife Biology*, 16, 135–143.
- Birkan, M. G. (1977a). Reconnaissance du sexe et de l'âge chez la Perdrix Grise (*Perdix perdix* L.) et la Perdrix Rouge (*Alectoris rufa* L.). En P. Pesson & M. G. Birkan (Eds.), *Écologie du petit gibier et aménagement des chasses* (pp. 23–54). Gautier Villars. Paris.
- Birkan, M. G. (1977b). Analyse des tableaux de chasse de Perdrix (*Perdix perdix* L. et *Alectoris rufa* L.). Courbes d'éclosion, structure et dynamique des populations, plan de chasse. En P. Pesson & M. G. Birkan (Eds.), *Écologie du petit gibier et aménagement des chasses* (pp. 55–77). Gautier Villars. Paris.
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J., & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5, 165–174.
- Blanco, G., Martínez-Padilla, J., Dávila, J. A., Serrano, D., & Viñuela, J. (2003). First evidence of sex differences in the duration of avian embryonic period: consequences for sibling competition in sexually dimorphic birds. *Behavioral Ecology*, 14 (5), 702–706.
- Blanco-Aguilar, J. A. (2007). *Variación espacial en la biología de la Perdiz Roja (Alectoris rufa); una aproximación multidisciplinar*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Biología. Programa de Ecología y Medio Ambiente.
- Blank, T. H., Southwood, T. R. E., & Cross, D. J. (1967). The ecology of the Partridge: I. Outline of population processes with particular reference to chick mortality and nest density. *Journal of Animal Ecology*, 36 (3), 549–556.
- Borrvalho, R., Carvalho, S., Rego, F., & Vaz Pinto, P. (1999). Habitat correlates of Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) breeding density on mediterranean farmland. *Revue D'Ecologie (La Terre Et La Vie)*, 54 (1), 59–69.
- Borrvalho, R., Rego, F., & Vaz Pinto, P. (1997). Demographic trends of Red-legged Partridges *Alectoris rufa* in Southern Portugal after implementation of management actions. *Gibier Faune Sauvage*, 14 (4), 585–599.
- Borrvalho, R., Rito, A., Rego, F., Simões, H., & Pinto, P. V. (1998). Summer distribution of Red-legged Partridges *Alectoris rufa* in relation to water availability on Mediterranean farmland. *Ibis*, 140, 620–625.

- Borrallho, R., Stoate, C., & Araújo, M. (2000). Factors affecting the distribution of Red-legged Partridges *Alectoris rufa* in an agricultural landscape of Southern Portugal. *Bird Study*, 47(3), 304–310.
- Borras, A., Cabrera, T., Cabrera, J., & Senar, J. C. (2004). Interlocality variation in speed of moult in the Citril Finch *Serinus citrinella*. *Ibis*, 146(1), 14–17.
- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., ... Visser, M. E. (2004). Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of The Royal Society. B, Biological Sciences*, 271(1549), 1657–62.
- Botsford, L. W., Wainwright, T. C., Smith, J. T., Mastrup, S., & Lott, D. F. (1988). Population dynamics of California Quail related to meteorological conditions. *The Journal of Wildlife Management*, 52(3), 469–477.
- Brand, C. J., & Keith, L. B. (1979). Lynx demography during a Snowshoe Hare decline in Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, 43(4), 827–849.
- Bravo, F., & Peris, S. J. (1998). Los planes cinegéticos: su interés en la evaluación demográfica de la Perdiz Roja. *Ecología*, 12, 413–421.
- Braza, F., Álvarez, F., & Pintos, R. (1985). Gregarismo de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) en Doñana. *Ardeola*, 32(1), 39–47.
- Brenot, J.-F., Ellison, L. N., Rotelli, L., Novoa, C., Calenge, C., Léonard, P., & Ménoni, E. (2005). Geographic variation in body mass of Rock Ptarmigan *Lagopus mutus* in the Alps and the Pyrenees. *Wildlife Biology*, 11(4), 281–285.
- Bro, E., Deldalle, B., Massot, M., Reitz, F., & Selmi, S. (2003). Density dependence of reproductive success in Grey Partridge *Perdix perdix* populations in France: management implications. *Wildlife Biology*, 9(2), 93–102.
- Bro, E., Reitz, F., & Clobert, J. (2000a). Nest-site selection of grey partridge (*Perdix perdix*) on agricultural lands in North-Central France. *Game and Wildlife Science*, 17(1), 1–16.
- Bro, E., Reitz, F., Clobert, J., & Mayot, P. (2000b). Nesting success of grey partridges (*Perdix perdix*) on agricultural land in North-Central France: relation to nesting cover and predator abundance. *Game and Wildlife Science*, 17(4), 199–218.
- Buenestado, F. J., Ferreras, P., Blanco-Aguilar, J. A., Tortosa, F. S., & Villafuerte, R. (2009). Survival and causes of mortality among wild Red-legged Partridges *Alectoris rufa* in Southern Spain: implications for conservation. *Ibis*, 151(4), 720–730.
- Buenestado, F. J., Ferreras, P., Delibes-Mateos, M., Tortosa, F. S., Blanco-Aguilar, J. A., & Villafuerte, R. (2008). Habitat selection and home range size of Red-legged Partridges in Spain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 126(3-4), 158–162.
- Bugge, C. E., Burkhardt, J., Dugstad, K. S., Enger, T. B., Kasprzycka, M., Kleinauskas, A., ... Vetlesen, S. (2011). *Biometric methods of animal identification*. Informe técnico. Norwegian School of Veterinary Science.
- Bump, G. (1958). *Red-legged Partridges of Spain*. Special Scientific Report: Wildlife N° 39. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Calderón, J. (1977). El papel de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los depredadores ibéricos. *Doñana, Acta Vertebrata*, 4, 61–126.
- Calderón, J. (1983). *La perdiz Roja, Alectoris rufa (L.): Aspectos morfológicos, taxonómicos y biológicos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Cátedra de Zoología de Vertebrados. Facultad de Biología.
- Calderón, J. (1988). Clases de edad en adultos de Perdiz Roja (*Alectoris rufa*). Discusión del método de Bureau aplicado a perdices españolas. *Boletín Del Instituto de Estudios Almerienses. Ciencias*, 6, 249–258.

