

R. 923

043

UB

MAÑ

bio

BIOLOGIA TROFICA, US DE L'HABITAT I BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIO
DE L'ASTOR ACCIPIITER GENTILIS (Linnaeus, 1758) A LA SEGARRA.

TESI DOCTORAL

SANTI MAÑOSA

DEPARTAMENT DE BIOLOGIA ANIMAL
SECCIO DE ZOOLOGIA VERTEBRATS
FACULTAT DE BIOLOGIA
UNIVERSITAT DE BARCELONA

Barcelona, 1991



9. Proporció de sexes en la descendència.

9.1. Introducció.

Des que FISHER (1930) la va emetre, la teoria referent a les proporcions de sexes en la descendència dels organismes de reproducció sexual ha rebut força atenció per part dels investigadors. Segons aquesta teoria, recolzada per un potent rerafons teòric i matemàtic, la proporció de sexes en la progenie dels organismes sexuats al final del període d'inversió parental ha de ser inversament proporcional als costos necessaris per a produir cada un dels sexes. És a dir, la inversió que fa la població reproductora en cada un dels sexes ha de ser idèntica. En les espècies monomòrfiques aquest objectiu s'assoleix fàcilment produint una descendència amb una proporció de sexes equilibrada 1:1. En les espècies que, com en el cas de l'astor, es presenta un acusat dimorfisme sexual de mida, presumiblement els costos de producció del sexe més gran seran més elevats i, per tant, caldria esperar una proporció de sexes al final del període parental esbiaixada en favor del sexe més petit. Alguns autors (NEWTON, 1978; MOSS, 1979; RICHTER, 1983) han proposat que en les espècies d'ocells dimòrfiques les diferències en els costos de producció desapareixen o es redueixen com a conseqüència dels diferents patrons de creixement i desenvolupament mostrats per cada un dels sexes. Experiències més recents semblen indicar que això no és així (FRUNKIN, 1988; TEATHER, 1987; COLLOPY, 1980) i que, en més o menys mesura, l'acusat dimorfisme sexual de mida entre sexes comporta costos energètics diferents. Una altra possibilitat que permetria igualar els costos de producció per càpita de cada un dels sexes seria l'existència d'uns patrons de mortalitat diferencials al llarg del període de creixement, de forma que finalment s'aconseguís una despesa energètica total igual per als dos sexes (LEIGH, 1970).

L'astor presenta un acusat dimorfisme sexual de mida que es fa patent ja a partir dels quinze dies d'edat i es completa al final

del període de creixement. La raó de pesos entre femelles i mascles al final del creixement en la població estudiada (en base als valors assímptòtics del pes mostrats al capítol 8) val 1.41. Segons la teoria de la raó de sexes caldria esperar, en aquesta espècie, que la proporció entre mascles i femelles al final del període d'inversió parental mostrés una forta desproporció en favor dels mascles. Aquest fet ha suscitat la realització d'alguns estudis sobre la raó de sexes en els polls d'astor que aporten, però, resultats contradictoris i en cap cas favorables a la hipòtesi plantejada. MLIKOVSKY & PIECHOCKI (1984) esmenten una raó de sexes a l'envol de 0.88 (N=126) favorable a les femelles i significativament diferent de 1.0. Les dades de WIKMAN (1975) permeten calcular una raó de sexes a l'envol de 1.1 (N=1145) no significativament diferent de 1.0. Si bé el volum de dades que nosaltres hem obtingut és inferior al d'aquest treballs, pensem que és interessant mostrar els nostres resultats, ni que sigui a títol preliminar.

9.2. Resultats.

Raó de sexes dels ous i raó de sexes primària.

La raó de sexes dels ous (TAULA 1) val 1:1 tant quan es consideren tots els anys plegats com per a cada any separatament, no observant-se desviacions estadísticament significatives respecte aquesta proporció en cap d'ells. Igualment, la raó de sexes primària no és estadísticament diferent de 1 ni globalment ni en cap dels anys considerats. Si bé WIKMAN (1975) arriba a la conclusió de l'existència d'una raó de sexes primària significativament esbiaixada a favor dels mascles, utilitza per a la determinació de la raó de sexes primària una metodologia indirecta a partir de la raó de sexes secundària de les niuades de 4 polls i no té en compte la possible existència de diferències en la raó de sexes primària segons la mida de niuada. Tot i que la mostra que nosaltres hem emprat és força més reduïda que la de WIKMAN (1975), la metodologia directa que hem emprat és molt més precisa i sembla suficient per a concloure que, com s'ha demostrat en altres aus i rapinyaires la raó de sexes dels ous val 1:1. A més, no sembla existir mortalitat diferencial entre sexes durant la fase ou, ja que no s'observen diferències estadísticament significatives entre la raó de sexes dels ous

TAULA 1. Raó de sexes en els ous i raó de sexes primària (veure definicions al text) en les niuades d'astor. Cap de les proporcions es desvia de forma significativa de la proporció 1:1 (test binomial; $p > 0.025$).

	RAO SEXES OUS					RAO SEXES PRIMARIA					RAO DE SEXES BRUTA				
	87	88	89	90	TOTAL	87	88	89	90	TOTAL	87	88	89	90	TOTAL
n ^o niuades	7	12	5	5	29	10	15	8	4	37	11	18	10	9	48
MASCLES	13	22	8	4	47	16	25	13	5	59	16	30	15	9	70
FEMELLES	8	24	7	8	47	13	24	10	9	56	14	31	13	16	74
M/F	1.6	0.9	1.1	0.5	1.0	1.2	1.0	1.3	0.5	1.0	1.1	1.0	1.1	0.6	0.9

TAULA 2. Raó de sexes secundària en la població d'astors estudiada. Cap de les proporcions és significativament diferent de 1.0 (Test binomial).

	1987	1988	1989	1990	TOTAL
nº de niuades	7	13	8	7	35
MASCLES	11	17	10	6	44
FEMELLES	8	21	8	11	48
M/F	1.4	0.8	1.2	0.5	0.9

TAULA 3. Distribució de freqüències de niuades de diferent composició al moment de néixer (raó de sexes primària). En cap mida de niuada s'observen diferències estadísticament significatives entre la distribució observada i l'esperada en base a una distribució binomial amb $p = q = 0.5$. (test de Chi quadrat $p > 0.05$ en totes les files).

MM	MF	FF			
2	4	0			
MMM	MMF	MFF	FFF		
1	10	9	2		
MMMM	MMMF	MMFF	MFFF	FFFF	
1	1	5	1	0	
MMMMM	MMMMF	MMMFF	MMFFF	MFFFF	FFFFF
0	0	0	0	1	0

TAULA 4. Raó de sexes primària en funció de l'ordre de naixement i de la mida de niuada inicial.

ordre mida niuada	0	1	2	3	4	TOTAL	M/F
2	5/2	3/1	-	-	-	8/4	2.0
3	18/17	7/3	7/14	-	-	32/34	0.9
4	8/5	3/0	4/4	3/5	-	18/14	1.3
5	0/1	1/1	0/0	0/1	0/1	1/4	0.2
TOTAL	31/26	14/5	11/18	3/6	0/1	59/56	1.0
M/F	1.2	2.8	0.6	0.5	-	1.0	

TAULA 5. Raó de sexes primària en l'astor segons l'ordre de naixement. Les diferències no són estadísticament significatives. (Test binomial).

	Primer i segon poll	Terçer, quart i cinquè poll
MASCLE	45	14
FEMELLA	31	25
M/F	1.45	0.56

TAULA 6. Raó de sexes secundària en funció de l'ordre de naixement i de la mida de niuada al moment de l'envol.

ordre mida envol	0	1	2	3	TOTAL	M/F
1	1/1	0/1	-	-	1/2	0.5
2	8/5	5/2	0/2	-	13/9	1.4
3	12/15	4/4	5/11	0/0	21/30	0.7
4	3/3	2/1	3/0	1/3	9/7	1.3
TOTAL	24/24	11/7	8/11	1/3	44/48	0.9
M/F	1.0	1.6	0.7	0.3	0.9	

i la raó de sexes primària. La raó de sexes al moment del sexat dels polls (TAULA 1) tampoc no es desvia significativament de la unitat en cap dels anys considerats ni pel conjunt total de la mostra. Per tant, podem concloure que entre el moment del naixement i el moment del sexat dels polls no es dona mortalitat diferencial entre els sexes.

Quan s'analitza la raó de sexes primària en funció de la mida de niuada, no es detecten desviacions significatives respecte la proporció 1:1 en cap mida de niuada (TAULA 3 i TAULA 4). Pel que fa a l'ordre de naixement (TAULA 4 i TAULA 5) sembla que els dos primers polls tendeixen a ser mascles mentre que en els polls d'ordres superiors la tendència s'inverteix, però en cap dels dos casos aquest patró assoleix significació estadística.

Raó de sexes secundària.

Tal com l'hem definida en l'apartat metodològic, la TAULA 2 mostra la raó de sexes secundària pels diferents anys d'estudi i per la globalitat del període de seguiment. En cap cas s'observen diferències significatives en relació a la proporció 1:1. Com en el cas de la raó de sexes primària, la mida de niuada (TAULA 6) no condiciona la raó de sexes secundària, a diferència del que obtenen altres autors (WIKMAN, 1975) i que atribueixen a l'existència de mortalitat diferencial entre sexes. La tendència que observàvem en el cas de la raó de sexes primària en relació a l'ordre de naixement es manté en la raó de sexes secundària (TAULA 6) si bé tampoc assoleix significació estadística.

9.3. Discussió.

Si bé cap dels treballs esmentats per NEWTON (1979, taula 2) o SLAGSVOLD et al. (1986, taula 2) dona peu a suposar l'existència en els rapinyaires i en les aus en general de raons de sexes primàries favorables als mascles, el treballs de WIKMAN (1975) amb l'astor i d'EDWARDS et al. (1988) amb Aquila chrysaetos apunten la possibilitat de que tals desviacions puguin existir. En aquests casos, la mortalitat més elevada dels mascles els anys dolents s'encarregaria d'acostar la proporció de sexes final a nivells equilibrats. Si això fos així, la compensació dels costos entre mascles i femelles es produiria en aquestes aus, al menys en part, a través d'un increment en la despesa en la producció dels ous de sexe més petit i en el cost associat a la mortalitat més elevada en aquest sexe. Els resultats obtinguts per nosaltres, contràriament als d'aquests autors, indiquen que la raó de sexes primària en l'astor és 1:1 i per tant el nostre cas no és comparable als que acabem de descriure. La proporció de sexes al moment de l'envol per a la població estudiada no és tampoc diferent de 1:1. A resultats similars arriben NEWTON & MARQUIS (1979) en el cas d'Accipiter nisus i ROSENFELD et al. (1985) amb Accipiter cooperi, dues espècies properes a l'astor i que mostren també un dimorfisme sexual de mida molt acusat i també WIKMAN (1975) en el cas d'Accipiter gentilis. Moltes altres espècies dimòrfiques mostren raons de sexe secundàries no diferents de forma significativa de la unitat (TEATHER, 1987; RICHTER, 1983), però existeixen excepcions. Algunes espècies dimòrfiques mostren raons de sexe secundàries diferents de la unitat, però no sempre en la direcció favorable al sexe més petit. Així, per exemple, en el cas dels rapinyaires es coneixen diversos casos de proporcions de sexes secundàries esbiaixades en favor de les femelles (BALFOUR & CADBURY, 1979 i PICOZZI, 1980 en el cas de Circus cyaneus, COLLOPY (1980) en el cas de Aquila chrysaetos). La causa habitualment adduïda per a explicar aquestes proporcions és la dominància de les femelles sobre els mascle en aquest grup d'ocells.

NEWTON & MARQUIS (1979) atribueixen la no existència de cap mena d'esbiaixament en la raó de sexes primària d'Accipiter nisus al fet que no detecten mortalitat diferencial entre els sexes, i opinen que no existeixen diferències en els costos de producció dels dos sexes. Les diferències en els patrons de desenvolupament somàtic i comportamental serien les encarregades d'equilibrar les despeses (RICHTER, 1983). Si bé les nostres dades semblen indicar també la no existència de mortalitat diferencial (veure capítol 8), no estem d'acord amb l'opinió referent a la igualtat de costos de producció. Les evidències més recents amb Accipiter nisus, Aquila chrysaetos i altres aus (FRUNKIN, 1988; COLLOPY, 1980; TEATHER, 1987 respectivament) mostren que en les espècies dimòrfiques el sexe més gran consumeix més aliment que el més petit. En tot cas pensem que l'existència d'una raó de sexes primària gens esbiaixada és conseqüència del sistema heterogamètic de determinació sexual en les aus, que limita fortament les possibilitats de manipulació al moment de la concepció, si bé no ho impossibilita (FUTUYMA, 1986). Tota manera no es pot descartar l'existència de mecanismes posteriors a la concepció que permetessin o ocasionessin la manipulació de la raó de sexes (veure MEAD et al., 1987) de forma adaptativa o no.

Els costos associats a la producció de cada un dels sexes es poden mesurar en termes energètics, però potser la forma més justa de fer-ho és mesurar-los en termes de cost reproductiu (TRIVERS, 1972). En aquest sentit, el fet que un dels dos sexes requereixi més energia que l'altre per a ser produït no implica que comporti costos reproductius més elevats i per tant no caldria que es produïssin ajustaments a nivell de raó de sexes al final del període d'inversió parental.