- Casas, F. (2008). *Gestión agraria y cinegética: efectos sobre la Perdiz Roja (Alectoris rufa) y aves esteparias protegidas*. Tesis Doctoral. Universidad de Castilla-La Mancha - IREC.
- Casas, F., Arroyo, B., Mougeot, F., & Viñuela, J. (2014). Claves para una gestión agraria enfocada a la gestión de la perdiz roja. En J. A. Pérez & C. Sánchez-García (Eds.), *Seminario Nacional de Perdices I, León 13-15 de Mayo de 2011. Libro de Resúmenes* (pp. 82–94). Grupo de Producción y Gestión Cinegética. Departamento de Producción Animal de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de León.
- Casas, F., Mougeot, F., Ferrero, M. E., Sánchez-Barbudo, I., Dávila, J. A., & Viñuela, J. (2013). Phenotypic differences in body size, body condition and circulating carotenoids between hybrid and “pure” red-legged partridges (*Alectoris rufa*) in the wild. *Journal of Ornithology*, *154* (3), 803–811.
- Casas, F., Mougeot, F., & Viñuela, J. (2009). Double-nesting behaviour and sexual differences in breeding success in wild Red-legged Partridges *Alectoris rufa*. *Ibis*, *151*, 743–751.
- Casas, F., & Viñuela, J. (2010). Agricultural practices or game management: which is the key to improve Red-legged Partridge nesting success in agricultural landscapes? *Environmental Conservation*, *37* (2), 177–186.
- Casas, F., Viñuela, J., & Mougeot, F. (2008). Biología reproductiva de la Perdiz Roja en el Campo de Calatrava. *Miguelturra En Red*, *1*, 94–103.
- Castroviejo, J. (1975). *El Urogallo Tetrao urogallus L. en España*. Publicaciones del CSIC. Monografías de la Estacion Biológica de Doñana 3, Madrid.
- Cátedra de Recursos Cinegéticos y Piscícolas [CRCP]. (2012). Estudio de la fenología reproductora de la Perdiz Roja en Andalucía 2010-2012. En *Jornada sobre la perdiz roja en Andalucía*. Benameji, Córdoba.
- Cattadori, I. M., Haydon, D. T., & Hudson, P. J. (2005). Parasites and climate synchronize Red Grouse populations. *Nature*, *433* (7027), 737–41.
- Cattadori, I. M., Hudson, P. J., Merler, S., & Rizzoli, A. (1999). Synchrony, scale and temporal dynamics of Rock Partridge (*Alectoris graeca saxatilis*) populations in the Dolomites. *Journal of Animal Ecology*, *68*, 540–549.
- Cattadori, I. M., Merler, S., & Hudson, P. J. (2000). Searching for mechanisms of synchrony in spatially structured gamebird populations. *Journal of Animal Ecology*, *69*, 620–638.
- Caughley, G. (1974). Interpretation of age ratios. *The Journal of Wildlife Management*, *38* (3), 557–562.
- Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Kruuk, L. E. B., & Sheldon, B. C. (2008). Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, *320* (May), 800–804.
- Chazarra, A. (2011). *Atlas climático ibérico*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Instituto de Meteorología de Portugal.
- Church, K. E., & Porter, W. F. (1990). Population responses by Gray Partridges to severe winter conditions. En K. E. Church, R. E. Warner, & S. J. Brady (Eds.), *Perdix V: Gray Partridge and Ring-necked Pheasant Workshop* (pp. 295–303). Emporia, United States: Kansas Department of Wildlife and Parks, Emporia.
- Consultora de Recursos Naturales S. L. (2014). *CAZDATA. 21 años de seguimiento cinegético en Castilla y León. Junta de Castilla y León y Federación de Caza de Castilla y León*. Informe técnico. Junta de Castilla y León y Federación de Caza de Castilla y León.
- Cook, M. I., & Monaghan, P. (2004). Sex differences in embryo development periods and effects on avian hatching patterns. *Behavioral Ecology*, *15* (2), 205–209.
- Corral, M. G. (2007). *Gestión modélica de la tierra. EL MUNDO. Suplemento Natura 11*. Recuperado de <http://www.elmundo.es/suplementos/natura/2007/11/1171062005.html>
- Cramp, S., & Simmons, K. E. . (1980). *The Birds of the Western Palearctic, Vol. 2*. Oxford University Press.

- Crick, H. Q. P., & Sparks, T. H. (1999). Climate change related to egg-laying trends. *Nature*, *399*, 423–424.
- Dawson, A. (2005). The effect of temperature on photoperiodically regulated gonadal maturation, regression and moult in starlings - potential consequences of climate change. *Functional Ecology*, *19*, 995–1000.
- Dawson, A. (2013). The effect of latitude on photoperiodic control of gonadal maturation, regression and moult in birds. *General and Comparative Endocrinology*, *190*, 129–33.
- Degen, A. A., Pinshow, B., & Shaw, P. J. (1984). Must desert Chukars (*Alectoris chukar sinaica*) drink water? Water influx and body mass changes in response to dietary water content. *The Auk*, *101* (1), 47–52.
- Delibes-Mateos, M., Farfán, M. A., Olivero, J., & Vargas, J. M. (2012). Impact of land-use changes on Red-legged Partridge conservation in the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation*, *39* (4), 337–346.
- Díaz, E. (2004). *Modelización de la calidad del hábitat para la Perdiz Roja silvestre (Alectoris rufa): el caso de Las Ensanchas (Ciudad Real)*. Proyecto Final de Carrera. Universidad de Lleida. ETSEA. Departamento de Producción Animal y Departamento de Medio Ambiente y Ciencias del Suelo.
- Díaz-Fernández, S., Arroyo, B., Casas, F., Martínez-Haro, M., & Viñuela, J. (2013). Effect of game management on wild Red-legged Partridge abundance. *PloS One*, *8* (6), e66671.
- Díaz-Fernández, S., Viñuela, J., & Arroyo, B. (2012). Harvest of Red-legged Partridge in Central Spain. *The Journal of Wildlife Management*, *76* (7), 1354–1363.
- Domínguez-Santaella, M. (1998). *La muda del plumaje de las aves*. Documento interno. SEO.
- Donald, P. F. (2007). Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, *149* (4), 671–692.
- Donazar, J. A., & Castián, E. (1989). Predación del Búho Real (*Bubo bubo*) sobre la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*): selección de edad y sexo. *Doñana, Acta Vertebrata*, *16* (2), 219–225.
- Duarte, J., Farfán, M. A., & Guerrero, J. C. (2008). Importancia de la predación en el ciclo anual de la Perdiz Roja. In J. L. Garrido (Ed.), *Especialista en control de predadores* (pp. 133–141). FEDENCA-EEC.
- Duarte, J., Rubio, P. J., & Vargas, J. M. (1999). Mamíferos predadores de nidos y huevos de Perdiz Roja en olivares del Sur de España. In *IV Jornadas Españolas de Conservación y Estudio de Mamíferos. Segovia, 5-7 Diciembre*.
- Duarte, J., & Vargas, J. M. (2001). Mamíferos depredadores de nidos de Perdiz Roja (*Alectoris rufa* L., 1758) en olivares del Sur de España. *Galemys*, *13*, 47–58.
- Duarte, J., & Vargas, J. M. (2002). Los sumideros de Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) a lo largo del ciclo anual. En A. J. Lucio & M. Sáez De Bururaga (Eds.), *Aportaciones a la gestión sostenible de la caza* (pp. 63–80). FEDENCA-EEC.
- Duarte, J., & Vargas, J. M. (2004). Field interbreeding of released farm-reared Red-legged Partridges (*Alectoris rufa*) with wild ones. *Game and Wildlife Science*, *21* (1), 55–61.
- Duarte, J., Vargas, J. M., & Farfán, M. A. (2011). Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) family covey habitat selection in Mediterranean farmlands. En *XXX IUGB Congress International Union of Game Biologists and Perdix XIII. Barcelona, Spain, 5-9 September*.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, *65* (1), 169–175.
- Erikstad, K. E., & Spidsø, T. K. (1982). The influence of weather on food intake, insect prey selection and feeding behaviour in Willow Grouse chicks in Northern Norway. *Ornis Scandinavica*, *13* (3), 176–182.
- Ewen, J. G., Cassey, P., & Møller, A. P. (2004). Facultative primary sex ratio variation: a lack of evidence in birds? *Proceedings of The Royal Society. B, Biological Sciences*, *271*, 1277–82.

- Farfán, M. A., Vargas, J. M., Duarte, J., & Real, R. (2009). Improving management plans by downscaling hunting yield models: a case study with the Red-Legged Partridge *Alectoris rufa* in Southern Spain. *Wildlife Biology*, 15, 68-79.
- Fernández-Manso, A., Guerra, J. C., Quintano, C., & Delgado, J. A. (2002). Integración de información cinegética en un SIG regional: Metodología y aplicación a la Comunidad Autónoma de Castilla y León (España). En José Luis García, I. Molina, & G. Andrés (Eds.), *X Congreso del Grupo de Métodos Cuantitativos. Sistemas de Información Geográfica y Teledetección. 17-20 Septiembre 2002, Valladolid*.
- Ferrerías, P., Mateo-Moriones, A., & Villafuerte, R. (2010). *Influencia de la depredación sobre la Perdiz Roja en Navarra*. Informe técnico. Gobierno de Navarra. Departamento de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio y Vivienda.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection* (p. 272). Oxford: Clarendon Press.
- Ford, J., Chitty, H., & Middleton, A. D. (1938). The food of Partridge chicks (*Perdix perdix*) in Great Britain. *The Journal of Animal Ecology*, 7(2), 251-265.
- Fortuna, M. Á. (2002). Selección de hábitat de la Perdiz Roja *Alectoris rufa* en período reproductor en relación con las características del paisaje de un agrosistema de La Mancha (España). *Ardeola*, 49(1), 59-66.
- Fuentes, F. C., Cerón, J. J., Ojal, J., García-Martínez, J. D., Sánchez-Sánchez, J. M., Fuentes, M., ... Quiles, A. (2011). *Estudio etológico y niveles hormonales para la determinación del inicio de la puesta en la Perdiz Roja (Alectoris rufa) en condiciones naturales de semilibertad en Andalucía*. Informe técnico. Universidad de Murcia.
- Gabbert, A. E., Leif, A. P., Purvis, J. R., & Flake, L. D. (1999). Survival and habitat use by Ring-necked Pheasants during two disparate winters in South Dakota. *The Journal of Wildlife Management*, 63(2), 711-722.
- García, J., Romero-Calcerrada, R., & Novillo, C. J. (2014). La modelización del hábitat en la estimación de abundancia a escala local. La Perdiz Roja en un agrosistema en Toledo (España Central). *Boletín de La Asociación de Geógrafos Españoles*, 65, 367-386.
- García, C. B., Ruscio, D., Savva, D., & Arruga, M. V. (2005). Molecular method of sexing red-legged partridges (*Alectoris rufa*). En K. Polhmeyer (Ed.), *Extended Abstracts of the XXVIIth Congress of the International Union of Game Biologists* (pp. 339-340). Hannover: DSV-Verlag Hamburg.
- Geist, V. (1987). Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 1035-1038.
- Genelly, R. E. (1955). Annual cycle in a population of California Quail. *The Condor*, 57(5), 263-285.
- Gienapp, P., Väisänen, R. A., & Brommer, J. E. (2010). Latitudinal variation in breeding time reaction norms in a passerine bird. *The Journal of Animal Ecology*, 79, 836-42.
- Ginn, H. B., & Melville, D. S. (1983). *Molt in birds*. BTO guide. British Trust for Ornithology. Norfolk.
- Giordano, O., Ficetto, G., & Tizzani, P. (2011). Influence of weather-climate conditions on the reproductive period of Rock Partridge *Alectoris graeca* in a population of the Western Alps. En *Conference on the Mediterranean populations of the genus Alectoris. Alessandria, Italy, 14-15 November*.
- Gobierno de La Rioja. (2003). *Estudio de ordenación cinegética y comarcalización de la caza menor en La Rioja*. Recuperado de <https://www.larioja.org/npRioja/default/defaultpage.jsp?idtab=441634>
- Goerlich-Jansson, V. C., Müller, M. S., & Groothuis, T. G. G. (2013). Manipulation of primary sex ratio in birds: lessons from the Homing Pigeon (*Columba livia domestica*). *Integrative and Comparative Biology*, 53(6), 902-912.
- Gómez, J., Orellana, G., & Varela, J. (2010). *Las aves en el Museo del Prado*. SEO/BirdLife con el apoyo de Red Eléctrica de España.

- Gortázar, C. (2009). Consecuencias del cambio climático en Castilla-La Mancha: la caza. En Fundación General de Medio Ambiente (Ed.), *Impactos del Cambio Climático en Castilla-La Mancha* (pp. 319–339).
- Gortázar, C., Villafuerte, R., Escudero, M. A., & Marco, J. (2002). Post-breeding densities of the Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) in agrosystems: a large-scale study in Aragón, Northeastern Spain. *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft*, *48*, 94–101.
- Gosling, L. M. (1981). The effect of cold weather on success in trapping Feral Coypus (*Myocastor coypus*). *Journal of Applied Ecology*, *18* (2), 467–470.
- Green, R. E. (1983). Spring dispersal and agonistic behaviour of the Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*). *Journal of Zoology*, *201* (4), 541–555.
- Green, R. E. (1984a). Double nesting of the Red-legged Partridge *Alectoris rufa*. *Ibis*, *126*, 332–346.
- Green, R. E. (1984b). The feeding ecology and survival of Partridge chicks (*Alectoris rufa* and *Perdix perdix*) on arable farmland in East Anglia. *Journal of Applied Ecology*, *21* (3), 817–830.
- Green, R. E., Rands, M. R. W., & Moreby, S. J. (1987). Species differences in diet and the development of seed digestion in partridge chicks *Perdix perdix* and *Alectoris rufa*. *Ibis*, *129* (s2), 511–514.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, *28*, 1140–1162.
- Griggio, M., Morosinotto, C., & Pilastro, A. (2009). Nestlings' carotenoid feather ornament affects parental allocation strategy and reduces maternal survival. *Journal of Evolutionary Biology*, *22* (10), 2077–85.
- Gullett, P., Hatchwell, B. J., Robinson, R. A., & Evans, K. L. (2013). Phenological indices of avian reproduction: cryptic shifts and prediction across large spatial and temporal scales. *Ecology and Evolution*, *3* (7), 1864–77.
- Guzmán, J. L. (2011). *Variación espaciotemporal de la productividad de la Perdiz Roja Alectoris rufa en Castilla-La Mancha*. Trabajo de Fin de Máster. Universidad de Castilla-La Mancha - IREC. Máster Universitario en Investigación Básica y Aplicada en Recursos Cinegéticos.
- Hannon, S. J., & Martin, K. (2006). Ecology of juvenile Grouse during the transition to adulthood. *Journal of Zoology*, *269* (4), 422–433.
- Hemborg, C. (1999). Sexual differences in moult-breeding overlap and female reproductive costs in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Animal Ecology*, *68* (2), 429–436.
- Hernández-Briz, F. (1991). La Perdiz Roja. Hojas Divulgadoras. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Dirección General de Investigación y Capacitación Agrarias. Servicio de Extensión Agraria.
- Herranz, J., Yanes, M., & Suárez, F. (2000). Relaciones entre la abundancia de las especies de caza menor, sus depredadores y la estructura del hábitat en Castilla-La Mancha. *Ecología*, *14*, 219–233.
- Herranz, J., Yanes, M., & Suárez, F. (2002). El impacto de la predación sobre las poblaciones de Perdiz Roja. En A. J. Lucio & M. Sáenz De Buruaga (Eds.), *Aportaciones a la gestión sostenible de la caza* (pp. 81–99). FEDENCA-EEC.
- Hewson, R. (1973). The moults of captive Scottish Ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Journal of Zoology*, *171* (2), 177–187.
- Höfle, U., Millán, J., Gortázar, C., Frölich, K., Ortíz, J. A., Parpal, L., & Villafuerte, R. (2003). Summer mortalities of gamebirds in Southern Spain. En *XXVI IUGB Congress International Union of Game Biologists and X International Perdix Symposium*. Braga, Portugal, 1-6 September.
- Hörnfeldt, B., Hipkiss, T., & Eklund, U. (2001). Juvenile sex ratio in relation to breeding success in Capercaillie *Tetrao urogallus* and Black Grouse *T. tetrix*. *Ibis*, *143*, 627–631.
- Humphrey, P. S., & Parkes, K. C. (1959). An approach to the study of molts and plumages. *The Auk*, *76* (1), 1–31.