El fet que la raó de sexes primària pugui estar esbiaixada en funció de l'ordre de naixement mereixeria la realització d'estudis més amplis per tal d'averiguar si la tendència que nosaltres hem observat té o no validesa estadística. Com hem vist, la raó de sexes primària i la raó de sexes al moment del sexat no difereixen de la unitat ni entre si. Per tant, l'efecte

de l'ordre de naixement sobre el sexe no es pot atribuir a l'existència de mortalitat diferencial entre els sexes durant les primeres dues setmanes de vida que, com ja hem esmentat en l'apartat referent als patrons de mortalitat, és inexistent. Així doncs, l'efecte de l'ordre de naixement ha de ser atribuït a fenòmens anteriors a l'eclosió. Com ja hem vist, els ous eclosionen preferentment en el mateix ordre en el qual són postos. Així doncs, si l'ordre de naixement altera la probabilitat de pertànyer a un o altra sexe, el mecanisme responsable ha de tenir lloc abans de la posta i no pot ser atribuït, per exemple, al fet que els mascles tinguin un període d'incubació més breu. Recordem, a més, que tots dos sexes eclosionen a partir d'ous de mesures idèntiques i, per tant, no sembla plausible que tinguin temps d'incubació diferents. Al menys en quatre altres espècies d'aus, Anser caerulescens (ANKNEY, 1982; però veure COOKE & HARMSSEN, 1983), Larus delawarensis (RYDER, 1983), Zonotrichia leucophrys (MEAD et al. 1987) i Haliaeetus leucocephalus (BORTOLOTTI, 1986), s'han trobat indicis de l'existència d'esbiaixaments en la raó de sexes primària en funció de l'ordre de naixement. Si bé BORTOLOTTI (1986) explica aquest fenomen com una adaptació de cara a la disminució de la mortalitat en les niuades, aquest fet no s'explicaria en aus nidífugues com Anser caerulescens o seminidícoles Larus delawarensis. Resulta interessant constatar que tots aquest treballs, excepció feta del de BORTOLOTTI (1986), detecten una preponderància de mascles a l'inici de la posta i de femelles al final, coincidint amb el que nosaltres detectem. En el nostre cas, aquest efecte podria resultar beneficiós de cara a reduir la mortalitat dels mascles que, naixent en primer lloc, prenen avantatge sobre les femelles i d'aquesta forma es redueix el grau de diferència de mida durant la segona meitat del període d'estada al niu. D'altra banda, en cas d'apareixer de forma imprevista limitacions en les fonts d'aliment, s'assegura que els costos associats a la reducció de niuada recaiguin preferentment sobre el sexe més costós energèticament parlant. Aquest podria ser un mecanisme alternatiu que expliqués com es pot equilibrar la despesa en cada un dels sexes sense haver de

recorrer a explicacions basades en la inexistència de costos diferents ja que, com hem vist, en el cas de l'astor les diferències en els patrons de creixement i desenvolupament no semblen ser capaces de justificar un consum similar d'energia per a la producció de mascles i femelles.

És evident que la mostra amb la qual nosaltres hem treballat és encara insuficient per a poder treure conclusions relatives a l'ordre de naixement dels polls en funció del seu sexe, però aquest resulta ser un camp força engrescador per a continuar treballant.

10. L'èxit reproductor.

10.1. Introducció.

El coneixement dels factors que determinen l'èxit reproductor de les espècies és de capital importància per a la seva gestió i conservació. L'evolució de les diferents estratègies reproductives és deguda, en últim terme, al fet que maximitzen el nombre de descendents que sobreviuen fins a l'edat adulta que un individu és capaç de produir al llarg de tota la seva vida. Donada la dificultat que l'estimació d'aquest paràmetre comporta, l'èxit reproductor, és a dir, el nombre de descendents produïts al final del període de inversió parental, constitueix un bon indicador de l'eficàcia biològica dels diversos individus d'una espècie i del valor adaptatiu de les diverses estratègies alternatives que puguin presentar. L'èxit reproductor de les aus s'ha mostrat depenent de diversos factors ambientals tals com les característiques de l'hàbitat de nidificació, el clima, la disponibilitat d'aliment, o biològics com per exemple l'edat dels progenitors. En aquest apartat pretenem analitzar els principals factors que determinen les variacions en l'èxit reproductor de la població d'astor estudiada, tant a nivell espacial (diferències entre parelles) com temporal (diferències interanuals). En primer lloc analitzarem les causes que ocasionen els fracassos reproductors totals o parcials i la importància de cada una d'aquestes causes. En segon lloc s'analitza per separat les variacions en l'èxit reproductor atribuïbles a diversos factors. Finalment, es fa una anàlisi del tipus de pèrdues que condiciona més fortament les variacions interanuals en l'èxit reproductor. Les relacions entre la mida i la data de posta i l'èxit reproductor s'analitzen als capítols 6 i 7.

10.2. Resultats.

Aquest resultat es basen en el control de 153 reproduccions: 52 reproduccions controlades des de 1978 fins a 1985, 12 controlades l'any 1986, 17 l'any 1987, 27 l'any 1988, 23 l'any 1989 i 22 l'any 1990.

10.2.1. Pèrdues totals.

Del total de 153 reproduccions, 88 (57.5 %) arribaren a treure almenys un poll, mentre que la resta, 65 (42.5 %) acabaren en fracàs total. El percentatge de reproduccions amb èxit varia d'uns anys als altres (TAULA 1), com també ho fan els motius que determinen els fracassos reproductors (TAULA 2). En relació a les postes realitzades (N=142) únicament el 62% arriba a produir algun poll a l'envol (TAULA 3).

TAULA 1. Variació interanual del percentatge de parelles que fracassen totalment o parcialment, en relació al total de parelles (N) o al total de parelles en que es coneix (N') si l'èxit ha estat total, parcial o nul. Les diferències no són estadísticament significatives. (Chi Quadrat; $p > 0.05$).

ANY	N	FRACAS TOTAL	FRACAS PARCIAL (N')
GLOBAL	153	42.5	30.6 (124)
ABANS 1986	52	42.3	17.8 (28)
1986	12	33.3	50.0 (10)
1987	17	41.2	23.5 (17)
1988	27	37.0	44.0 (25)
1989	23	56.5	22.7 (22)
1990	22	54.5	36.4 (22)

TAULA 2. Causes del fracàs reproductor total. Percentatge de les reproduccions que fracassen totalment atribuïbles a diverses causes. Els percentatges no sumen necessàriament 100, ja que un mateix fracàs total pot ser degut a diverses causes.

	GLOBAL	abans 86	1986	1987	1988	1989	1990
NO PONEN	16.9	13.7	0.0	14.3	0.0	15.4	41.7
ABANDO	24.6	0.0	0.0	0.0	37.5	53.8	50.0
MAL TEMPS	1.5	0.0	0.0	14.3	0.0	0.0	0.0
PREDACIO	12.3	0.0	0.0	14.3	25.0	30.8	8.3
ESPOLI	30.8	68.2	33.3	42.8	12.5	0.0	0.0
MOLESTIES	6.1	9.1	0.0	14.3	12.5	0.0	0.0
DESCONEGUT	9.2	9.1	66.6	0.0	25.0	0.0	0.0
nº fracassos totals	65	22	3	7	8	13	12

Veiem com la causa principal del fracàs total de les reproduccions és l'espoli dels nius per part de l'home, fenòmen que és la causa del fracàs del 13.1% de les reproduccions iniciades. Aquests espolis són realitzats majoritàriament pels guardes dels vedats de caça que maten les niuades senceres o les retiren dels nius, però sense dedicar els polls a cap finalitat concreta. La segona causa de fracàs total el constitueixen els abandonaments de les reproduccions, que afecten sempre les postes i no els polls. Aquest fenòmen afecta el 10.5% de parelles que inicien la reproducció, però no desemboca necessàriament en el fracàs reproductor ja que, en anys bons, no són rares les postes de substitució. L'any 1988 es produïren postes de reposició en dos dels tres casos d'abandonament, extrem que no es detectà els altres anys. Els motius que ocasionen l'abandonament de les postes no ens són conegut, però segurament es poden atribuir a molesties reiterades prop de l'àrea de cria o manca d'aliment suficient. Si no tenim en compte aquelles parelles que abandonen el procés reproductiu abans d'iniciar la posta (7.2% de les parelles que inicien la reproducció), la predació constitueix el tercer factor de fracàs reproductor més important i afecta el 5.2% de les reproduccions iniciades. El predador principal de les niuades d'astor a l'àrea d'estudi és el duc Bubo bubo,

mentre que els còrvids Garrulus glandarius i Corvus corax són els principals destructors de les postes. El paper real de la predació sobre la reducció de l'èxit reproductor pot quedar exagerat si tenim present que gran part de la predació pot ser posterior a un abandonament previ de la niuada o deguda a una situació ja alterada del procés reproductiu que d'una o altra forma hauria conduït de forma inevitable al fracàs reproductiu.

10.2.2. Pèrdues parcials.

88 reproduccions van culminar amb l'envol d'almenys un poll. En 29 casos no es coneix amb exactitud la mida de posta i/o el nombre de polls a l'envol, de manera que no és possible saber si l'èxit reproductor és total (volen tants polls com ous) o parcial (el nombre d'ous és superior al nombre de polls que volen). En les 59 reproduccions exitoses en que s'ha pogut determinar si l'èxit reproductor era total o parcial, el 35.6% dels casos l'èxit fou total i el 64.4% l'èxit fou parcial. Les pèrdues parcials són atribuïbles en un 23.6% a pèrdues d'ous, un 65.8 % a pèrdues de polls i un 10.5% a pèrdues d'ous i polls. A la TAULA 4 es sintetitza l'origen de les reduccions parcials de l'èxit reproductor i a la TAULA 1 les variacions interanuals d'aquest paràmetre.

És ben evident que la major part de les reduccions parcials en la niuada tenen un origen "natural" entenent que ens referim a un fenòmen de reducció de la mida de niuada que no es produeix com a resultat de la intervenció directa de cap factor extern. La segona causa de fracàs parcial de les reproduccions la constitueixen els espolis parcials, principalment de polls, segurament per a dedicar-los a la falconeria. Els abandonaments parcials fan referència a postes abandonades abans del seu acabament i reiniciades posteriorment al mateix o a un altre niu.

TAULA 4. Causes de les pèrdues parcials de l'èxit reproductor. S'indica el percentatge de reproduccions amb reducció parcial que són atribuïbles a diferents motius. El terme "NATURAL" es refereix a la reducció parcial de la mida de posta o niuada no deguda a factors externs sinó a fenòmens de mortalitat diferencial entre ous o polls d'una mateixa niuada deguts a la inviabilitat dels ous, fam, competència entre germans, etc.

	GLOBAL	ABANS 1986	1986	1987	1988	1989	1990
ABANDO	2.6	0.0	0.0	25.0	0.0	0.0	0.0
NATURAL	68.4	40.0	60.0	25.0	90.9	100.0	62.5
PREDACIO	5.3	0.0	0.0	0.0	9.1	0.0	12.5
ESPOLI	21.0	40.0	20.0	50.0	9.1	0.0	25.0
MOLEST.HUM.	5.3	0.0	20.0	0.0	9.1	0.0	0.0
DESCONEGUT	2.6	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
nº fracassos parcials	38	5	5	4	11	5	8

10.2.3. Exit reproductor global de la població estudiada.

S'han utilitzat diverses mesures de l'èxit reproductor. En primer lloc la PRODUCTIVITAT que correspon al nombre total de polls que volen dividit pel nombre total de parelles controlades. Aquest valor inclou, doncs, aquelles parelles que no realitzen la posta però que són presents a l'àrea d'estudi.

La TAXA D'ENVOL és el cocient entre el nombre total de polls produïts i el nombre de parelles que treuen algun poll a l'envol. Finalment, el cocient entre el nombre de polls que volen i el nombre de parelles que realitzen posta ens dóna una altra estima de l'èxit reproductor que denominarem N° DE JOVES PER POSTA, i el nombre de joves que volen dividit pel nombre d'ous postos ens dóna el N° DE JOVES PER OU.

La Productivitat global de la població estudiada des de 1978 fins al 1990 (ambdòs inclosos) és de 1.35 ± 1.37 (N = 147) polls/parella. La Taxa d'envol és de 2.41 ± 0.89 (N = 82) polls/parella i el N° de joves per posta és de 1.53 ± 1.43 (N

= 103) joves/posta. El N^o de joves per ou és de 0.45 ± 0.42 (N = 103) joves per ou post.

10.2.4. Variacions interanuals de l'èxit reproductor.

Si bé els valors dels paràmetres que reflexen l'èxit reproductor anual de les parelles semblen haver experimentat una forta davallada a partir de l'any 1989 (TAULA 5), aquestes diferències no són estadísticament significatives. Però si s'agrupen els anys en dos grups, abans de l'aparició de la pneumònia hemorràgica vírica del conill (1978 - 88) i a partir de l'aparició d'aquesta malaltia (1989 -90) respectivament, s'obtenen diferències estadísticament significatives en la productivitat (Test de Kruskal-Wallis; $p=0.008$) i el nombre de parelles amb èxit (Test Chi quadrat; $p=0.034$) però no en la taxa d'envol (Test Kruskal-Wallis; $p=0.5158$) ni en el nombre de joves per posta, ni en el nombre de joves per ou (Test Kruskal-Wallis; $p=0.0744$), com tampoc en el percentatge de postes amb èxit (Test Chi quadrat; $p=0.1525$).

10.2.5. Influència de les variables meteorològiques.

S'han realitzat anàlisis de correlació no paramètrics entre diverses variables indicadores de l'èxit reproductor de cada parella i les variables meteorològiques següents calculades per a cada any: Temperatures màximes dels mesos de gener, febrer, març, abril, maig i juny (max1, max2, max3, max4, max5, max6 respectivament); Temperatures mínimes dels mateixos mesos (min1, min2, min3, min4, min5, min6 respectivament); Precipitació total caiguda al llarg de cada un d'aquests mesos (pre1, pre2, pre3, pre4, pre5, pre6 respectivament) i nombre de dies de precipitació cada un d'aquests mesos (dies1, dies2, dies3, dies4, dies5, dies6 respectivament). Cap de les variables mostra correlació estadísticament significativa ni amb la taxa d'envol ni amb la productivitat de les parelles.

TAULA 5. Variació de l'èxit reproductor de la població estudiada en els darrers anys. ($\bar{x} \pm \text{STD}$; N). A la darrera fila s'indica la probabilitat associada a la prova Kruskal-Wallis o Chi quadrat.

	PRODUCTIVITAT	JOVES PER POSTA	TAXA D'ENVOL
1978-85	1.33 \pm 1.34; 51	1.56 \pm 1.62; 18	2.34 \pm 0.86; 29
1986	1.73 \pm 1.42; 11	1.90 \pm 1.37; 10	2.37 \pm 1.06; 8
1987	1.41 \pm 1.42; 17	1.71 \pm 1.38; 14	2.40 \pm 0.97; 10
1988	1.84 \pm 1.49; 25	1.84 \pm 1.49; 25	2.71 \pm 0.92; 17
1989	0.95 \pm 1.29; 22	1.05 \pm 1.32; 20	2.33 \pm 0.87; 9
1990	0.95 \pm 1.24; 21	1.25 \pm 1.29; 16	2.22 \pm 0.83; 9
	p=0.2465	p=0.4196	p=0.8391
	JOVES PER OU	% PARELLES EXIT	% POSTES AMB EXIT
1978-85	0.42 \pm 0.44; 18	57.7	61.2
1986	0.57 \pm 0.40; 10	66.7	75.0
1987	0.56 \pm 0.45; 14	58.8	62.5
1988	0.51 \pm 0.41; 25	63.0	70.4
1989	0.33 \pm 0.42; 20	43.5	47.6
1990	0.36 \pm 0.38; 16	45.5	58.8
	P=0.3967	P=0.3923	P=0.6093

TAULA 6. Comparació dels paràmetres reproductius de la població d'astor estudiada abans i després de l'aparició de la pneumònia hemorràgica vírica del conill. A la darrera columna s'indica si la diferència entre els grups és o no significativa (NS: no significatiu; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$).