- Inger, R., Gregory, R., Duffy, J. P., Stott, I., Voříšek, P., & Gaston, K. J. (2015). Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology Letters*, *18*, 28–36.
- Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos [IREC]. (2004-2014). Memoria Anual de Actividades 1999-2013. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos. Ciudad Real.
- James, F. C. (1970). Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, *51* (3), 365–390.
- James, F. C. (1982). The ecological morphology of birds: review. *Annales Zoologici Fennici*, *19*, 265–275.
- Jenni, L., & Winkler, R. (1994). *Moult and ageing of European Passerines*. (Academic Press, Ed.). London.
- Jenouvrier, S. (2013). Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology*, *19*, 2036–2057.
- Johnston, R. F. (1954). Variation in breeding season and clutch size in Song Sparrows of the Pacific Coast. *The Condor*, *56*, 268–273.
- Jørgensen, E., & Blix, A. S. (1985). Effects of climate and nutrition on growth and survival of Willow Ptarmigan chicks. *Ornis Scandinavica*, *16* (2), 99–107.
- Junco, E. (2002). *La perdiz Pardilla (Perdix perdix hispaniensis) y la Perdiz Roja (Alectoris rufa) en la montaña de Palencia: bases bioecológicas para su gestión*. Tesis Doctoral. Universidad de Valladolid. Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias. Departamento de Producción Vegetal y Silvopascicultura.
- Junco, E., & Kilchenmann, J. R. (2003). Ecology of Grey and Red-legged Partridges in the mountains of Northern Spain. En *XXVI IUGB Congress International Union of Game Biologists and X International Perdix Symposium*. Braga, Portugal, 1-6 September.
- Kalmbach, E., & Martínez-Benito, M. (2007). Sexual size dimorphism and offspring vulnerability in birds. En D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, & T. Székely (Eds.), *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (pp. 133–142). Oxford University Press.
- Kerlin, D. H., Haydon, D. T., Miller, D., Aebischer, N. J., Smith, A. A., & Thirgood, S. J. (2007). Spatial synchrony in Red Grouse population dynamics. *Oikos*, *116* (12), 2007–2016.
- Knape, J., & De Valpine, P. (2011). Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series. *Proceedings of The Royal Society. B, Biological Sciences*, *278* (1708), 985–92.
- Kobriger, G. D., & Schulz, J. W. (1992). Fall and winter mortality of Gray Partridge *Perdix perdix* in North Dakota as estimated from age ratio data. *Game and Wildlife Science*, *9* (Numero Special), 367–370.
- Lack, D. (1950). The breeding seasons of european birds. *Ibis*, *92*, 288–316.
- Leech, D. I., Rowe, L. V., & Hartley, I. R. (2006). Experimental evidence for adjustment of parental investment in relation to brood sex ratio in the blue tit. *Animal Behaviour*, *72* (6), 1301–1307.
- Léonard, Y., & Reitz, F. (1998). Caractéristiques de la reproduction de la Perdrix Rouge (*Alectoris rufa*) dans le centre de la France. *Gibier Faune Sauvage*, *15* (3), 747–757.
- Lessells, C. M. (2002). Parentally biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *357* (1419), 381–403.
- Lindén, H. (1981a). Estimation of juvenile mortality in the Capercaillie *Tetrao urogallus*, and the Black Grouse *Tetrao tetrix* from indirect evidence. *Finnish Game Research*, *39*, 35–51.
- Lindén, H. (1981b). Growth rates and early energy requirements of captive juvenile Capercaillie *Tetrao urogallus*. *Finnish Game Research*, *39*, 52–67.
- Lloveras, L., Thomas, R., Lourenço, R., Caro, J., & Dias, A. (2014). Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *Journal of Archaeological Science*, *49*, 455–471.
- López-Seoane, V. (1891). *Examen crítico de las perdices de Europa particularmente de las de España y descripción de dos nuevas formas para Galicia*. Imprenta y Estereotipia de Vicente Abad. La Coruña.

- Lucio, A. J. (1989). *Bioecología de la Perdiz Roja (Alectoris rufa) en la provincia de León. Bases para su gestión*. Tesis Doctoral. Universidad de León. Facultad de Biología. Departamento de Zoología de Vertebrados.
- Lucio, A. J. (1990). Influencia de las condiciones climáticas en la productividad de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*). *Ardeola*, 37 (2), 207–218.
- Lucio, A. J. (1991a). Ordenación y gestión en caza menor. En IFEBA Institución Ferial de Badajoz (Ed.), *Manual de ordenación y gestión cinegética* (pp. 221–255).
- Lucio, A. J. (1991b). Selección de hábitat de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) en matorrales supramediterráneos del NW de la Cuenca del Duero. Aplicaciones para la gestión del hábitat cinegético. *Ecología*, 5, 337–353.
- Lucio, A. J., & Purroy, F. J. (1985). Contribución al conocimiento demográfico de las Phasianidae (*Perdix perdix*, *Alectoris rufa* y *Coturnix coturnix*), de la provincia de León. *Boletín de La Estación Central de Ecología*, 27, 89–97.
- Lucio, A. J., & Sáenz De Buruaga, M. (2002). La Perdiz Roja en España. Directrices para su recuperación y gestión. En A. J. Lucio & M. Sáenz De Buruaga (Eds.), *Aportaciones a la gestión sostenible de la caza*. FEDENCA-EEC.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Lindén, H., Lindström, J., & Siitari, H. (2006). Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in Black Grouse. *Proceedings of The Royal Society. B, Biological Sciences*, 273 (1597), 2009–16.
- Lyons, E. K., Schoroeder, M. A., & Robb, L. A. (2012). Criteria for determining sex and age. En N. J. Silvy (Ed.), *The Wildlife Techniques Manual* (7<sup>th</sup> ed.). The Johns Hopkins University Press.
- Magalhães, M. C., Tavares, P., & Fontoura, A. P. (2001). Morphometric characters and diet of hunted Red-legged Partridges (*Alectoris rufa*) in Portugal. *Game and Wildlife Science*, 18 (3-4), 495–505.
- Mainwaring, M. C., Lucy, D., & Hartley, I. R. (2011). Parentally biased favoritism in relation to offspring sex in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65 (12), 2261–2268.
- Mañosa, S. (2002). *The conflict between gamebird hunting and raptors in Europe*. Informe técnico. Reconciling Gamebird Hunting and Biodiversity (REGHAB) Project, European Commission.
- Margalef, R. (1986). *Ecología* (4<sup>a</sup> ed.). Editorial Planeta. Barcelona.
- Martín, A., & Luna Del Castillo, J. de D. (1994). *Bioestadística para las ciencias de la salud*. (4<sup>a</sup> ed.). Ediciones Norma. Las Rozas, Madrid.
- Martínez-Benito, M. (2013). *Razón de sexos y atributos sexuales de la descendencia en aves*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Facultad de Biología. Departamento de Biología Animal.
- Martínez-Benito, M., & González-Solís, J. (2007). Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 20 (4), 1522–30.
- Martínez-Padilla, J. (2003). *Ecología reproductiva de Cernícalo Vulgar: ecofisiología, asincronía de eclosión e interacciones de los pollos en el nido según el sexo*. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá. Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología.
- Mateo-Moriones, A., Villafuerte, R., & Ferreras, P. (2012). Evaluation of radiotagging techniques and their application to survival analysis of Red-legged Partridge *Alectoris rufa* chicks. *Ibis*, 154 (3), 508–519.
- Mayr, E. (1939). The sex ratio in wild birds. *The American Naturalist*, 73 (745), 156–179.
- McCullough, D. R. (1996). Spatially structured populations and harvest theory. *Journal of Wildlife Management*, 60 (1), 1–9.
- Meriggi, A., Montagna, D., & Zacchetti, D. (1991). Habitat use by partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*) in an area of Northern Apennines, Italy. *Bolletino Di Zoologia*, 58 (1), 85–89.
- Meriggi, A., Montagna, D., Zacchetti, D., Matteucci, C., & Toso, S. (1990). Population dynamics of the Gray partridge in relation to agriculture and weather in Northern Italy. En K. E. Church, R. E. Warner, & S.