	ABANS PNEUMONIA	DESPRES PNEUMONIA	
DATA POSTA	15.79 \pm 9.54 (47)	18.24 \pm 7.87 (29)	NS
MIDA POSTA	3.48 \pm 0.77 (67)	2.97 \pm 0.87 (37)	**
PRODUCTIVITAT	1.51 \pm 1.39 (104)	0.95 \pm 1.25 (43)	*
JOVES PER POSTA	1.57 \pm 1.39 (100)	1.14 \pm 1.29 (36)	NS
TAXA D'ENVOL	2.45 \pm 0.91 (64)	2.28 \pm 0.83 (18)	NS
JOVES/OU	0.50 \pm 0.42 (67)	0.34 \pm 0.40 (36)	NS
% PARELLES EXIT	63.0 %	44.4 %	*
% POSTES EXIT	65.7 %	51.4 %	NS

10.2.6. Influència de la composició de la dieta sobre l'èxit reproductor.

Els percentatges dels diferents grups de preses en la dieta d'aquelles reproduccions en que es disposava d'almenys 20 preses s'han correlacionat per mitjà del coeficient de correlació de Spearman amb la mida de posta, la mida de niuada, la productivitat i la taxa d'envol. Unicament un grup de preses semblen ser capaç d'incrementar l'èxit reproductor, a saber, els Lagomorfs, el consum dels quals es correlaciona positivament amb la mida de posta ($r_s = 0.4117$, $p=0.024$; $N=30$) i la mida de niuada ($r_s = 0.4312$, $p=0.017$; $N=30$). Altres grups, en canvi, semblen fer disminuir l'èxit reproductiu. Aquest és el cas dels Colúmbids que presenten una correlació negativa amb la mida de niuada ($r_s = -0.4748$, $p=0.008$; $N=30$) i amb la taxa d'envol ($r_s=-0.4009$, $p=0.021$) i dels Túrvids el consum dels quals es correlaciona negativament amb la taxa d'envol ($r_s=-0.3444$, $p=0.042$). Per tal d'evitar la distorsió que pot introduir en l'anàlisi les disminucions de productivitat causades directament per l'home, s'ha repetit l'anàlisi eliminant aquelles reproduccions en que l'èxit reproductor ha estat alterat per qualsevol mena d'interferència humana. Novament els Lagomorfs provoquen un increment en la mida de posta ($r_s=0.4545$; $p=0.020$) i la mida de niuada ($r_s=0.4841$, $p=0.012$), mentre que els Colúmbids provoquen un descens en la mida de niuada ($r_s=-0.4093$, $p=0.038$), els Túrvids un descens en la mida de posta ($r_s=-0.4070$, $p=0.039$) i la taxa d'envol ($r_s=-0.4143$, $p=0.025$). En tots els casos, però, la variança de l'èxit reproductor explicada per cada una de les variables és força baixa, indicant que la composició de la dieta no constitueix un factor decisiu. Els Lagomorfs constitueixen un dels pocs grups de preses que poden provocar un increment de l'èxit reproductor a través d'un increment de la mida de posta, però no sembla afectar directament l'èxit reproductor final.

10.2.7. Importància de l'edat dels pares sobre l'èxit reproductor.

Al llarg dels anys 1987, 88 i 89 s'han detectat 6 episodis reproductors en que almenys un dels dos components de la parella presentava plomatge juvenil, mentre que en 25 altres casos s'ha pogut determinar amb seguretat que els dos integrants de la parella presentaven plomatge d'adult. La comparació entre l'èxit reproductor d'aquests dos grups poblacionals ens mostra que les parelles adultes i les que tenen almenys un component jove difereixen significativament en la productivitat (Kruskall-Wallis, $p=0.0041$), que és de 1.96 ± 1.31 (N=25) polls/parella adulta i de 0.17 ± 0.41 (N=6) polls/parella jove. No hi ha, en canvi, diferències significatives entre les mides de posta de les parelles joves (3.4 ± 1.52 ; N=6) i adultes (3.3 ± 0.76 ; N=24) (Kruskall-Wallis; $p=0.5784$) ni tampoc entre la taxa d'envol d'unes i altres (adultes: 2.45 ± 0.94 ; N=20; joves: 1.00 ; N=1) (Kruskall-Wallis; $p=0.1627$), si bé en aquest darrer cas la no existència de diferències és atribuïble a la insuficiència de la mostra.

10.2.8. Importància de l'hàbitat de nidificació.

En la TAULA 7 es detallen les diferències existents entre els paràmetres reproductors de les parelles considerades Forestals i les que hem considerat No Forestals.

TAULA 7. Comparació de l'èxit reproductor de les parelles d'ambient forestal amb les No Forestals.

	FORESTAL	NO FORESTAL	
MIDA POSTA	3.16 ± 0.69 (43)	3.39 ± 0.92 (61)	P=0.0554
MIDA NIUADA	2.89 ± 0.83 (38)	3.38 ± 0.82 (42)	P=0.0138
TAXA D'ENVOL	2.16 ± 0.92 (43)	2.69 ± 0.77 (39)	P=0.0085
PRODUCTIVITAT	1.41 ± 1.28 (66)	1.30 ± 1.45 (81)	P=0.4345

Les parelles forestals presenten mides de posta i de niuada i taxes d'envol significativament més baixes que les parelles no forestals, fet que posa de manifest la menor productivitat potencial d'aquestes parelles a causa, segurament, de la menor abundància d'aliment que els ofereix el medi que ocupen. En canvi, no existeixen diferències estadísticament significatives en la productivitat real d'ambdós grups. Aquest fet es pot atribuir a la major incidència de fracassos totals en les parelles que nidifiquen en àrees poc forestades, a causa de la més alta detectabilitat dels nius per part de l'home i potser també per part dels predadors.

La importància de la data i de la mida de posta i de niuada sobre l'èxit reproductor ja ha estat analitzada als capítols 6 i 7 respectivament.

10.2.9. Factors reguladors de l'èxit reproductor.

L'objectiu d'aquest apartat és determinar quin tipus de mortalitat al llarg del període reproductor és la que determina de forma més important l'èxit reproductor final. Això ens permetrà coneixer quins punts del procés reproductiu de l'astor actuen com a limitants, el que ens permetrà caracteritzar l'estratègia reproductiva de l'astor d'una manera general. El mètode d'anàlisi de factors clau ha estat utilitzat en l'estudi de la dinàmica poblacionals de diverses espècies animals i de rapinyaires (NEWTON, 1988), i presenta l'avantatge que permet considerar els diversos factors de mortalitat d'una forma homogènea que fa possible la comparació directa entre ells. El mètode parteix cada any del màxim nombre d'ous que podria produir la població nidificant i posteriorment es van descontant les pèrdues successives fins a l'envol dels joves. Les pèrdues que es produeixen en cada pas s'expressen com la diferència entre els logaritmes decimals del nombre d'individus de l'estadi anterior i posterior. En les TAULES 8 i 9 es poden veure les etapes considerades i les pèrdues associades a cada pas. Per tal

d'esbrinar quin dels factors de mortalitat és el que més influencia l'èxit reproductor final, cada factor k_n s'ha correlacionat amb les pèrdues totals K_T , de manera que el factor amb un coeficient de correlació més proper a la unitat és el que explica un percentatge més elevat de la mortalitat al llarg del període reproductor i , per tant, les variacions interanuals en l'èxit reproductor. Els resultats (TAULA 10) indiquen que la major part de la variació en l'èxit reproductor és explicable en termes de pèrdues totals de la posta (K_3), si bé K_1 i K_2 juguen també un paper important. Donat el baix nombre d'anys que disposem i l'estabilitat de la població estudiada al llarg de la major part del present estudi, no ens ha estat possible analitzar la possible influència de la densitat de parelles sobre les diferents causes de mortalitat i sobre l'èxit reproductor.

TAULA 8. Descripció de les variables considerades en l'anàlisi de factors clau.

A: Màxim n° d'ous possible ($5 \times n^\circ$ parelles detectades).
k1: pèrdues per no realitzar la posta.
B: Màxim n° d'ous possibles de les parelles que ponen ($5 \times n^\circ$ parelles que ponen).
k2: pèrdues per no pondre més ous.
C: N° d'ous postos.
k3: pèrdues totals de posta.
D: Ous postos als nius on neixen polls.
k4: pèrdues parcials de la posta.
E: N° ous eclosionats (polls nascuts).
k5: pèrdues totals de polls.
F: N° polls als nius on vola algun jove.
k6: pèrdues parcials de polls.
G: Joves que volen.
KT: $k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6$.

TAULA 9. Anàlisi de factors claus.

	1978-85	1986	1987	1988	1989	1990
A	75	50	75	115	110	110
K1	0.02996	0.00000	0.03000	0.00000	0.04139	0.11190
B	70	50	70	115	100	85
K2	0.13750	0.18040	0.18230	0.13130	0.23660	0.21340
C	51	33	46	85	58	52
K3	0.07410	0.05610	0.06070	0.03180	0.12990	0.10320
D	43	29	40	79	43	41
K4	0.02070	0.06440	0.07060	0.03430	0.05370	0.04460
E	41	25	34	73	38	37
K5	0.18140	0.03620	0.06910	0.07800	0.16480	0.09100
F	27	23	29	61	26	27
K6	0.08890	0.08300	0.08220	0.12260	0.09270	0.13030
G	22	19	24	46	21	20
KT	0.36510	0.37240	0.26330	0.26670	0.44110	0.41490

TAULA 10. Coeficients de correlació entre els diferents factors de mortalitat (Kn), les pèrdues totals (KT) i diversos índex d'èxit reproductor.

	K1	K2	K3	K4	K5	K6
KT	0.82	0.85	0.95	0.07	0.40	0.21
PRODUC.	0.83	0.76	0.92	0.00	0.55	0.16
TAXA ENVOL	0.70	0.66	0.74	0.20	0.25	0.15

Les pèrdues totals de la posta (k3) constitueixen el principal factor regulador de l'èxit reproductor final de la població

estudiada, seguit en segon lloc per les pèrdues ocasionades per la disminució en la mida de posta (k_2) i de la disminució en el percentatge de parelles que ponen (k_1). Aquest darrer paràmetre mostra una notable elevació l'any 1990 i sembla clarament relacionat amb la disminució en la disponibilitat de preses ocasionada per l'arribada de la pneumonia vírica hemorràgica del conill la primavera anterior. La freqüència reproductora és doncs un mecanisme força important en la regulació poblacional de l'èxit reproductor. Les pèrdues que es produeixen després del neixament dels polls tenen un paper negligible en la regulació de l'èxit reproductor final.

10.3. Discussió.

La població d'astors estudiada presenta un índex de fracassos reproductors totals molt elevat i que s'ha mantingut més o menys constant al llarg del present estudi, si bé les causes que els han produït han variat d'uns anys als altres. Globalment, el valor que hem obtingut és similar al que obtenen MARQUIS & NEWTON (1982) a Gran Bretanya (43%), on l'astor es troba sotmès, com a la nostra àrea d'estudi, a una forta pressió humana. També a Bavaria LINK (1981) esmenta percentatges de fracàs reproductors sempre situats entre el 30 i el 60 % (mitjana = 43%). WIKMAN & LINDEN (1981), en canvi, donen valors força més baixos per a una població d'astors fina, on únicament fracassen el 18.4% de les postes. WIDÉN (1985) dóna un valor del 32% per a una població sueca. HUHTALA & SULKAVA (1981) donen diversos valors de fracàs reproductor a diverses localitats fineses, situats entre el 10 i el 28 %, i FISCHER (1983) recull valors de diversos autors situats entre el 14 i el 47 % (mitja = 32.8 %). A Alaska MCGOWAN (1975) dóna un valor del 27%. Aparentment, l'èxit reproductor de l'astor és força més baix en les àrees profundament humanitzades, i més alt en les àrees de bosc boreal extensiu. La incidència negativa de l'excessiva humanització sobre l'èxit reproductor de l'astor queda ben palesa en el present estudi. Més d'un terç dels fracassos reproductors totals es deuen a l'espoli dels nius o a molèsties ocasionades per l'home (TAULA 2). Aquest factors són responsables de la pèrdua total del 15.7 % de les reproduccions. Malgrat ésser elevat, aquest valor és força més baix que els que es troben a Gran Bretanya (27.7% globalment o 44% en les àrees més humanitzades, MARQUIS & NEWTON, 1982) o Alemanya (19.7 - 33%, KALCHREUTER, 1981). Durant els dos darrers anys d'estudi, el factor humà sembla haver disminuït notablement, però tot i això el percentatge de fracassos totals no sembla haver disminuït, sinó que més haviat s'ha incrementat. Aquest fet cal atribuir-lo a la disminució en la disponibilitat tròfica que s'ha produït aquests dos anys, fet que comporta que moltes reproduccions fracassin (per abandonament o predació) abans que puguin ser objecte d'espoli. En aquest sentit, doncs, podem

afirmar que la mortalitat associada a l'home és depenent de la densitat de reproduccions. Resulta realment sorprenent com es pot haver mantingut una població d'astors sotmesa a una pressió humana tan forta. KALCHREUTER (1981) postula que tan sols quan es destrueixen anualment més del 50% dels joves poden produir-se reduccions locals en la població d'astors i posa de manifest que l'evolució de diverses poblacions d'astor europees ha estat independent de l'evolució dels nivells de persecució per part de l'home. La persecució de l'astor a la Segarra, tot i ésser elevada, no assoleix els nivells observats a altres àrees d'Europa on, malgrat tot, les poblacions d'astor no han davallat. Estudis de dinàmica poblacional realitzats en altres rapinyaires de característiques similars a l'astor coincideixen en afirmar que les fluctuacions en la població reproductora no depenen tant de l'èxit reproductor sinó més aviat de la supervivència preadulta (NEWTON, 1988) o la supervivència adulta i preadulta (LANDE, 1988). Segons NEWTON (1988) la supervivència preadulta durant el primer hivern en l'esparver és inversament proporcional a l'èxit reproductor. Per tant, podem pensar que l'elevada mortalitat de polls ocasionada per l'home es veuria compensada per una disminució en la mortalitat juvenil subsegüent. D'aquesta forma, la població d'astor segarrenca podria superar la forta pressió humana que pateix sense experimentar cap reducció notable per aquesta causa. Tota manera no estarà de més recordar que l'extinció de l'astor a Gran Bretanya a finals del segle passat és atribuïda a la persecució humana juntament a la deforestació (MARQUIS & NEWTON, 1982). Per tant, el fet que l'astor sigui una espècie extraordinàriament resistent a la destrucció de les niuades no ha de constituir un argument per a ignorar i deixar impunes els espolis que encara es produeixen. I més si es considera la disminució paulatina de l'abundància de preses i de l'hàbitat de nidificació.

Les pèrdues parcials d'ous o polls són ocasionades principalment per fenòmens intrínsecs a les pròpies niuades, fenòmens que tindrem ocasió de comentar més àmpliament al capítol 9. La predació és un fenòmen que rarament provoca pèrdues parcials, ja

que els predadors solen actuar sobre la totalitat de les niuades, a no ser que predin sobre polls pròxims a l'envol, quan part de la niuada ja és capaç de fugir. El mateix podem dir de l'abandonament de les niuades, que difícilment pot deixar d'afectar-les totalment a no ser que es produeixi a mitja posta. El percentatge de nidificacions que pateixen pèrdues parcials experimenta fluctuacions interanuals força més acusades que les pèrdues totals. El valor pel període anterior al 1986 pot estar infravalorat, ja que la mida de posta en aquests casos no sempre es va determinar amb certesa, i per tant, aquest percentatge no té en compte gran part de les reduccions en el nombre d'ous que néixen. Prescindint d'aquest valor, és destacable el fet que els percentatges més elevats de reduccions parcials es donen els anys més bons (1986 i 1988). Per tant, la reducció parcial en el nombre de descendents es dona principalment en situacions en que existeix un excès inicial de producció. En el capítol 9 aprofundirem més en el significat d'aquest tipus de pèrdues. Tota manera, l'anàlisi de factors claus ens revela que les pèrdues parcials d'ous i polls tenen poca importància en la regulació de l'èxit reproductor final de la nostra població i serviriem únicament per ajustar individualment la mida de niuada d'algunes parelles.

L'èxit reproductor de la població estudiada es situa en el límit inferior dels valors coneguts per diverses localitats europees. A centre Europa, FISCHER (1983) esmenta productivitats que oscil·len entre 1.54 i 2.09 polls per parella i taxes d'envol entre 1.9 i 3.1. A Finlàndia, la taxa d'envol en anys dolents és de 2.7 i en anys bons de 3.1 polls per parella (BROWN, 1976 in CRAMP & SIMMONS, 1980). També a Finlàndia LINK (1981) esmenta productivitats entre 1.8 i 2.8 polls per parella. HÖGLUNG, 1964 in CRAMP & SIMMONS, 1980 esmenta taxes d'envol de 2.7 polls per parella en una població sueca. WIDÉN (1985) dóna un valor idèntic. NORE (1979) troba taxes d'envol de 2.4 i productivitats de 1.8 polls per parella a la regió francesa del Llimusí. A gran Bretanya, la taxa d'envol mitjana és de 3 polls per parella

(MARQUIS & NEWTON, 1982), si bé la productivitat tan sols és de 1.6 polls per parella. Fins i tot si no es consideren els dos anys posteriors a l'arribada de la pneumònia vírica del conill, la productivitat i la taxa d'envol de la població que hem estudiat continuen sent de les més baixes conegudes. A la comarca del Vallès, MAÑOSA *et al.* (1990) citen productivitats de 1.75 i taxes d'envol de 2.54 polls per parella, valors lleugerament més elevats que a la Segarra, però també baixos en relació a les altres poblacions europees. El baix èxit reproductor de la població segarrena en relació a altres poblacions d'astor europees no es pot atribuir únicament a l'impacte humà, ja que com hem vist aquest és inferior al que experimenten altres poblacions amb productivitats i taxes d'envol lleugerament més elevades. LINK (1981) suggereix l'existència d'una relació inversa entre la densitat i l'èxit reproductor en una població d'astors bàvara. Podria ser que la nostra població presentés una baixa productivitat com a conseqüència de l'elevada densitat en que es troba. Però, com es comenta més aball, la major part d'estudis realitzats al respecte indiquen que els paràmetres reproductius són independents de la densitat de parelles reproductores, de manera que tampoc aquesta podria ser la causa del baix èxit reproductiu de la nostra població.

L'anàlisi de factors claus demostra que l'èxit reproductor anual de la població d'astors estudiada depèn bàsicament de les pèrdues totals de la posta i, en menor mesura, de la reducció de la mida de posta i de la disminució del nombre de parelles que realitzen la posta. Les pèrdues parcials o totals de polls, si bé poden representar disminucions importants de l'èxit reproductor en determinats anys, no intervenen en la regulació de l'èxit reproductor. El percentatge de parelles que no ponen és un paràmetre difícil d'estimar en una espècie tan discreta com l'astor, però la prospecció intensiva cada any de l'àrea d'estudi ens garanteix que s'han detectat la major part de postes realitzades. Hem considerat que una parella no ponia quan, malgrat l'existència de signes inequívocs de la seva presència, no s'ha detectat la posta. WIKMAN & LINDEN (1981) donen un valor

mig de 21% de parelles que no ponen en una població finesa. El percentatge de parelles que no ponen en la nostra població varia del 0 al 23% (TAULA 9) i s'ha incrementat l'any 1990 segurament com a resposta a la disminució en la disponibilitat de conills. Com ja hem vist, aquest lagomorfo constituïa la base de la dieta dels astors als mesos de març i abril, just durant la fase de posta. La desaparició d'aquesta font d'aliment crítica durant el període de preposta i posta ha comportat el que moltes parelles hagin deixat de pondre. També en el cas de l'esparver la major part de pèrdues en la reproducció tenen lloc als estadis més inicials de la reproducció (NEWTON, 1976).

La meteorologia no repercuteix en l'èxit reproductor dels astors segarrencs. El percentatge de fracassos que es poden atribuir al mal temps (TAULA 2) és molt baix, i es pot qualificar d'accidental. Aquest fet contrasta amb el que s'ha trobat en altres rapinyaires (Accipiter nisus, MOSS, 1979; Falco peregrinus, MEARS & NEWTON, 1988; OLSEN & OLSEN, 1989, Buteo buteo, Accipiter gentilis i Falco tinnunculus, KOSTRZEWA & KOSTRZEWA, 1990) que veuen afectat seriosament el seu èxit reproductor en condicions meteorològiques excessivament plujoses o fredes degut a un increment directe en la mortalitat dels polls. En la major part dels casos, però, l'efecte de la climatologia adversa sobre l'èxit reproductor es produeix de forma indirecta a causa de la major dificultat dels adults per a capturar les preses o provocant una disminució en l'abundància o disponibilitat d'aquestes (NEWTON, 1979). KOSTRZEWA & KOSTRZEWA (1990) troben una forta incidència del fred i la pluja durant els mesos de maig i abril sobre l'èxit reproductor de l'astor a Alemanya i consideren el factor meteorològic més important que l'aliment en la determinació de l'èxit reproductor. En la nostra àrea d'estudi, a diferència del que passa a zones més septentrionals d'Europa, durant l'època reproductora dels astors no es produeixen períodes perllongats de pluja, fred o vent que puguin ocasionar la mort directa dels polls o dificultar de manera notable i perllongada l'activitat caçadora dels adults, compromentent l'inici o el resultat de la reproducció. Per tant

sembla lògic que les variacions climatològiques interanuals no siguin suficients per a provocar canvis en l'èxit reproductor en la nostra població.

Com hem vist, dos factors importants en la determinació de l'èxit reproductor són les característiques de l'hàbitat, i l'any. Les característiques ambientals afecten l'èxit reproductor de molts rapinyaires en funció de la riquesa en preses del medi que ocupen. Aquest és el cas d'Accipiter nisus (NEWTON, 1976) i també sembla ser el cas dels astors segarrencs. Les variacions interanuals en l'èxit reproductor semblen anar associades a les variacions interanuals en la disponibilitat de preses. Podem concloure, doncs, que la disponibilitat d'aliment és el factor decisiu que determina les variacions intrapoblacionals de l'èxit reproductor de la nostra població tant en l'espai com en el temps. A nivell general, diverses experiències d'alimentació artificial de poblacions d'ocells salvatges corroboren aquesta observació (ARCESE & SMITH, 1988; MANJIT et al., 1990; SIMONS & MARTIN, 1990; veure revisió de MARTIN, 1987), també confirmada per altres estudis no manipulatius en diverses espècies de rapinyaires (HÖRNFELDT et al., 1990; TJERNBERG, 1983; GARGETT, 1990). Diversos autors han posat de manifest amb anterioritat la relació existent entre l'èxit reproductor de l'astor i la densitat de les espècies presa (HUHTALA & SULKAVA, 1976 i 1981; SULKAVA, 1964; WIKMAN & LINDÉN, 1981), de tal forma que es disposaria d'un mecanisme autoregulator que permet ajustar el nombre de joves que es produeixen amb l'abundància d'aliment. En el present estudi es demostra que aquest ajust es produeix bàsicament a través de l'abandonament de les postes en els anys dolents i també, però en menor mesura, per una reducció de la mida de posta i del percentatge de parelles que ponen ous. Desconeixem encara si l'accentuada disminució de la població de conills en l'àrea d'estudi a partir de l'any 1989 ocasionarà una important disminució de la població d'astors nidificants. Aquest extrem s'ha observat en diverses localitats europees en que una forta disminució en les poblacions d'espècies presa ha estat seguida d'una forta davallada en la població d'astors. Tot i

això, aquest fenomen no sembla originat en la disminució de l'èxit reproductor, sinó a variacions en la mortalitat i movilitat de la fracció reproductora.

La disminució en la disponibilitat d'aliment en el sí de la població que hem estudiat provoca una forta disminució de l'èxit reproductor a través de dos mecanismes bàsics. En primer lloc, reducció de la mida de posta. En segon lloc a través d'un notable increment en el nombre de postes que són abandonades. Aquest dos fenòmens es tradueixen en una forta disminució de la productivitat i del nombre de parelles amb èxit, mentre que la taxa d'envol no es veu gairebé alterada. Podem concloure que davant de la disminució dels recursos les diferents parelles d'astor adopten una estratègia de tot o res en funció de les característiques concretes que envolten cada esdeveniment reproductor.

Si bé, com acabem de dir, l'aliment sembla ser el principal factor determinant en les variacions intrapoblacionals de l'èxit reproductor en les poblacions d'astor, no ocorre el mateix a nivell interpoblacional. MAÑOSA et al. (1990) comparen dues poblacions d'astor catalanes situades en ambients que ofereixen disponibilitats de preses molt diferents, però no detecten diferències estadísticament significatives en l'èxit reproductor. Això es pot atribuir a que, independentment de la disponibilitat de preses del medi, cada població es trobaria en equilibri, per mitjà de la densitat de parelles reproductores, amb el medi, de tal manera que els valors dels paràmetres reproductius en les diferents poblacions es mantindrien sempre comparables. En aquest sentit, THISSEN et al. (1981) tampoc detecten cap efecte de les elevades densitats sobre la productivitat dels astors i tampoc NEWTON (1988) ni NEWTON & MARQUIS (1986) detecten cap relació entre els paràmetres reproductius i la densitat en el cas de l'esparver (Accipiter nisus) (veure, però, LINK, 1981). Solament en produir-se alteracions serioses en aquest equilibri és possible detectar la importància de l'aliment.

Tot i que la disponibilitat d'aliment sembla ser el principal factor regulador de l'èxit reproductor en la nostra població, la composició específica de la dieta sembla tenir un paper poc important pel que fa a la determinació del resultat final de la reproducció. Aquest fenomen també ha estat observat en Elanus caeruleus (SLOTOW et al., 1988). És l'abundància de les preses, més que no pas les característiques d'aquestes, les que determinen l'èxit reproductor, més si tenim en compte que qualitativament i des d'un punt de vista dietètic la dieta de l'astor és força homogènea ja que és íntegrament constituïda de vertebrats. La lleugera incidència positiva o negativa de la freqüència de consum de determinats tipus de presa sobre l'èxit reproductor és deguda al fet que el seu consum és indicatiu de l'abundància global d'aliment al medi i al fet que es tracti de preses més o menys rentables (abundants i fàcilment capturables) per al predador, com és el cas del conill.

A part de l'efecte de la disponibilitat d'aliment sobre l'èxit reproductor, hem detectat que les parelles amb algun component juvenil presenten productivitats més baixes que les parelles adultes. Aquest és un fenomen corrent a molts altres rapinyaires (MEARNS & NEWTON, 1988; GONZALEZ, 1989; MOORE & HENNY, 1984; NEWTON, 1979; NEWTON, 1986; NEWTON et al., 1981; OPDAM et al., 1987). No hem detectat, en canvi, diferències en la mida de la posta (veure capítol 7), contràriament als treballs esmentats, de manera que el més elevat fracàs reproductor d'aquestes parelles no sembla atribuïble a una menor capacitat per a obtenir aliment. Les parelles amb components juvenils han aparegut preferentment l'any 1988, el més bo des del punt de vista tròfic, de forma que l'aliment no degué ser un factor limitant per aquestes parelles. D'altra banda, en tots els casos l'integrant jove de les parelles en qüestió era, com a mínim, la femella (l'edat del mascle és més difícil de determinar), la qual no s'encarrega de l'obtenció de l'aliment, tasca exclusivament reservada al mascle. Probablement cal atribuir el menor èxit reproductor d'aquestes parelles a la menor experiència de les femelles en les tasques directament relacionades amb la

reproducció o a una dificultat en la coordinació entre els dos membres de la parella, més que no pas a dificultats per a aconseguir aliment (WEIMERSKIRCH, 1990).

CONCLUSIONS

El paisatge agrícola profundament humanitzat de la Segarra ofereix a l'astor un medi idoni on l'abundància d'algunes poques espècies antropòfiles típiques de medis agrícoles li permet assolir densitats remarcables, que es troben entre les més altes d'Europa occidental.

La dieta de l'astor a la Segarra és força diversa tan a nivell taxonòmic com de talles i inclou més de 60 tipus de preses diferents. La població estudiada mostra un patró de predació força homogeni basat en un consum moderadament elevat de perdiu per part de la major part de les parelles. El conill constitueix la segona presa més freqüentment capturada, si bé el seu consum depèn de les característiques dels territoris, de manera que s'estableix un gradient de consum de conill marcat pel grau de forestament. Les aus, principalment la perdiu, el tudó, el gaig i la merla, són el grup més predat (75.85%), però el conill té una gran importància a la dieta, ja que representa prop del 40% de l'aport biomàssic pels astors segarrencs. S'explica doncs perfectament que la disminució en la població de conills ocasionada per la Pneumonia Vírica Hemorràgica l'any 1989 hagi representat un cop molt fort per a la població d'astor segarrenca, que ha vist minvar dràsticament el principal pilar energètic sobre el que es mantenia.