- J. Brady (Eds.), *Perdix V: Gray Partridge and Ring-necked Pheasant Workshop* (pp. 241–256). Emporia, United States: Kansas Department of Wildlife and Parks.
- Meriggi, A., Pella, F., Vidus Rosin, A., & Zaccaroni, M. (2011). Effects of conventional agriculture and game-cover crops on Red-legged Partridge populations. En *Conference on the Mediterranean populations of the genus Alectoris. Alessandria, Italy, 14-15 November*.
- Meriggi, A., Saino, N., Montagna, D., & Zacchetti, D. (1992). Influence of habitat on density and breeding success of Grey and Red-legged partridges. *Bolletino Di Zoologia*, 59 (3), 289–295.
- Mewaldt, R. L., & King, J. R. (1978). Latitudinal variation of postnuptial molt in Pacific Coast White-crowned Sparrows. *The Auk*, 95 (1), 168–174.
- Middleton, A. D., & Chitty, H. (1937). The food of adult partridges, *Perdix perdix* and *Alectoris rufa*, in Great Britain. *Journal of Animal Ecology*, 6 (2), 322–336.
- Milanov, Z. (1998). Effects of weather on the young:old ratio of Grey Partridges (*Perdix perdix*) in Central Bulgaria. En *International Symposium on Partridges, Quails and Pheasants in the Western Palearctic and the Nearctic (PERDIX VII). Dourdan, France, 9-13 October 1995*.
- Millán, J., Gortázar, C., Buenestado, F. J., Rodríguez, P., Tortosa, F. S., & Villafuerte, R. (2003a). Effects of a fiber-rich diet on physiology and survival of farm-reared Red-legged Partridges (*Alectoris rufa*). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 134 (1), 85–91.
- Millán, J., Gortázar, C., & Villafuerte, R. (2003b). Does supplementary feeding affect organ and gut size of wild Red-legged Partridges *Alectoris rufa*? *Wildlife Biology*, 9 (3), 229–233.
- Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente [MAGRAMA]. (1973-2011). Anuarios de Estadística Agraria. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Secretaría General Técnica. Centro de Publicaciones. Catálogo de Publicaciones de la Administración General del Estado. Madrid.
- Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente [MAGRAMA]. (2005-2011). Anuarios de Estadística Forestal. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Secretaría General Técnica. Centro de Publicaciones. Catálogo de Publicaciones de la Administración General del Estado. Madrid.
- Ministerio de Economía y Hacienda. Centro de Gestión Catastral y Cooperación Tributaria. (1993). Ortofotomapas a escala 1:5.000 del Término Municipal de Torre de Juan Abad, provincia de Ciudad Real.
- Møller, A. P., Magnhagen, C., Ulfstrand, A., & Ulfstrand, S. (1995). Phenotypic quality and molt in the Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology*, 6 (3), 242–249.
- Montagna, D., & Meriggi, A. (1991). Population dynamics of Grey Partridge (*Perdix perdix*) in Northern Italy. *Bolletino Di Zoologia*, 58 (2), 151–155.
- Moss, R. (1986). Rain, breeding success and distribution of Capercaillie *Tetrao urogallus* and Black Grouse *Tetrao tetrix* in Scotland. *Ibis*, 128 (1), 65–72.
- Moss, R., & Oswald, J. (1985). Population dynamics of Capercaillie in a North-East Scottish glen. *Ornis Scandinavica*, 16 (3), 229–238.
- Moss, R., Oswald, J., & Baines, D. (2001). Climate change and breeding success: decline of the Capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 70, 47–61.
- Mougeot, F., Pérez-Rodríguez, L., Sumozas, N., & Terraube, J. (2009). Parasites, condition, immune responsiveness and carotenoid-based ornamentation in male Red-legged Partridge *Alectoris rufa*. *Journal of Avian Biology*, 40 (1), 67–74.
- Mueller, C. F., & Seibert, H. C. (1966). Wing and tail molt in the Reeves Pheasant. *The Ohio Journal of Science*, 66 (5), 489–495.

- Myers, J. H. (1978). Sex ratio adjustment under food stress: maximization of quality or numbers of offspring? *The American Naturalist*, 112 (984), 381–388.
- Myrberget, S., Erikstad, K. E., & Spidsø, T. K. (1977). Variations from year to year in growth rates of Willow Grouse chicks. *Astarte*, 10 (1), 9–14.
- Nadal, J. (1988). Gestión de las poblaciones de caza menor. *Trofeo*, 223, 12–16.
- Nadal, J. (1989a). Factores que determinan las densidades de Perdiz Roja. *Trofeo*, 225, 12–16.
- Nadal, J. (1989b). Las márgenes, elemento vital de los agrosistemas para la caza menor. *Trofeo*, 224, 36–41.
- Nadal, J. (1990). Pérdidas por mortalidad en invierno. *Trofeo*, 236, 20–23.
- Nadal, J. (1991). Cuidado de las poblaciones de Perdiz Roja. El hábitat y el público. En Fundación "la Caixa" (Ed.), *La perdiz roja* (pp. 67–73). Editorial AEDOS. Barcelona.
- Nadal, J. (1992). Problemática de las poblaciones de Perdiz Roja, bases ecoetológicas para tener éxito con las repoblaciones. En Fundación "la Caixa" (Ed.), *La perdiz roja. Gestión del hábitat* (pp. 87–100). Editorial AEDOS. Barcelona.
- Nadal, J. (1994). *Demografía de la Perdiz Roja (Alectoris rufa) en el Bajo Cinca y los alrededores de Huesca aplicada a la gestión de sus poblaciones durante 1983-1988*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Facultad de Biología. Departamento de Biología Animal.
- Nadal, J. (1995). Impacto de la predación en las poblaciones de Perdiz Roja. En *Predación, caza y vida silvestre. Jornadas Técnicas* (pp. 31–59). Editorial AEDOS. Barcelona.
- Nadal, J. (1997). *La Perdiz Roja: ecología y gestión*. Delegación Burgalesa de Caza.
- Nadal, J. (1998). La bioecología de la Perdiz. En *La perdiz roja. I curso* (pp. 33–45). Grupo Editorial V y FEDENCA. Alcobendas, Madrid.
- Nadal, J. (2000). *Plan de Ordenación Cinegética del Coto Privado de Caza CU-10.672*. Asociación de Cazadores de Horcajada de la Torre, Cuenca.
- Nadal, J. (2005). El cuidado de las poblaciones de Perdiz Roja, el hábitat y el público. En *III Seminario sobre perdiz roja. Castillejo de Robledo, Soria, 20-22 Mayo*.
- Nadal, J., Llorente, J., & Ponz, C. (2000). Economía y productividad de las poblaciones de Perdiz Roja del Norte de la Península Ibérica: El caso de la provincia de Soria. En *I Jornadas Europeas sobre Caza, Empresa y Desarrollo. Azuaga, Badajoz, 24-26 Febrero*.
- Nadal, J., Nadal, J., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (1990). Red-legged Partridge density: comparisons among agrosystems and between years. En *Transactions XIX IUGB Congress International Union of Game Biologists. Trondheim, 1989* (pp. 117–124).
- Nadal, J., Nadal, J., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (1992). The car, strip and zig-zag census to measure the *Alectoris rufa* populations in the Low Cinca. En B. Bobek, K. Perzanowski, & W. Regelin (Eds.), *Global trends in wildlife management. Transactions XVIII IUGB Congress International Union of Game Biologists. Krakow, Poland, 1987* (pp. 279–282). Krakow-Warszawa: Swiat Press.
- Nadal, J., Nadal, J., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (1996). Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) age and sex ratios in declining populations in Huesca (Spain) applied to management. *Revue D'Ecologie (La Terre Et La Vie)*, 51 (3), 243–257.
- Nadal, J., Nadal, J., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (1999). Local age and sex ratios of Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) declining populations in Huesca (Spain). En S. Faragó (Ed.), *International Symposium on Partridges, Quails and Pheasants in the Western Palearctic and Neartic (Perdix VIII). Sopron, Hungary, 26-29 October 1998* (Vol. 5, pp. 139–149).
- Nadal, J., Nadal, J., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (2001). Global sex and age ratios in declining populations of Red-legged Partridges (*Alectoris rufa*) in the province of Huesca (Spain). *Game and Wildlife Science*, 18 (3-4), 483–494.