A desgrat de l'acusada diferència de mida entre els mascles i les femelles d'astor, les diferències que hem detectat en les seves dietes respectives, si bé significatives, no són gaire importants i mostren un solapament tròfic considerable. Les femelles, però, tendeixen a capturar més conills i tudons que els mascles, els quals capturen en més alta proporció les preses de menys de 180 grams.

L'estudi de l'evolució de la dieta de l'astor al llarg de l'any ens ha permès determinar quins són els recursos més importants per als astors segarrencs a cada moment. El consum de la major

part de taxons considerats mostra oscil·lacions clarament lligades a la dinàmica poblacional d'aquestes preses. Els passeriformes són bàsicament consumits durant durant els períodes d'explosió demogràfica associats a la reproducció (de maig a juny) i a l'hivernada (gener - març). A nivell energètic no arriben a tenir en cap moment gaire importància, si bé l'elevat consum que en fan en determinats moments de l'any els converteix en un grup d'importància capital. La perdiu és predada de forma molt uniforme al llarg de tot l'any, però apareixen mínims de consum després de l'hivern, quan les seves poblacions es troben també al mínim. Al mes de maig el consum de galliformes es recupera, possiblement degut a l'inici de l'activitat reproductora de la perdiu. Des del punt de vista energètic la perdiu és especialment important al mes de maig i durant els mesos hivernals. El conill, degut a l'elevada freqüència de captura i l'elevada biomassa que representa, constitueix el pilar sobre el qual es manté la població estudiada la major part de l'any. Si bé la freqüència de captura de conills sembla força lligada a les fluctuacions intraanuals de les seves poblacions, durant el període de cria dels poll, entre maig i agost, la gran abundància d'aus al medi fa que el consum de lagomorfs es redueixi substancialment. Durant aquest període l'astor consumeix gran quantitat d'ocells joves o polls els quals constitueixen un recurs abundant que li permet mantenir una elevada freqüència d'aports al niu, imprescindible per a tirar endavant els seus polls. És per aixó que durant aquests mesos s'incrementa bastant la importància numèrica i biomàssica de les preses de pesos més baixos. La importància del conill no solament cal valorar-la a nivell quantitatiu des del punt de vista numèric i energètic. Constitueix, a més, la presa clau en moments crítics per a la biologia de l'astor quan la disponibilitat d'altres tipus de presa es troba al mínim. Aquest és el cas del mes d'abril, quan el conill constitueix més del 50 % de les captures i l'astor es troba en plena època de posta.

La dieta de l'astor fora del període reproductor és menys diversa que la que trobem durant el període de cria. Aquest fet no

solament és atribuïble a un descens qualitatiu i quantitatiu en la disponibilitat de preses, sinó també a canvis en el comportament territorial de l'astor que li permeten especialitzar-se de forma momentanea en l'explotació intensiva de recursos localitzats però molt rentables (cas del conill o dels passeriformes hivernants al gener-febrer). Alguns tipus de preses desapareixen pràcticament del tot de la dieta hivernal, segurament perquè la seva disponibilitat al medi és molt baixa o nul·la durant els mesos d'hivern (Lacerta lepida, Sciurus vulgaris), o experimenta fortes disminucions (cas dels Còrvids i estornells).

La principal diferència en la dieta dels astors europeus i els de la Segarra radica en la gran importància que tenen els lagomorfs per a la nostra població, com també passa a les altres localitats peninsulars que s'han estudiat. La presència de rèptils i artròpodes en quantitats moderades sembla ser també una característica important de la dieta dels astors mediterranis, els quals, a més, mostren una major estabilitat tròfica al llarg de l'any, ja que les preses principals no mostren oscil·lacions en la seva abundància i vulnerabilitat com passa en ecosistemes més septentrionals.

La comparació entre diversos paràmetres tròfics i la disponibilitat de preses així com el contrast d'aquest mateixos paràmetres en diverses situacions que presumiblement imposen requeriment energètics diferents als astors, permet concloure que la disponibilitat de preses al medi condiciona en gran mesura la dieta, però no sembla existir una relació inversa entre l'abundància de recursos i la diversitat tròfica, com prediuen algunes de les teories de dieta òptima més exteses. En aquest sentit, la dràstica disminució de la disponibilitat de preses l'any 1989 com a conseqüència de la Pneumonia Vírica Hemorràgica del conill no provocà un increment de la diversitat tròfica, sinó una marcada disminució. La disponibilitat de preses no és però l'únic factor que determina les variacions en la dieta. Els paràmetres tròfics de la dieta durant el període reproductor

semblen ser en gran part determinats per la necessitat de proveir gran quantitat de preses al niu, amb els costos de transport que aquest fet comporta. Així mateix, l'increment en els requeriments energètics que es deriva de l'augment de la mida de niuada comporta una tendència a l'augment en la diversitat de preses i una disminució del seu pes mig, d'acord amb els models de dieta òptima més tradicionals. Una tendència similar s'observa a mida que avança l'estadi reproductiu i s'incrementen els requeriments tròfics de les niuades. Tota manera, la sincronització existent entre el cicle reproductor de l'astor i l'abundància de preses al medi dificulta la valoració de la importància relativa entre els factors extrínsecs i intrínsecs en la determinació de la dieta. A diferència del que s'ha observat en ecosistemes septentrionals, la resposta de l'astor als canvis en l'abundància de les seves preses principals és complexa. La major complexitat de les relacions tròfiques del predador serien la causa d'aquestes diferències.

La predació exercida per l'astor sobre la població de perdius segarrenca assoleix nivells considerables, però no sembla constituir, per si sola, un factor clau que pugui determinar l'evolució de la població reproductora de perdius d'uns anys als altres. Tant la perdiu com el conill han evolucionat en un contexte de predació que ha amotllat la seva biologia de manera que les seves poblacions estan preparades per a suportar nivells de predació considerables. Si bé la predació per astor no té un paper ecològic decisiu en la dinàmica global de les poblacions d'aquestes preses, des del punt de vista cinegètic les pèrdues econòmiques poden ser més importants. Caldria estudiar més profundament fins a quin punt la mortalitat produïda pels astors és o no compensatoria. La reducció dels nivells de predació tan sols sembla possible per mitjà d'una adequada gestió del medi agrícola que proporcionï refugi i aliment a les perdius i sigui capaç de proporcionar als astors preses alternatives adients en quantitats suficients.

El comportament territorial de l'astor s'ha analitzat en funció del sexe i l'estatus reproductor. Els dominis vitals dels astors durant el període reproductor a la Segarra poden assolir fins a 20 km² i segurament a l'hivern, quan desapareixen els lligams amb el niu, els dominis vitals deuen ser força més gran. Atesa la gran concentració de parelles, es dona un grau de solapament entre els dominis vitals considerable, si bé la competència espacial no ha de ser necessàriament elevada, ja que l'ús compartit del territori és molt rar. La superfície del domini vital s'amplia al llarg del període reproductor com a resultat de l'increment en la demanda energètica de la niuada. Un cop acabada la reproducció, el niu deixa de ser el centre d'activitat, la qual cosa permet que es doni una tendència a un progressiu increment del domini vital. L'extensió dels dominis vitals dels mascles durant el període reproductor sembla ser inversament proporcional a la productivitat de les parelles. Aquest fet tant pot ser reflexe d'una millor qualitat del territori com d'una millor experiència i eficàcia del mascle. L'astor selecciona per a caçar àrees forestals amb clarianes i erms, on abunden els ecotons ja que és en aquestes zones on troba una major densitat de preses potencials.

Per a nidificar, l'astor mostra una acusada preferència pels estadis més madurs de les pinedes segarrenques, si bé es pot donar una gran variabilitat en aquest sentit. L'astor selecciona boscos d'extensió superior a la mitja, però no necessàriament molt extensos, orientats cap al nord, amb arbres grans i espaiats, i que ofereixin una bona cobertura de capçades. Tota manera, una de les variables més importants en la selecció del bosc de nidificació és la distància a la parella més pròxima. La proximitat dels enclaus humans o de fonts de destorb per part de l'home no té gaire importància en la selecció dels llocs de nidificació. Algunes de les variables seleccionades tenen un efecte negatiu sobre l'èxit reproductor. Aquest fenomen aparentment contradictori es pot explicar si considerem que tals variables són indicatives de boscos més madurs, els quals representen enclaus típics força afectats per la predació humana.

La selecció del lloc de nidificació es troba força deslligada de l'èxit reproductor i per tant hem de concloure que existeixen forts condicionaments genètics i històrics que la determinen. Els condicionaments mecànics, tèrmics i de predació semblen ser els que més deuen condicionar l'elecció. Les parelles joves apareixen preferentment en llocs menys favorables des del punt de vista tròfic, però no mostren diferències amb les parelles adultes en la selecció dels boscos des del punt de vista estructural.

La selecció del lloc de nidificació es realitza doncs principalment en base a l'estructura del bosc i en base a l'espaiament entre parelles veïnes. La disponibilitat de boscos apropiats per a la nidificació a la Segarra no es troba gaire per sobre dels nivells d'ocupació enregistrats al llarg del present estudi. La correcta gestió i planejament de l'explotació dels boscos segarrencs és imprescindible per tal que es pugui mantenir una saludable població d'astor. Les principals mesures de gestió proposades plantegen la necessitat de realitzar torns de talla que garanteixin la presència constant de boscos estructuralment apropiats per a la cria dels astors repartits homogeneament pel territori.

Les relacions existents entre la data de posta i diversos aspectes de la biologia de la reproducció indiquen que la reproducció es produeix en el moment de l'any en que es dona una màxima disponibilitat de preses. Els canvis interanuals en la fenologia de reproducció dels astors no responen, però, a ajustaments adaptatius en aquest sentit, sinó que constitueixen segurament respostes a la disponibilitat d'aliment. L'elevada repetibilitat en les dates de posta suggereix, a més, un fort component genotípic en la data de posta.

Igualment, la mida de posta sembla bàsicament determinada per la disponibilitat d'aliment al moment de realitzar-la, i no s'ajusta a la mida més productiva. La principal evidència en aquest sentit és l'elevada mortalitat que es dona, principalment en les postes de mida més gran que, tot i així, tendeixen a ser les més productives. En aquest sentit, les variacions

intrapoblacionals en la mida de posta a diversos nivells es presenten com a resposta fenotípica a factors pròxims i no com ajustaments últims amb sentit adaptatiu. Donat el baix cost de producció dels ous, les femelles actuen ponent el màxim nombre d'ous possible i, posteriorment, l'assincronia de naixements actua de mecanisme que permet ajustar la mida de niuada cas que es produeixin disminucions importants d'aliment entre el moment de la posta i la cria dels polls. La reducció de niuada presenta clars avantatges pels individus supervivents, ja que permet que aquests mantinguin uns nivells òptims de creixement i, segurament, de supervivència després de l'envol. La inversió asimètrica que es realitza a través de l'assincronia de naixement és el principal mecanisme que garanteix la mortalitat diferencial dels polls. Tota manera, la mortalitat que se'n deriva no sempre té significat adaptatiu. La variació intrapoblacional en la mida dels ous, en els seus diversos aspectes estudiats, no sembla tenir cap tipus de finalitat adaptativa.

El fort dimorfisme sexual de l'astor no comporta acusades diferències en els patrons de creixement i desenvolupament de cada sexe. Les diferències observades són conseqüències alomètriques de la diferència de mida i no responen a l'existència de mecanismes fisiològics o comportamentals diferents en cada sexe. Per tant, ens inclinem a pensar que el cost de producció de les femelles ha de ser necessàriament superior al dels mascles. No hem detectat diferències estadísticament significatives entre la mortalitat dels polls mascles i femelles, si bé la tendència observada indica que els primers la tenen lleugerament més elevada. Tota manera, la proporció de sexes no és significativament diferent de 1 en cap dels estadis de desenvolupament analitzats. Es proposa que les assimetries en la proporció de sexes al llarg de la seqüència de naixements poden constituir un mecanisme eficaç que permeti igualar les mortalitats i els costos d'ambdós sexes al llarg del període de desenvolupament sense que en resulti una raó de sexes excessivament esbiaixada a favor de les femelles. Aquest aspecte

de la biologia de l'astor mereixeria més atenció en futures investigacions.

El creixement és un procés fisiològicament flexible que permet ajustar els requeriments de les niuades a les possibilitats dels adults. Per aquesta raó, la major part de variabilitat en els patrons de creixement dels polls s'explica com a resultat de diferències entre nidificacions, i es tradueix principalment en canvis en la precocitat i la forma del creixement, però no en la velocitat global ni en el resultat final. Dins de les niuades aquest mateix mecanisme de flexibilitat resulten ineficaços perquè la competència entre germans és tan forta que els polls que alteren el seu patró de creixement per tal d'intentar sobreviure no arriben a l'envol. La mortalitat diferencial dels polls és doncs l'únic mecanisme eficaç d'ajustament de la mida de niuada en aquesta espècie. Per aquesta raó l'ordre de naixement i la mida de niuada afecten molt poc els patrons de creixement dels polls d'astor.

A desgrat de la forta pressió humana que pateix, l'èxit reproductor de la població estudiada es troba principalment limitat per la disponibilitat de recursos tròfics. Es dona un elevat percentatge de fracassos reproductors, però aquesta és una característica comú a la major part de poblacions d'astor europees i probablement la població disposa dels mecanismes compensatoris apropiats que li permeten contrarestar aquest fet. La més gran quantitat de pèrdues al llarg de la reproducció i que més afecta al total de pèrdues que es produeixen es donen abans del naixement dels polls per pèrdues totals de la posta. Aquest és el paràmetre que més condiciona l'èxit reproductor final de la població cada any. D'això en deduïm que l'estratègia reproductiva de l'astor és extraordinàriament conservativa.