- Nadal, J., & Ponz, C. (2003a). Stable population nucleus of Red-legged Partridge in declining populations: the case of Huesca province in Spain. En *XXVI IUGB Congress International Union of Game Biologists and X International Perdix Symposium*. Braga, Portugal, 1-6 September (Vol. 1).
- Nadal, J., & Ponz, C. (2003b). Monthly changes in age and sex ratios in Red-legged Partridges in 5 years in 2 provinces of Spain. En *Managing partridges and other game in the agricultural landscape. International Symposium*. Udine, Italy, 22-25 October.
- Nadal, J., & Ponz, C. (2007). *Estimas de la abundancia de las poblaciones de animales. Seguimiento, gestión y aprovechamiento cinegético sostenible en cuatro cotos de caza de Castilla y León*. Informe técnico. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León. Federación de Caza de Castilla y León.
- Nadal, J., & Ponz, C. (2012). *Anillamiento y seguimiento de la codorniz (Coturnix coturnix) en España (2002-11)*. Programa de monitoreo de la codorniz en España de FEDENCA-RFEC. (J. L. Garrido, Ed.). FEDENCA-RFEC.
- Nadal, J., & Ponz, C. (2013). *Censos postreproductores 2013. Convenio específico de colaboración entre la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla y León y la FCCL para la realización de actividades de promoción del sector cinegético y seguimiento de la actividad cinegética*. Informe técnico. Junta de Castilla y León. Federación de Caza de Castilla y León.
- Nadal, J., Ponz, C., & Llorente, J. (2002). *Evaluación y seguimiento de las poblaciones de perdiz roja en la provincia de Soria durante la temporada 2.001/2.002*. Informe técnico. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León. Delegación Provincial de Caza de Soria.
- Negro, J. J., Tella, J. L., Hiraldo, F., Bortolotti, G. R., & Prieto, P. (2001). Sex and age related variation in plasma carotenoids despite a constant diet in the red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ardea*, 89 (2), 275–280.
- Newton, I. (2007). Population limitation in birds: the last 100 years. *British Birds*, 100, 518–539.
- Newton, I., & Dawson, A. (2011). Seasonal changes in moult, body mass and reproductive condition in siskins *Carduelis spinus* exposed to daylength regimes simulating different latitudes. *Journal of Avian Biology*, 42 (1), 22–28.
- Newton, I., & Rothery, P. (2005). The timing, duration and pattern of moult and its relationship to breeding in a population of the European Greenfinch *Carduelis chloris*. *Ibis*, 147 (4), 667–679.
- Novoa, C., Besnard, A., Brenot, J.-F., & Ellison, L. N. (2007). Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the Eastern Pyrenees. *Ibis*, 150 (2), 270–278.
- Office Nationale de la Chasse. (1986). La Perdrix Rouge. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse, Supplément. Fiche Technique 39*.
- Office Nationale de la Chasse. (1987). *La Perdrix Rouge. Reconnaissance du sexe et détermination de l'âge du petit gibier sédentaire de plaine*. Document Technique Office Nationale de la Chasse.
- Olson, V. A., Davies, R. G., Orme, C. D. L., Thomas, G. H., Meiri, S., Blackburn, T. M., ... Bennett, P. M. (2009). Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecology Letters*, 12 (3), 249–59.
- Onrubia, A. (1998). Métodos de censo y estima poblacional. En *La perdiz roja. I curso* (pp. 49–60). Grupo Editorial V y FEDENCA. Alcobendas, Madrid.
- Onrubia, A. (2002). Aves predatoras ibéricas: situación e impacto en las especies cinegéticas. En A. J. Lucio & M. Sáenz De Buruaga (Eds.), *Aportaciones a la gestión sostenible de la caza* (pp. 151–164). FEDENCA-EEC.
- Otero, C. (2009). *Creating the future of the countryside. The European Estate*. IIMA Exilibris Ediciones. Madrid.
- Panek, M. (1990). Factors influencing winter mortality of Gray partridge in Western Poland. En K. E. Church, R. E. Warner, & S. J. Brady (Eds.), *Perdix V: Gray Partridge and Ring-necked Pheasant Workshop* (pp. 304–314). Emporia, United States: Kansas Department of Wildlife and Parks.

- Panek, M. (1992). The effect of environmental factors on survival of Grey Partridge (*Perdix perdix*) chicks in Poland during 1987-89. *Journal of Applied Ecology*, 29 (3), 745-750.
- Panek, M. (2005). Demography of Grey Partridges *Perdix perdix* in Poland in the years 1991-2004: reasons of population decline. *European Journal of Wildlife Research*, 51, 14-18.
- Peiró, V. (1992). *Ecología de las poblaciones de Perdiz Roja (Alectoris rufa) en la provincia de Alicante y su aplicación a la gestión cinegética*. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante. Facultad de Ciencias. Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales.
- Peiró, V., & Blanc, C. P. (2011). Predicting the spring abundance distribution of Red-legged Partridge populations in agricultural regions using environmental models and an application for game management. *Folia Zoologica*, 60 (3), 203-213.
- Peiró, V., & Seva, E. (1993a). L'abondance de la Perdrix Rouge dans la province d'Alicante et les facteurs que la conditionnent. En Thompson I.D (Ed.), *Proceedings of XXI Congress of International Union of Game Biologist*, Vol. 2. (pp. 132-138). Thompson Educational Publishing, Inc, Halifax.
- Peiró, V., & Seva, E. (1993b). Relaciones de sexos y edades y cronología de eclosiones de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) en el Sur de la provincia de Alicante. *Doñana, Acta Vertebrata*, 20 (1), 5-17.
- Peiró, V., & Seva, E. (1995). Succès reproducteur et survie des Perdrix Rouges (*Alectoris rufa*) d'une population de la province d'Alicante (Espagne). *Gibier Faune Sauvage*, 12 (3), 183-195.
- Peiró, V., & Seva, E. (2003). Habitat selection of Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) in a North-Western agroecosystem in Alicante province (SE-Spain). En *XXVI IUGB Congress International Union of Game Biologists and X International Perdix Symposium*. Braga, Portugal, 1-6 September.
- Peiró, V., Seva, E., & Almiñana, M. (1992). Selección de hábitat de una población de Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) en una zona de sierra del Sur de la provincia de Alicante. *Mediterránea Serie Estudios Biológicos*, 14, 5-22.
- Pépin, D. (1985). Morphological characteristics and sex classification of Red-legged Partridge. *The Journal of Wildlife Management*, 49 (228-237).
- Pépin, D., Cargnelutti, B., & Mathon, J. F. (1988). Variation géographique de la taille chez la Perdrix Rouge (*Alectoris rufa*). *Gibier Faune Sauvage*, 5, 213-220.
- Pépin, D., & Contant, B. (1981). Étude du dimorphisme sexuel de la Perdrix Rouge (*Alectoris rufa*) par analyse de données biométriques. *Bulletin Mensuel de l'Office National de La Chasse, n° Special* (novembre), 77-104.
- Pérez-Rodríguez, L., & Viñuela, J. (2008). Carotenoid-based bill and eye ring coloration as honest signals of condition: an experimental test in the Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*). *Naturwissenschaften*, 95, 821-830.
- Perrins, C. M., & McCleery, R. H. (1989). Laying dates and clutch size in the Great Tit. *The Wilson Bulletin*, 101 (2), 236-253.
- Piersma, T., & Drent, J. (2003). Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (5), 228-233.
- Piersma, T., & Lindström, Å. (1997). Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 (4), 134-138.
- Pike, T. W., & Petrie, M. (2003). Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 78, 553-574.
- Pintos, R., Braza, F., & Álvarez, F. (1985). Etograma de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*) en libertad. *Doñana, Acta Vertebrata*, 12 (2), 231-250.
- Ponz, C. (2000). *El estado de las poblaciones de Perdiz Roja en la finca Las Ensanchas (Ciudad Real) a partir de las capturas de la temporada 98/99*. Trabajo de Investigación. Universidad de Lleida. ETSEA. Departamento de Producción Animal.

- Ponz, C., & Nadal, J. (2003). Red-legged Partridge populations age and sex ratios of Burgos province during 1997-2002 seasons. En *XXVI IUGB Congress International Union of Game Biologists and X International Perdix Symposium. Braga, Portugal, 1-6 September*.
- Ponz, C., Nadal, J., & Llorente, J. (2002). Las diferencias de aprovechamiento y productividad de las poblaciones de Perdiz Roja de la provincia de Soria durante las temporadas 1997/98 y 1999/00, según el tipo de organización de la caza. En *III Jornadas Europeas sobre Caza, Conservación y Desarrollo. "Conservación, Explotación y Comercialización de los Espacios Cinegéticos". Azuaga, Badajoz, 25-28 Abril*.
- Potts, G. R. (1970). Recent changes in the farmland fauna with special reference to the decline of the Grey Partridge. *Bird Study*, 17(2), 145–166.
- Potts, G. R. (1977). Population dynamics of the Grey Partridge: overall effects of herbicides and insecticides on chick survival rates. En *XII International Congress of Game Biologists. Atlanta, Georgia, USA, 11-15 March*.
- Potts, G. R. (1980). The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*). *Ecological Research*, 2, 1–79.
- Potts, G. R. (2012). *Partridges: Countryside Barometer*. (S. A. Corbet, R. West, D. Streeter, J. Flegg, & J. Silvertown, Eds.). HarperCollins Publishers.
- Puigcerver, M., Rodríguez-Teijeiro, J. D., & Gallego, S. (1999). The effects of rainfall on wild populations of Common Quail (*Coturnix coturnix*). *Journal of Ornithology*, 140, 335–340.
- Pyle, P. (2007). Revision of molt and plumage terminology in Ptarmigan (Phasianidae: *Lagopus* spp.) based on evolutionary considerations. *The Auk*, 124(2), 508–514.
- Rabinovich, J. (1978). *Ecología de las poblaciones animales*. (E. V. Chesneau, Ed.). Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Departamento de Asuntos Científicos.
- Rabinovich, J. (1994). ¿Qué son esas cosas llamadas poblaciones? *Ecología*, 11, 32–38.
- Radder, R. S., & Shine, R. (2007). Sex-based hatching asynchrony in an oviparous lizard (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Austral Ecology*, 32(5), 502–508.
- Raitt, R. J. J. (1961). Plumage development and molts of California Quail. *The Condor*, 63(4), 294–303.
- Raitt, R. J., & Ohmart, R. D. (1966). Annual cycle of reproduction and molt in Gambel Quail of the Rio Grande Valley, Southern New Mexico. *The Condor*, 68(6), 541–561.
- Rands, M. R. W. (1985). Pesticide use on cereals and the survival of Grey Partridge chicks: a field experiment. *Journal of Applied Ecology*, 22, 49–54.
- Rands, M. R. W. (1986a). Effect of hedgerow characteristics on partridge breeding densities. *Journal of Applied Ecology*, 23, 479–487.
- Rands, M. R. W. (1986b). The survival of gamebird (Galliformes) chicks in relation to pesticide use on cereals. *Ibis*, 128(1), 57–64.
- Rands, M. R. W. (1987a). Hedgerow management for the conservation of partridges *Perdix perdix* and *Alectoris rufa*. *Biological Conservation*, 40, 127–139.
- Rands, M. R. W. (1987b). Recruitment of Grey and Red-legged Partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*) in relation to population density and habitat. *Journal of Zoology*, 212(3), 407–418.
- Rands, M. R. W. (1988). The effect of nest site selection on nest predation in Grey Partridge *Perdix perdix* and Red-legged Partridge *Alectoris rufa*. *Ornis Scandinavica*, 19(1), 35–40.
- Ranoux, F. (1998). Modèles de prédiction des densités printanières de Perdrix Grises (*Perdix perdix*) et Rouges (*Alectoris rufa*) dans le Massif Central. *Gibier Faune Sauvage*, 15(4), 339–354.
- Real Academia Española. (2001). Biometría. En *Diccionario de la lengua española* (22.<sup>a</sup> ed.). Recuperado de <http://lema.rae.es/drae/?val=biometría>

- Reitz, F. (1988). Un modèle d'estimation de la réussite de la reproduction de la Perdrix Grise (*Perdix perdix* L.) à partir des conditions climatiques. *Gibier Faune Sauvage*, 5, 203-212.
- Ricci, J. C. (1981). Contribution de l'analyse discriminante a la comparaison de deux souches de Perdrix Rouge par des critères morphologiques. *Bulletin Mensuel de l'Office National de La Chasse, n° Special* (novembre), 105-116.
- Ricci, J. C. (1985). Influence de l'organisation sociale et de la densité sur les relations spatiales chez la Perdrix Rouge. Consequences demographiques et adaptatives. *Revue D'Ecologie La Terre Et La Vie*, 40(1), 53-85.
- Ricci, J. C. (1992). Situación de la Perdiz Roja en Francia. Gestión y reconstitución de las poblaciones. Nidificación y predación. En Fundación "la Caixa" (Ed.), *La perdiz roja. Gestión del hábitat* (pp. 117-139). Editorial AEDOS. Barcelona.
- Ricci, J. C., & Garrigues, R. (1986). Influence de certaines caractéristiques des agrosystèmes sur les populations de Perdrix Grises (*Perdix perdix* L.) dans la région Nord-Bassin Parisien. *Gibier Faune Sauvage*, 3, 369-392.
- Ricci, J. C., Mathon, J. F., Garcia, A., Berger, F., & Esteve, J. P. (1990). Effect of habitat structure and nest site selection on nest predation in Red-legged Partridges (*Alectoris rufa* L.) in French Mediterranean farmlands. *Gibier Faune Sauvage*, 7, 231-254.
- Rivas-Martínez, S. (1987). *Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España* (p. 267). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA. Serie Técnica.
- Rodríguez, P., Tortosa, F. S., & Gortázar, C. (2006). Daily variations of blood biochemical parameters in the Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*). *European Journal of Wildlife Research*, 52(4), 277-281.
- Rodríguez, P., Tortosa, F. S., Millán, J., & Gortázar, C. (2004). Plasma chemistry reference values from captive Red-legged Partridges (*Alectoris rufa*). *British Poultry Science*, 45(4), 565-7.
- Rodríguez, P., Tortosa, F. S., & Villafuerte, R. (2005). The effects of fasting and refeeding on biochemical parameters in the Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 140(1), 157-64.
- Rolley, R. E., Kubisiak, J. F., Paisley, R. N., & Wright, R. G. (1998). Wild Turkey population dynamics in Southwestern Wisconsin. *The Journal of Wildlife Management*, 62(3), 917-924.
- Rosin, A. V., Meriggi, A., Pella, F., & Zaccaroni, M. (2010). Demographic parameters of reintroduced Grey Partridges in Central Italy and the effect of weather. *European Journal of Wildlife Research*, 56(3), 369-375.
- Rothery, P., & Newton, I. (2002). A simple method for estimating timing and duration of avian primary moult using field data. *Ibis*, 144, 526-528.
- Rötzer, T., & Chmielewski, F. M. (2001). Phenological maps of Europe. *Climate Research*, 18, 249-257.
- Rueda, M. J., Baragaño, J. R., & Notario, A. (1992). Alimentación natural de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa* L.). En Fundación "la Caixa" (Ed.), *La perdiz roja. Gestión del hábitat* (pp. 27-39). Editorial AEDOS. Barcelona.
- Rueda, M. J., Baragaño, J. R., Notario, A., & Castresana, L. (1993). Estudio de la alimentación natural de los pollos de Perdiz Roja (*Alectoris rufa*). *Ecología*, 7, 429-454.
- Rutkowska, J., & Badyaev, A. V. (2008). Meiotic drive and sex determination: molecular and cytological mechanisms of sex ratio adjustment in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 363(6), 1675-1686.
- Sáenz De Buruaga, M., Lucio, A. J., & Purroy, F. J. (1991). *Reconocimiento de sexo y edad en especies cinegéticas*. Gobierno Vasco. Diputación Foral de Álava. Vitoria-Gasteiz.
- Sæther, B. E., & Engen, S. (2004). Population consequences of climate change. In *Effects of climate change on birds* (pp. 191-211). Oxford University Press.