La població d'astors segarrenca ha estat, fins ara, una de les més denses d'Europa, però la seva dependència tròfica de recursos altament dependents de l'activitat humana (conill i perdiu) fa que aquesta població sigui sumamament fràgil fins al punt que avui es troba francament amenaçada, no solament pels espolis de nius,

sinó principalment per la dràstica disminució en les poblacions de les seves preses, fet que reflexa un empobriment general del medi agrícola segarrenc que cal evitar a tota costa. Les mesures encaminades al manteniment de l'hàbitat de nidificació i, molt especialment, al manteniment d'àrees agrícoles saludables no solament resultaran beneficioses per a aquesta espècie, sinó també per a tota la comunitat en general. Cal també impedir que es continuïn espoliant nius d'astor. Aquesta pràctica no té sentit des de cap punt de vista. En primer lloc perquè difícilment podrà reduir l'impacte de la predació. En segon lloc, no té sentit de cara a proveir animals per a la falconeria ja que avui en dia és possible la cria en captivitat. Malhauradament, la legislació que actualment regula la falconeria i la cria en captivitat de rapinyaires a Catalunya (D.O.G. nº 1356 - 19.10.1990, pp. 4707-4709) és totalment permisiva i mancada de contingut. Esperem doncs que l'administració sigui capaç de realitzar actuacions en tots aquest sentits.

REFERÈNCIES

- AMUNDSEN, T. & STOKLAND, J.N. 1988. Adaptive significance of asynchronous hatching in the shag: a test of the brood reduction hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 57: 329-344.
- ANDERSON, D.J. 1990. Evolution of obligate siblicide in boobies.1. A test of the insurance-egg hypothesis. *The American Naturalist*, 135(3): 334-350.
- ANKNEY, C.D. 1982. Sex ratio varies with egg sequence in lesser snow geese. *The Auk*, 99: 662-666.
- APFELBAUM, S.I. & SEELBACH, P. 1983. Nest tree, Habitat selection and Productivity of Seven North American Raptor Species Based on the Cornell University Nest Record Card Program. *Journal of Raptor Research*, 17(4): 97-113.
- ARAUJO, J., 1973. Falconiformes del Guadarrama suroccidental. *Ardeola*, 19: 257-278.
- ARCESE, P. & SMITH, J.N.M. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in song sparrow. *Journal of Animal Ecology*, 57: 119-136.
- ARNOLD, T.W. 1989. Variation in size and composition of horned and pied-billed grebe eggs. *The Condor*, 91: 987-989.
- ARNOLD, T.W., ROHWER, F.C. & ARMSTRONG, T. 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *The American Naturalist*, 130(5): 643-653.
- BALFOUR, E. & CADBURY, C.J. 1979. Polygyny, spacing and sex ratio among hen harriers Circus cyaneus in Orkney, Scotland. *Ornis Scandinavica*, 10: 133-141.
- BANBURA, J. & ZIELINSKI, P. 1990. Within clutch repeatability of egg dimensions in the black-headed gull Larus ridibundus. *J. Orn.*, 131: 305-310.
- BÉCZY, T. 1971. The catalogue of the oological Museum in Oradea. - Oradea.
- BEDNAREK, W. 1975. Vergleichende Untersuchungen zur populationsökologie des Habichts (Accipiter gentilis): Habitatsbesetzung und Bestandsregulation. *Deutscher Falkernorden* (1975): 47-53.
- BEKOFF, M., SCOTT, A.C. & CONNER, D.A. 1987. Nonrandom nest-site selection in evening grosbeaks. *The Condor*, 89: 819-829.
- BELL, G. & KOUFOPANOU, V. 1986. The cost of reproduction. Oxford

Surveys in Evolutionary Biology. Vol 3, pp. 83-131.

BELTRAN, J.F. 1989. Aproximación teórica y práctica al radiotracking. *Quercus*, 40: 16-23.

BERNIS, F. 1973. Algunos datos de Alimentación y depredación de falconiformes y estrigiformes ibéricas. *Ardeola*, 19: 225-248.

BEUKEBOOM, L., DIJKSTRA, C., DAAN, S. & MEIJER, T. 1988. Seasonality of clutch size determination in the kestrel Falco tinnunculus: an experimental approach. *Ornis Scandinavica*, 19: 41-48.

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: 549-556.

BOAG, P.T. 1987. Effects of nestling diet on growth and adult size of zebra finches (Poephila guttata). *The Auk*, 104(2): 155-166.

BORTOLOTTI, G.R. 1984. Physical development of nestling bald eagles with emphasis on the timing of growth events. *Wilson Bulletin*, 96(4): 524-542.

BORTOLOTTI, G.R. 1986. Influence of sibling competition on nestling sex ratios of sexually dimorphic birds. *The American Naturalist*, 127(4): 495-507.

BORTOLOTTI, G.R. 1989. Factors influencing the growth of bald eagles in north central Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 606-611.

BOUTIN, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 203-220.

BRYANT, D.M. 1978. Establishment of weights hierarchies in broods of house martins Delichon urbica. *Ibis*, 120: 271-283.

BRISBIN, I.L., COLLINS, C.T., WHITE, G.C. & McCALLUM, D.A. 1987. A new paradigm for the analysis and interpretation of growth data: the shape of things to come. *The Auk*, 104: 552-555.

BRISKIE, J.V. & SEALY, S.G. 1989. Determination of clutch size in the least flycatcher. *The Auk*, 106: 269-278.

BROWN, L. 1976. British Birds of Prey. Collins, London.

BROWN, L. & AMADON 1986. Eagles, hawks and falcons of the world. vol II. Country Life Books, Middlesex, G.B.

BROWN, D. & ROTHERY, P. 1978. Randomness and local regularity of points in a plane. *Biometrika*, 65: 115-122.

BRÜLL, H. 1964. Das Leben Deutscher Greifvögel. 2. Aufl., Fischer.

Stuttgart.

CALDERON, J. 1975. Datos previos para el estudio de la predación sobre las galliformes ibéricas. XII Congreso da Uniao Internacional dos Biologistas da caça.

CALDERON, J. 1977. El papel de la perdiz roja (Alectoris rufa) en la dieta de los predadores ibéricos. Doñana Acta Vertebrata, 4: 61-126.

CAMPBELL, B. & LACK, E. (eds.) 1985. A dictionary of birds. T & AD Poyser, Calton.

CAVÉ, A. J. 1968. The breeding of the kestrel Falco tinnunculus L. in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. Netherlands J. Zool., 18: 313-407.

CHEYLAN, G. 1979. Recherches sur l'organisation du peuplement de vertébrés d'une montagne méditerranéenne, la Sainte Victoire Bouches-du-Rhône. Thèse d'Université. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI).

CHARNOV, E. L. & KREBS, J. R. 1974. On clutch size and fitness. Ibis, 116(2): 217-219.

CLARK, A. B. & WILSON, D. S. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure, The Quarterly Review of Biology, 56: 253-277.

CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution, 20: 174-184.

COLEMAN, R. M. & WHITTALL, R. D. 1988. Clutch size and the cost of incubation in the bengalese finch (Lonchura striata var. domestica). Behav. Ecol. Sociobiol., 23: 367-372.

COLLOPY, M. W., 1980. Food consumption and growth energetics of nestling golden eagles. Ph.D. Thesis. The University of Michigan.

COOKE, F. & HARMSSEN, R. 1983. Does sex ratio vary with egg sequence in lesser snow geese?. The Auk, 100: 215-217.

COTTAM, G., CURTIS, J. T. & HALE, B. W. 1953. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. Ecology, 34: 741-757.

COURT, G. S., GATES, C. C. & BOAG, D. A. 1988. Natural History of the peregrine falcon in the Keewatin district of the Northwest territories. Arctic, 41(1): 17-30.

CRAIGHEAD, J. J. & CRAIGHEAD, F. C. 1956. Hawks, owls and wildlife. Stackpole. Harrisburg. 443 pp.

CRAMP, S. C. & SIMMONS, K. E. C., 1980. The birds of the western palearctic. vol II. Oxford University Press. Oxford.

- DAWSON, D.G. 1972. The breeding ecology of house sparrows. D.Phil. Thesis. University of Oxford.
- DE JUANA, F., 1989. Situación actual de las rapaces diurnas (orden Falconiformes) en España. *Ecología*, 3: 237-292.
- DEMENTIEV G.P. & GLADKOV, N.A. 1951 (1966). Birds of the Soviet Union. Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem.
- DIETRICH, J. & ELLEMBERG, H. 1981. Aspects of goshawk urban ecology. In Understanding the goshawk. pp. 163-175. R.E. Kenward & I.M. Lindsay (eds.). The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.
- DIETZEN, W. 1978. Habitat selection of nesting goshawks Accipiter gentilis in three regions of Bavaria. *Anz. Ornithol. Ges. Bayern* 17: 141-160.
- DIJKSTRA, C., BIJLSMA, B.S., DAAN, S., MEIJER, T. & ZIJLSTRA, M. 1990. Brood size manipulation in kestrel (Falco tinnunculus): effects on offspring and parent survival. *Journal of Animal Ecology*, 59: 269-285.
- DIJKSTRA, C., VUURSTEEN, L., DAAN, S. & MASMAN, D. 1982. Clutch size and laying date in kestrel Falco tinnunculus: effect of supplementary food. *The Ibis*, 124: 210-213.
- DONAZAR, J.A. & CEBALLOS, O. 1984. Algunos datos sobre status, distribución y alimentación del buho real (Bubo bubo) en Navarra. Rapinyaires Mediterranis II. C.R.P.R., Barcelona.
- DONAZAR, J.A. & CEBALLOS, O. 1989. Growth rates of nestling egyptian vultures Neophron percnopterus in relation to brood size, hatching order and environmental factors. *Ardea*, 77(2):217-226.
- DONAZAR, J.A. 1988. Variaciones en la alimentación entre adultos reproductores y pollos en el buho real (Bubo bubo). *Ardeola*, 35(2): 278-284.
- DOBSON, A.P., CARPER, R.E. & HUDSON, P.J. 1988. Population biology and life-history variation of gamebirds. In Ecology and Management of Gamebirds. P.J. Hudson & M.R.W. Rands (eds.), BSP Professional Books, Oxford.
- DRENT, R. 1970. Incubation. In Avian biology, Vol 5. pp 333-420. Farner & King (eds.)
- DRENT, R.H. & DAAN, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- EBERT, T.A. 1980. Estimating parameters in a flexible growth equation, the Richards function. *Canadian Journal Fish. Aquat. Sci.*, 37: 687-692.

- EDWARDS,C.Jr., COLLOPY,M.W., STEENHOF,K. & KOCHERT,M.N. 1988. Sex ratios of fledgling golden eagles. *The Auk*, 105(4): 793-796.
- ELOSEGUI,J. y cols. 1973. Informe preliminar sobre alimentación de aves rapaces en Navarra y provincias limítrofes. *Ardeola*, 19: 249-256.
- EMLLEN,J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, 100: 611-617.
- EMLLEN,J.M. 1968. Optimal choice in animals. *The American Naturalist*, 102: 385-389.
- ENG,R.L. & GULLION,G.W. 1962. The predation of goshawks upon ruffed grouse on the Cloquet Forest Research Center, Minnesota. *The Wilson Bulletin*, 71(2): 227-242.
- ERLINGE,S., FRYLESTAM,B., GÖRANSSON,G., HÖGSTEDT,G., LIBERG,O., LOMAN,J. NILSSON,I.N., VON SCHANTZ,T & SYLVÉN,M. 1984. Predation on brown hare and ring-necked pheasant populations in southern Sweden. *Holarctic Ecology*, 7: 300-304.
- ERLINGE,S. & LIBERG,O. 1988. More thoughts on vertebrate predator regulation of prey. *The American Naturalist*, 132(1): 148-154.
- ERRINGTON,O.L. 1946. Predation and vertebrate populations. *Quart. Rev. Biol.*, 21: 144-177.
- FERRER,X., MARTINEZ,A. & MUNTANER,J. 1986. Història Natural dels Països Catalans. Vol 12. Ocells. Enciclopèdia Catalana, S.A. Barcelona.
- FISCHER,W. 1983. Die habichte. Die Neue Brehm - Bücherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- FISHER,,R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon, Oxford.
- FOSTER,M.S. 1974. A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution*, 28: 182-190.
- FRUNKIN,R. 1988. Egg quality, nestling development and dispersal in the sparrowhawk (Accipiter nisus). Dr Ph. Thesis. Wolfson College, Oxford.
- FUTUYMA,D.J. 1986. Evolutionary Biology. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- GARGETT,V. 1990. The Black Eagle. A Study. Acorn Books, Russel Friedman Books & The Trustees of the John Voelcker Bird Book Fund.
- GARZON,J., 1973. Contribución al estudio del status, alimentación y protección de las falconiformes en España central. *Ardeola*, 19:

- GEROUDET, P. 1946-57. La vie des Oiseaux Vol. 1-6. Collection de Poche. Les Beautés de la Nature. Delachaux & Niestlé S.A. Paris.
- GLUTZ V. BLOTZHEIM, U., BAUER, K.M. & BEZZEL, E., 1971. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 4. Falconiformes. Akademische Verlagsgesellschaft Frankfurt/M.
- GONZALEZ, L.M. 1989. Historia Natural del águila imperial ibérica (Aquila adalberti Brehm, 1861): Taxonomía, población, análisis de la distribución, alimentación, reproducción y conservación. Tesis Doctoral. Madrid.
- GÖRANSSON, G. 1975. Duvhökens Accipiter gentilis betydelse för vinterdödligheten hos fasaner Phasianus colchicus. Anser, 14: 11-22.
- GOSZCZYNSKI, J. & PILATOWSKI, T. 1986. Diet of common buzzard (Buteo buteo L.) and goshawk (Accipiter gentilis) in the nestling period. Ekologia Polska, 34(4): 655-667.
- GRZYBOWSKI, J.A. & EATON, S.W. 1976. Prey items of goshawks in southwestern New York. The Wilson Bulletin, 88(4): 669-670.
- HAHN, D.C. 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. Animal Behaviour, 29: 421-427.
- HARRIS, M.P. & PLUMB, W.J. 1965. Experiments on the ability of herring gulls Larus argentatus and lesser black-backed gulls L. fuscus to raise larger than normal broods. The Ibis, 107: 256-257.
- HARRIS, M.P. & ROTHERY, P. 1984. The post-fledging survival of young puffins Fratercula arctica in relation to hatching date and growth. Ibis, 127: 243-250.
- HAUKIOJA, E. & HAUKIOJA, M. 1970. Mortality rates of finnish and swedish goshawks (Accipiter gentilis). Finnish Game Research, 31: 13-20
- HAYWARD, G.D. & ESCANO, R.E. 1989. Goshawk nest-site characteristics in western Montana and northern Idaho. The Condor, 91: 476-479.
- HENNY, C.J., OLSON, R.A. & FLEMING, T.L. 1985. Breeding chronology, molt, and measurements of Accipiter hawks in Northeastern Oregon. Journal Field Ornithologie, 56(2): 97-112.
- HILDÉN, O. 1965. Habitat selection in birds. A review. Ann.Zool.Fenn., 2: 53-75.
- HILL, D.A. 1984. Population regulation in the mallard (Anas platyrhynchos). Journal of Animal Ecology, 53: 191-202.