- Sæther, B. E., Sutherland, W. J., & Engen, S. (2004). Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research*, 35 (04), 185–209.
- SAS Institute Inc. (2012). *JMP® 10 Basic Analysis and Graphing*. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Seavy, N. E., Dybala, K. E., & Snyder, M. a. (2008). Climate models and ornithology. *The Auk*, 125 (1), 1–10.
- Senar, J. C. (2004). *Mucho más que plumas*. Monografies del Museu de Ciències Naturals. Barcelona.
- SEO/BirdLife. (2013a). *Resultados del programa Sacin 2008- 2013*. Informe técnico. SEO/BirdLife. Madrid.
- SEO/BirdLife. (2013b). *Resultados del programa Sacre 1996- 2013*. Informe técnico. SEO/BirdLife. Madrid.
- Serra, L., Pirrello, S., Licheri, D., Griggio, M., & Pilastro, A. (2010). Sex-dependent response of primary moult to simulated time constraints in the rock sparrow *Petronia petronia*. *Journal of Avian Biology*, 41, 327-335.
- Siikamäki, P., Hovi, M., & Rätti, O. (1994). A trade-off between current reproduction and moult in the Pied Flycatcher –an experiment. *Functional Ecology*, 8 (5), 587–593.
- Slagsvold, T., & Grasaas, T. (1979). Autumn population size of the Capercaillie *Tetrao urogallus* in relation to weather. *Ornis Scandinavica*, 1, 37–41.
- Small, R. J., Holzward, J. C., & Rusch, D. H. (1991). Predation and hunting mortality of Ruffed Grouse in Central Wisconsin. *The Journal of Wildlife Management*, 55 (3), 512–520.
- Smith, A. A., & Willebrand, T. (1999). Mortality causes and survival rates of hunted and unhunted Willow Grouse. *The Journal of Wildlife Management*, 63 (2), 722–730.
- Smith, J. M. (1980). A new theory of sexual investment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7 (3), 247–251.
- Southwood, T. R. E. (1967). The Ecology of the Partridge: II. The Role of Pre-Hatching Influences. *Journal of Animal Ecology*, 36 (3), 557-562.
- Southwood, T. R. E., & Cross, D. J. (1969). The ecology of the Partridge: III. Breeding success and the abundance of insects in natural habitats. *Journal of Animal Ecology*, 8 (3), 497–509.
- Sparks, T. H., & Carey, P. D. (1995). The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947. *Journal of Ecology*, 83 (2), 321–329.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S., & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science (New York, N.Y.)*, 297 (5585), 1292–6.
- Stiner, M. C., Munro, N. D., Surovell, T. A., Tchernov, E., & Bar-yosef, O. (1999). Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science*, 283 (January), 190–194.
- Svensson, E., & Nilsson, J. Å. (1997). The trade-off between molt and parental care: a sexual conflict in the Blue Tit? *Behavioral Ecology*, 8 (1), 92–98.
- Svensson, L. (1975). *Identification Guide to European Passerines*. Naturhistoriska Riksmuseet. Stockholm.
- Swaddle, J. P., Witter, M. S., Cuthill, I. C., Budden, A., & McCowen, P. (1996). Plumage condition affects flight performance in Common Starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. *Journal of Avian Biology*, 27 (2), 103–111.
- Swenson, J. E. (1986). Differential survival by sex in juvenile Sage grouse and Gray partridge. *Ornis Scandinavica*, 17, 14–17.
- Swenson, J. E., Saari, L., & Bonczar, Z. (1994). Effects of weather on Hazel Grouse reproduction: an allometric perspective. *Journal of Avian Biology*, 25 (1), 8–14.
- Tapia, L., & Domínguez, J. (2007). Broad-scale habitat use by Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) in a low-density area in Northwestern Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 53 (3), 178–182.
- Tavares, P., Magalhães, M. C., & Fontoura, A. P. (2001). Ecology and social organization of the Red-leeged Partridge (*Alectoris rufa*) in Central Portugal. *Game and Wildlife Science*, 18 (3-4), 469–481.

- Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F., & Tichit, M. (2014). Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. *Biological Conservation*, *176*, 243–251.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Hiraldo, F., & Donazar, J. A. (1998). Conflicts between Lesser Kestrel Conservation and European Agricultural Policies as Identified by Habitat Use Analyses. *Conservation Biology*, *12* (3), 593–604.
- Tellería, J. L. (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Editorial Raíces. Madrid.
- Tellería, J. L., De la Hera, I., & Pérez-Tris, J. (2013). Morphological variation as a tool for monitoring bird populations: a review. *Ardeola*, *60* (2), 191–224.
- Tellería, J. L., & Sáez-Royuela, C. (1985). L'évolution démographique du Sanglier (*Sus scrofa*) en Espagne. *Mammalia*, *49* (2), 195–202.
- Thompson, D. R., & Kabat, C. (1950). The wing molt of the Bob-white. *The Wilson Bulletin*, *62* (1), 20–31.
- Ticehurst, N. F. (1914). Dr. L. Bureau's work on the Partridge. *British Birds*, *7* (5), 156–161.
- Treussier, M., & Fouquet, M. (1978). Contribution à l'étude de la Perdrix Rouge *Alectoris rufa* L., par l'analyse des mesures d'ailes d'oiseaux tués à la chasse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de La Chasse*, *8*, 38–57.
- Tri, A. N., Sands, J. P., Buelow, M. C., Williford, D., Wehland, E. M., Larson, J. A., ... Brennan, L. A. (2012). Impacts of weather on northern Bobwhite sex ratios, body mass, and annual production in South Texas. *The Journal of Wildlife Management*, *77* (3), 579–586.
- Valkama, J., Korpimäki, E., Arroyo, B., Beja, P., Bretagnolle, V., Bro, E., ... Viñuela, J. (2005). Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *80* (2), 171–203.
- Vargas, J. M., Duarte, J., & Farfán, M. A. (2011). Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) chick survival in relation to habitat structure in Mediterranean farmlands. En *XXX IUGB Congress International Union of Game Biologists and Perdix XIII. Barcelona, Spain, 5-9 September*.
- Vargas, J. M., Farfán, M. A., & Guerrero, J. C. (2006a). Comarcalización cinegética a escala regional: la experiencia piloto de Andalucía (Sur de España). *Ecología*, *20*, 415–434.
- Vargas, J. M., Farfán, M. A., Guerrero, J. C., & Real, R. (2004). Caracterización de los aprovechamientos cinegéticos a escala macros espacial: un ejemplo aplicado a la provincia de Granada (Sur de España). *Ecología*, *18*, 53–70.
- Vargas, J. M., Guerrero, J. C., Farfán, M. A., Barbosa, A. M., & Real, R. (2006b). Land use and environmental factors affecting Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) hunting yields in southern Spain. *European Journal of Wildlife Research*, *52* (3), 188–195.
- Villafuerte, R., & Negro, J. J. (1998). Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecology Letters*, *1* (3), 151–154.
- Villanúa, D. (2007). *Parásitos de la Perdiz Roja: implicaciones para su aprovechamiento cinegético y conservación*. Tesis Doctoral. Universidad de Castilla-La Mancha - IREC. Departamento de Ciencia y Tecnología Agroforestal.
- Villanúa, D., Acevedo, P., Escudero, M. A., & Gortázar, C. (2005). Factors affecting summer densities of the Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*). En K. Polhmeyer (Ed.), *Extended Abstracts of the XXVIIth Congress of the International Union of Game Biologists* (pp. 195–197). Hannover: DSV-Verlag Hamburg.
- Villanúa, D., Torres, J., Lerános, I., Ardaiz, J., Alzaga, V., Ros, F., ... Castién, E. (2011). Relationship between landscape heterogeneity loss and Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) population's survival. En *XXX IUGB Congress International Union of Game Biologists and Perdix XIII. Barcelona, Spain, 5-9 September*.

- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., & Lozano, J. (2007). Is the wild Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodiversity and Conservation*, 16 (12), 3489–3504.
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of The Royal Society. B, Biological Sciences*, 276, 2323–2331.
- Vizeu-Pinheiro, M. F. (1970). *Algumas considerações sobre a evolução duma população de Perdiz Vermelha: Alectoris rufa hispanica Seoane*. Informe técnico. Secretaria de Estado da Agricultura, Direcção-Geral dos Serviços Florestais e Aquícolas.
- Vizeu-Pinheiro, M. F. (1977). Estudio sobre la alimentación de la Perdiz Roja (*Alectoris rufa*). *Boletín de La Estación Central de Ecología*, 6 (11), 105–116.
- Watson, A. (1973). Moults of wild Scottish Ptarmigan, *Lagopus mutus*, in relation to sex, climate and status. *Journal of Zoology*, 171 (2), 207–223.
- Wegge, P. (1980). Distorted sex ratio among small broods in a declining Capercaillie population. *Ornis Scandinavica*, 11 (2), 106–109.
- Yanes, M., Herranz, J., De la Puente, J., & Suárez, F. (1998). La Perdiz Roja. Identidad de los depredadores e intensidad de la depredación. En *La perdiz roja. I curso* (pp. 135–147). Grupo Editorial V y FEDENCA. Alcobendas, Madrid.
- Yom-Tov, Y., Benjamini, Y., & Kark, S. (2002). Global warming, Bergmann's rule and body mass – are they related? The Chukar Partridge (*Alectoris chukar*) case. *Journal of Zoology*, 257 (4), 449–455.
- Yom-Tov, Y., & Geffen, E. (2011). Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews*, 86 (2), 531–41.
- Zabaleta, A. (2010). *Estudio de las características biológicas y morfológicas de las poblaciones repobladas de Perdiz Roja (Alectoris rufa) en cotos de Lleida, Albacete, Ciudad Real y Badajoz durante la temporada de caza de 2005-2006*. Trabajo Práctico Tutorado. Universidad de Lleida. ETSEA. Departamento de Producción Animal.