- HIRALDO, F., VEIGA, J.P. & MAÑEZ, M. 1990. Growth of nestling black kites Milvus migrans. Effects of hatching order, weather and time of season. J. Zool. London, **222 (2)**: 197-214.
- HÖGLUND, N.H. 1964. Über die ernährung des habitchts (Accipiter gentilis Lin.) in Schweden. Viltrevy 2: 271-328
- HÖRNFELDT, B., CARLSSON, B., LÖFGREN, O., EKLUND, U. 1990. Effects of cyclic food supply on breeding performance in tengmalm's owl (Aegolius funereus). Canadian Journal of Zoology, 68(3): 522-530.
- HOWE, H.F. 1976. Egg size, Hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the common grackle. Ecology, 57: 1195-1207.
- HOWE, H.F. 1978. Initial investment, clutch size, and brood reduction in the common grackle (Quiscalus quiscula L.). Ecology 59(6): 1109-1122.
- HOYT, D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. The Auk, 96: 73-77.
- HUHTALA, K. & SULKAVA, S. 1976. (Breeding biology of the goshawk.) Suomen Luonto, 35: 299-303.
- HUHTALA, K. & SULKAVA, S. 1981. Environmental influences on goshawk breeding in Finland. In Understanding the goshawk. pp. 89-104. R.E.Kenward & I.M.Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.
- HUSSELL, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. Ecol. Monogr., 42: 317-364.
- IGLESIAS, L. 1952. Fauna de Galicia.III. Aves de Galicia. Santiago de Compostela.
- IVLEV, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press. New Haven, C.T.
- JONES, P.J. & WARD, P. 1976. The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch size in the red-billed quelea Quelea quelea. The Ibis, 118: 547-574.
- JOUBERT, B. & MARGERIT, T. 1986. Aspects du comportement de l'autous, Accipiter gentilis, en Haute-Loire. Nos Oiseaux, 40338/5): 209-228.
- KALABER, L. 1976. Catalogul oualor de pasari din colectia Ladislau Kalaber. Studii si com., Bacau: 285-335.
- KALABER, L. 1984. Note sulla biologia e lo sviluppo postembrionale dell'astore, Accipiter gentilis, in Romania. Riv. Ital. Orn., Milano, 54(3-4): 179-190.
- KALCHREUTER, H. 1981. The goshawk (Accipiter gentilis) in western Europe. In Understanding the goshawk. pp. 28-43. R.E.Kenward &

- I.M.Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.
- KARLBOM, M. 1981. Techniques for trapping goshawks. In Understanding the goshawk. pp. 138-144. R.E.Kenward & I.M.Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.
- KEITH, L.B., TODD, A.W., BRAND, C.J., ADAMCIK, R.S. & RUSCH, D.H. 1977. An analysis of predation during a cyclic fluctuation of snowshoe hares. Proceedings of XIII Congress of Game Biologist: 151-175.
- KENNEDY, P.L. 1987. Habitat Characteristics of Cooper's Hawks and Northern Goshawks nesting in New Mexico. Southwest Raptor Management Symposium and Workshop. pp 218-227.
- KENWARD, R.E. 1977. Predation on released pheasants (Phasianus colchicus) by goshawks in central Sweden. Viltrevy, 10: 79-112.
- KENWARD, R.E. 1978. Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on woodpigeon. Journal of Animal Ecology, 47: 449-460.
- KENWARD, R.E. 1978. Radio transmitters tail-mounted on hawks. Ornis Scandinavica, 9(2): 220-223.
- KENWARD, R.E. 1979. Winter predation by goshawk in lowland Britain. British Birds, 72: 64-73.
- KENWARD, R.E. 1981. Goshawk re-establishment in Britain: causes and implications. Falconer, 7(5): 304-310.
- KENWARD, R.E. 1982. Goshawk hunting behaviour and range size as a function of food and habitat availability. Journal of Animal Ecology, 51(1): 69-80.
- KENWARD, R.E. 1983. The price of success in goshawk trapping. Journal of Raptor Research, 17(4): 84-91.
- KENWARD, R.E. 1985. Problems of goshawk predation on pigeon and other game. Proc. Int. Orn. Congr. XVIII.
- KENWARD, R.E. 1987. Telemetry in studies of predation, dispersal and demography. Journal of Raptor Research, 21(4): 139-141.
- KENWARD, R.E. 1987. Wildlife radio-tagging. Equipment, field techniques and data analysis. Academic Press. Biological Techniques Series. London.
- KENWARD, R.E. & WIDÉN, P. 1989. Do goshawk Accipiter gentilis need forest? Some conservation lessons from radio tracking. Raptors in the Modern World. WWGBP. Proceedings III International Congress on Birds of Prey and Owls. Eilat, 1987.

- KENWARD, R.E. & MARCSTRÖM, V. 1981. Goshawk predation on game and poultry: some problems and solutions. In Understanding the goshawk. pp. 152-162. R.E. Kenward & I.M. Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.
- KENWARD, R.E., MARCSTRÖM, V. & KARLBOM, M. 1981. Goshawk winter ecology in swedish pheasant habitats. Journal of Wildlife Management, 45: 397-408.
- KENWARD, R. & WIDÉN, P. 1989. Do goshawk Accipiter gentilis need forests? Some conservation lessons from radiotracking. Raptors in the Modern World. pp. 561-567. Proceedings of the III World Conference on Birds of Prey and Owls. B.U. Meyburg & R.D. Chancellor (eds.).
- KIDD, N.A.C. & LEWIS, G.B. 1987. Can vertebrate predators regulate their prey? A reply. The American Naturalist, 130(3): 448-453.
- KIMBERLY, T. & MOSHER, J.A. 1981. Nest-site Habitat selected by Woodland Hawks in Central Appalachians. The Auk. 98: 270-281.
- KLAAS, C. 1967. Lebensstätte und beuteauswahl dreier habichtspaare. Natur und Museum, 97(9): 347-353.
- KLOMP, H. 1970. The determination of clutch size in birds. A review. Ardea, 58: 1-125.
- KOGA, K., SHIRAISHI, S. & UCHIDA, T.A. 1989(a). Growth and development of the black-eared kite Milvus migrans lineatus. Japanese Journal of Ornithology, 38(1). 31-42.
- KOGA, K., SHIRAISHI, S. & UCHIDA, T.A. 1989(b). Acquisition of homeothermy in black-eared kite Milvus migrans lineatus. J. Fac. Agr., Kyushu Univ., 33(3-4): 235-242.
- KONARZEWSKI, M. 1988. A model of growth in altricial birds based on changes in water content of the tissues. Ornis Scandinavica, 19: 290-296.
- KORPIMÄKI, E. 1987. Clutch size, breeding success and brood size experiments in tengmalm's owl Aegolius funereus: a test of hypotheses. Ornis Scandinavica, 18: 277-284.
- KOSTRZEWA, A. 1987. Quantitative Untersuchungen zur Habitattrennung von Mäusebussard (Buteo buteo), Habicht (Accipiter gentilis) und Wespenbussard (Pernis apivorus). J. Orn., 128: 209-229.
- KOSTRZEWA, A. 1987. Nistplatzangebot als limitierender faktor bei greifvögeln. Ökol. Vögel, 9: 113-117.
- KOSTRZEWA, A. & KOSTRZEWA R. 1990. The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the buzzard Buteo buteo, goshawk Accipiter gentilis and kestrel Falco

tinnunculus. Ibis, 132: 550-559.

KRAMER, V. 1955. Habicht und Sperber. Neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen, Wittenberg.

LACK, D. 1954 The Natural Regulation of Animal Numbers. University Press, Oxford.

LACK, D. 1966. Population studies of birds. University Press. Oxford.

LANDE, R. 1988. Demographic models of the northern spotted owl (Strix occidentalis caurina). Oecologia 75: 601-607.

LANGUY, M. & VANSTEENWEGEN, C. 1989. Influence of parental age on the growth of nestling swallows (Hirundo rustica). Ardea, 77(2): 227-232.

LEE, J.A. 1980. Survival of the smallest nestling in goshawks. Journal of Raptor Research, 14(3): 70-72.

LÉGER, C. & McNEIL, R. 1987. Brood size and chick position as factors influencing feeding frequency, growth, and survival of nestling double-crested cormorants, Phalacrocorax auritus. Canadian Field-Naturalist, 101(3): 351-361.

LEIGH, E.G. Jr. 1970. Sex ratio and differential mortality between the sexes. The American Naturalist, 104: 205-210

LINDELL, L. 1984. Duvhökens häckningsmiljö på södra Öland. Var Fagelvärld, 43: 317.

LINDÉN, H. & WIKMAN, M. 1983. Goshawk predation on tetraonids: availability of prey and diet of the predator in the breeding season. Journal of Animal Ecology, 52: 953-968.

LINK, H. 1981. Factors affecting goshawk status in Bavaria. In Understanding the goshawk. pp. 57-69. R.E. Kenward & I.M. Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.

LOMAN, J. 1977, Factors affecting clutch and brood size in the crow, Corvus cornix. Oikos, 29: 294-301.

LUCAS, J.R. 1983. The role of foraging time constraints and variable prey encounter in optimal diet choice. American Naturalist, 122: 191-209.

MacARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. American Naturalist, 100: 603-609.

MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

- MacINNES, C.D. & DUNN, E.H. 1988. Components of clutch size variation in arctic-nesting Canada geese. *The Condor*, 90: 83-89.
- MANJIT, S., DHINDSA & BOAG, D.A. 1990. The effect of food supplementation on the reproductive success of black-billed magpies Pica pica. *Ibis*, 132: 595-602.
- MANNING, T.H. 1978. Measurements and weights of eggs of the Canada goose, Branta canadensis, analysed and compared with those of other species. *Canadian Journal of Zoology*, 56: 676-687.
- MAÑOSA, S. 1987. Caçadors versus predators: Una lluita oberta. *Ciència*, 57: 44-50.
- MAÑOSA, S., REAL, J. & SANCHEZ, E. 1990. Comparació de l'ecologia de dues poblacions d'astor Accipiter gentilis a Catalunya: el Vallès-Moianès i la Segarra. *El Medi Natural del Vallès*, 2: 204-212. *Annals del CEEM*. ADENC-CEEM editors. Sabadell.
- MARKS, J.S. 1986. Nest-site characteristics and reproductive success of long-eared owls in southwestern Idaho. *Wilson Bulletin*, 98(4): 547-560.
- MARQUIS, M. & NEWTON, I. 1982. The goshawk in Britain. *British Birds*, 75(6): 243-260.
- MARTIN, T.E. 1987. Food as limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 453-487.
- MARTIN, T.E. & ROPER, J.J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the hermit thrush. *The Condor*, 90: 51-57.
- McGOWAN, J.D. 1975. Nesting habits and reproductive success of Goshawks in interior Alaska. *Fed. Aid Wild. Rest. Proj. Rep.* W-17-4, W-17-5, W-17-6, Job 10.6R.
- MEAD, P.S. & MORTON, 1985. Hatching asynchrony in the mountain white-crowned sparrow (Zonotrichia leucophrys oriantha): a selected or incidental trait?. *The Auk*, 102: 781-792.
- MEAD, P.S., MORTON, M.L. & FISH, B.E. 1987. Sexual dimorphism in egg size and implications regarding facultative manipulation of sex in mountain white-crowned sparrows. *The Condor*, 89: 798-803.
- MEARNS, R. & NEWTON, I. 1988. Factors affecting breeding success of peregrines in south Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 57: 903-916.
- MEIJER, T., DAAN, S. & DIJKSTRA, C. 1988. Female condition and reproduction: effects of food manipulation in free-living and captive kestrels. *Ardea*, 76: 141-154.
- MEIJER, T., DAAN, S. & HALL, M. 1990. Family planning in the kestrel (Falco tinnunculus): the proximate control of covariation of laying

date and clutch size. Behaviour, 114(1-4): 117-136.

MENG, H. 1959. Food habits of nesting cooper's hawks and goshawks in New York and Pennsylvania. The Wilson Bulletin, 71(2): 169-174.

MEYBURG, B.U. 1974. Sibling aggression and mortality among nestling eagles. Ibis, 116: 224-228.

MLIKOVSKY, J. & PIECHOCKI, R. 1984. Zur frage des geschlechterverhältnisses bei greifvögeln (Falconiformes) und eulen (Strigiformes). Beitr. Vogelkd., Jena 30(1), S.: 12-14.

MOCK, D.W. & SCHWAGMEYER, P.L. 1990. The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. Evolutionary Ecology, 4: 249-260.

MOILANEN, P. 1976. Goshawks and pheasants. Suomen Luonto, 35: 315-318.

MOLLER, A.P. 1977. (Time of breeding, clutch size and nestling production in buzzard Buteo buteo, sparrowhawk Accipiter nisus, goshawk Accipiter gentilis and kestrel Falco tinnunculus in Northern Jutland, Denmark during the years 1960-1976.) Mindre meddeleiser: 67-68.

MOLTONI, 1937. Osservazioni bromatologiche sugli uccelli rapaci italiani. Riv. Ital. Orn. pg. 110-111.

MOORE, K.R. & HENNY, C.J. 1983. Nest Site Characteristics of three Coexisting Accipiter Hawks in Northeastern Oregon. Raptor Research, 17(3): 65-76.

MOORE, K.R. & HENNY, C.J. 1984. Age-specific productivity and nest site characteristics of Cooper's Hawk (Accipiter cooperii). Northwest Science, 58(4): 290-299.

MORENO, J. 1987. Nestling growth and brood reduction in the wheatear Oenanthe oenanthe. Ornis Scandinavica, 18: 302-309.

MORENO, J. & CARLSON, A. 1989. Clutch size and the cost of incubation in the pied flycatcher Ficedula hypoleuca. Ornis Scandinavica, 20: 123-128.

MORRISON, M.L. & WALTON, B.J. 1980. The laying of replacement clutch by falconiforms and strigiforms in North America. Journal of Raptor Research, 14(3): 79-85.

MOSS, D. 1979. Growth of nestlins sparrowhaws (Accipiter nisus). Journal Zoology (Lond.), 187: 297-314.

MORILLO, C. Y LALANDA, J. 1972. Primeros datos sobre la ecología de las Falconiformes en los Montes de Toledo. Boletín de la Estación Central de Ecología, 2:57-70.

MUELLER, H.C. & BERGER, D.D. 1970. Prey preferences in the sharp-

shinned hawk: the roles of sex, experience and motivation. The Auk, 87(3): 452-457.

MUNTANER, J. & C.R.P.R., 1985. The status of diurnal birds of prey in Catalonia, Northeastern Spain. in Conservation Studies on Raptors. I.C.B.P., pp. 29-43.

MURDOCH, W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. Ecological Monogr., 39: 335-354.

MURPHY, E.C. 1978. Seasonal variation in reproductive output of house sparrows: the determination of clutch size. Ecology, 59(6): 1189-1199.

MURPHY, E.C. & HAUKIOJA, E. 1986. Clutch size in nidicolous birds. Current Ornithology, vol 4. pp. 141-180.

MURRAY, B.G. & NOLAN, V. Jr. 1989. The evolution of clutch size. I. An equation for predicting clutch size. Evolution, 43(8): 1699-1705.

NEWTON, I. 1976. Breeding of sparrowhawk (Accipiter nisus) in different environments. J. Anim. Ecol., 45: 831-849.

NEWTON, I. 1978. Feeding and development of sparrowhawk Accipiter nisus. Journal Zoology (Lond.), 184: 465-487.

NEWTON, I. 1979. Population ecology of raptors. T & AD POYSER. Berkhamsted.

NEWTON, I. 1986. The Sparrowhawk. T & AD POYSER. Calton.

NEWTON, I. 1988. A key factor analysis of sparrowhawk populations. Oecologia, 76: 588-596.

NEWTON, I. & MARQUIS, M. 1979. Sex ratios among nestling of the european sparrowhawk. The American Naturalist, 113: 309-315.

NEWTON, I. & MARQUIS, M. 1981. Effect of additional food on laying dates and clutch sizes of sparrowhawks. Ornis Scandinavica, 12: 224-229.

NEWTON, I. & MARQUIS, M. 1984. Seasonal trend in the breeding performance of sparrowhawks. Journal of Animal Ecology, 53:809-829.

NEWTON, I., MARQUIS, M. & MOSS, D. 1981. Age and Breeding in sparrowhawks. Journal of Animal Ecology, 50: 839-853.

NEWTON, I. & MOSS, D. 1986. Post-fledging survival of sparrowhawks Accipiter nisus in relation to mass, brood size and brood composition at fledging. Ibis, 128: 73-80.

- NOLAN, V. Jr. & THOMPSON, C.F. 1978. Egg volume as a predictor of hatchling weight in the brown-headed cowbird. *Wilson Bulletin*, 90(3): 353-358.
- NOON, B.R. 1981. Techniques for sampling avian habitats. In *The use of multivariate statistics in Studies of Wildlife Habitat*. D.E. Capen (ed.). pp: 42-52. University of Vermont. USDA Forest Service, General Technical Report RM-87.
- NORE, T. 1979. Rapaces diurnes communs en Limousin pendant la période de nidification. (II: autour, épervier et faucon crécerelle). *Alauda*, 47(4): 259-269.
- NOVAL, A. 1975. Aves de presa. Ed. Naranco. Oviedo.
- NUR, N. 1988. The cost of reproduction in birds: an examination of the evidence. *Ardea*, 76: 155-168.
- O'CONNOR, R.J. 1975. An adaptation for early growth in tits, Parus spp. *Ibis*, 117: 523-526.
- O'CONNOR, R.J. 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide. *Animal Behaviour*, 26: 79-96.
- O'CONNOR, R.J. 1984. The growth and development of birds. John Wiley & Sons. Chichester.
- OESER, R. 1975. Über Rupfungen und sonstige beutereste an rupfplätzen und aus der nähe erzgebirgischer habitchtshorste. *Beitr. Vogelk.*, 21, S: 348-351.
- OLENDORFF, R.R. 1974. Some quantitative aspects of growth in three species of buteos. *The Condor*, 76(4): 466-468.
- OLSEN, P.D. & OLSEN, J. 1989. Breeding of the peregrine falcon Falco peregrinus: II. Weather, nest quality and the timing of laying. *Emu*, 89: 1-5.
- OLSEN, P.D. & OLSEN, J. 1989. Breeding of the peregrine falcon Falco peregrinus: III. Weather, nest quality and breeding success. *Emu*, 89: 6-14.
- OPDAM, 1975. Inter and interspecific differentiation with respect to feeding ecology in two sympatric species of the genus Accipiter. *Ardea*, 63: 30-55.
- OPDAM, P., THISSEN, J., VERSCHUREN, P. & MÜSKENS, G. 1977. Feeding ecology of a population of goshawk (Accipiter gentilis). *Journal für Ornithologie*, 118: 35-51.
- OPDAM, P., BURGERS, J. & MUSKENS, G. 1987. Population trend, reproduction, and pesticides in dutch sparrowhawks following the ban of DDT. *Ardea*, 75: 205-212.

- ORIAN, G.H. & PEARSON, N.E. 1979. On the theory of central place foraging. In D.J. Horn, R.D. Mitchell & G.R. Stairs (eds.), Analysis of Ecological Systems, pp. 154-177. Ohio State University Press, Columbus.
- PARSONS, J. 1975. Asynchronous hatching and chick mortality in the herring gull Larus argentatus. Ibis, 117: 517-520.
- PERRINS, C.M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the great tit Parus major L. Journal of Animal Ecology, 34: 601-647.
- PERRINS, C.M. 1966. Survival of young manx shearwaters Puffinus puffinus in relation to their presumed date of hatching. Ibis, 108: 132-135.
- PERRINS, C.M. 1970. The timing of birds breeding seasons. Ibis, 112: 242-255.
- PERRINS, C.M. 1977. The role of predation in the evolution of clutch size. In Evolutionary Ecology. B.Stonehouse & C.M.Perrins (eds.). MacMillan, London.
- PERRINS, C.M. & BIRKHEAD, T.R. 1983. Avian Ecology. Blackie, London.
- PETTY, S.J. 1989. Goshawks: their status, requirements and management. Forestry Commission. Bulletin n° 81.
- PETTY, S.J. 1989. Productivity and density of tawny owls Strix aluco in relation to the structure of a spruce forest in Britain. Ann. Zool. Fennici, 26: 227-233.
- PHILLIPS, J.G., BUTLER, P.J. & SHARP, P.J. 1985. Physiological strategies in avian biology. Blackie, London.
- PIANKA, E.R. 1972. r and k selection or b and d selection? The American Naturalist, 106: 581-588.
- PICOZZI, N. 1980. Food, growth, survival and sex ratio of nestling hen harriers Circus c. cyaneus in Orkney. Ornis Scandinavica, 11: 1-11.
- PIETIÄINEN, H. 1988. Breeding season quality, age, and the effect of experience on the reproductive success of the ural owl (Strix uralensis). The Auk, 105: 316-324.
- PIETIÄINEN, H. 1989. Seasonal and individual variation in the production of offspring in the ural owl Strix uralensis. Journal of Animal Ecology, 58: 905-920.
- POOLE, K.G. 1988. Feeding responses by gyrfalcons to brood size manipulations. Journal of Raptor Research, 22(2): 67-70.
- POOLE, K.G. 1988. A replacement clutch in wild gyrfalcons, Falco

rusticolus in northwest territories. Canadian field Naturalist, 102(1): 62-64.

PRICE, T. & LIOU, L. 1989. Selection on clutch size in birds. The American Naturalist, 134(6): 950-959.

PULLIAM, H.R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. American Naturalist, 109, : 765-768.

QUINEY, T.E., HUSSELL, D.J.T. & ANKNEY, C.D. 1986. Sources of variation in growth of tree swallows. The Auk, 103: 389-400.

RAPPORT, D.J. 1971. An optimization model of food selection. American Naturalist, 105: 575-587.

RAPPORT, D.J. 1980. Optimal foraging for complementary resources. American Naturalist, 116: 324-346.

REAL, J. 1981. Aproximació a l'estudi dels rapinyaires (Falconiformes) dels massissos de Sant Llorenç del Munt-Serra de l'Obac, Montserrat i zones envoltants. Butll. Inst. Cat. His. Nat., 47 (Secc. Zool., 4): 155-164.

REAL, J. 1983. Adicions a l'estudi dels rapinyaires (Falconiformes) dels massissos de Sant Llorenç del Munt-Serra de l'Obac, Montserrat i zones envoltants. Butll. Inst. Cat. His. Nat., 49 (Secc. Zool., 5): 155-158.

REDONDO, T. HIDALGO DE TRUCIOS, S.J. & MEDINA, R. 1989. Nest placement by azure-winged magpies (Cyanopica cyana). Etologia, 1: 19-31.

REYNOLDS, J.C., ANGELSTAM, P. & REDPATH, S.M. 1988. Predators, their ecology and impact on gamebird populations. In Ecology and Management of Gamebirds. P.J.Hudson & M.R.W.Rands (eds.), BSP Professional Books, Oxford.

REYNOLDS, R.T. 1983. Management of Western Coniferous Forests Habitat for Nesting Accipiter Hawks. USDA Forest Service. General Technical Report RM-102.

REYNOLDS, R.T. & MESLOW, E.C., 1984. Partitioning of food and niche characteristics of coexisting Accipiter during breeding. The Auk, 101(4): 761-779.

REYNOLDS, R.T., MESLOW, E.C. & WIGHT, H.M., 1982. Nesting Habitat of Coexisting Accipiter in Oregon. Journal of Wildlife Management, 46(1): 124-138.

RICHARDSON, H., VERBEEK, N.A.M. & BUTLER, R.W. 1985. Breeding success and the question of clutch size of northwestern crows Corvus caurinus. Ibis, 127: 174-183.

RICHNER, H., SCHNEITER, P. & STIRNIMANN, H. 1989. Life-history consequences of growth rate depression: an experimental study on carrion crows (Corvus corone corone L.). Ecology, 3: 617-624.

- RICHTER, W. 1982. Hatching asynchrony: the nest failure hypothesis and brood reduction. *The American Naturalist*, 120: 828-832.
- RICHTER, W. 1983. Balanced sex ratios in dimorphic altricial birds: the contribution of sex-specific growth dynamics. *The American Naturalist*, 121(2): 158-171.
- RICHTER, W. 1984. Nestling survival and growth in the yellow-headed blackbird Xanthocephalus xanthocephalus. *Ecology*, 65(2): 597-608.
- RICKLEFS, R.E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48(6): 978-983.
- RICKLEFS, R.E. 1969. Preliminary models for growth rates of altricial birds. *Ecology*, 50: 1031-1039.
- RICKLEFS, R.E. 1983. Avian postnatal development. In: D.S. Farner, J.R. King & K.C. Parkes (eds.). Avian Biology, vol. VII: 1-83. Academic Press, New York.
- RICKLEFS, R.E. 1984. The optimization of growth rate in altricial birds. *Ecology*, 65(5): 1602-1616.
- RICKLEFS, R.E., HAHN, D.C. & MONTEVECCHI, W.A. 1978. The relationship between egg size and chick size in the laughing gull and Japanese quail. *The Auk*, 95: 135-144.
- ROSENFELD, R.N., BIELEFELDT, J., ANDERSON, R.K. & SMITH, W.A. 1985. Sex ratios in broods of Cooper's hawks. *Wilson Bulletin*, 97(1): 113-115.
- ROYAMA, T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirements and brood size of nestling great tits, Parus major. *The Ibis*, 108(3): 313-347.
- RUIZ, X. & JOVER, L. 1983. Tipificación trófica de poblaciones mediante estimas de la dominancia y la diversidad. *Trans. XV Int. Congr. Game Biol.*: 695-707. Trujillo.
- RYDER, J.P. 1983. Sex ratio and egg sequence in ring-billed gulls. *The Auk*, 100: 726-728.
- SCHIFFERLI, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling great tits Parus major. *Ibis*, 115: 549-558.
- SCHIFFERLI, L. 1978. Experimental modification of brood size among house sparrows Passer domesticus. *The Ibis*, 120: 365-369.
- SCHLUTER, D. 1981. Does the theory of optimal diets apply in complex environments? *American Naturalist*, 118: 139-147.
- SCHMUTZ, J.K. 1987. The effect of agriculture on ferruginous and Swainson's hawks. *Journal of Range Management*, 40(5): 438-440.

- SCHNELL, J.H. 1958. Nesting behavior and food habits of goshawks in the Sierra Nevada of California. *The Condor*, 60: 377-403.
- SCHNURRE, O. 1964. Berliner habitchtschronik 1963/64. *Beitr. Vogelk.* 1, S: 403-407.
- SCHNURRE, O. 1965. Zur beuteauswahl beim habitcht. *Z. Jagdwiss*, 11: 121-135.
- SCHOENER, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49(1): 123-141.
- SCHOENER, T.W. 1969. Models of optimal size for solitary predators. *American Naturalist*, 103: 277-313.
- SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Vol. 2: 369-405.
- SIBLY, R.M. & CALOW, P. Physiological Ecology of Animals. An Evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- SIMONS, L.S. & MARTIN, T.E. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the cactus wren. *Ecology* 71(3): 869-876.
- SIMMONS, R. 1988. Offspring quality and the evolution of cannibalism. *Ibis*, 130: 339-357.
- SIMMONS, R. & SMITH, P.C. 1985. Do northern harriers (Circus cyaneus) choose nest sites adaptatively? *Can. J. Zool.*, 63: 494-498.
- SIMPSON, R.B. 1909. American goshawk nesting in Pennsylvania. *Oologist*, 26: 85-87.
- SKAGEN, S.K. 1987. Hatching asynchrony in american goldfinches: an experimental study. *Ecology*, 68(6): 1747-1759.
- SLADEK, J. 1963. Beitrag zur nahrungsökologie des hühnerhabichtts. *J. Orn.*, 81: 44-94.
- SLAGSVOLD, T. & LIFJELD, J.T. 1988. Ultimate adjustments of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology*, 69(6): 1918-1922.
- SLAGSVOLD, T. & LIFJELD, J.T. 1989. Constraints on hatching asynchrony and egg size in pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology*, 58: 837-849.
- SLAGSVOLD, T., ROSKAPT, E. & ENGEN, S. 1986. Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care. Fisher's theory applied to birds. *Ornis Scandinavica*, 17: 117-125.
- SLOTOW, R.H., MENDELSON, J.M. & PERRIN, M.R. 1988. The diet of adult

- and nestling blackshouldered kites, and breeding success. Ostrich, 59: 150-154.
- SMITH, C.C. & REICHMAN, O.J. 1984. The evolution of food caching in birds and mammals. Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 329-351.
- SNYDER, N.F.R. & WILEY, J.W. 1976. Sexual size dimorphism in hawks and owls of north America. America. Ornithol. Monogr., 20: 1-96.
- SNYDER & SNYDER, 1973. Feeding rates of Cooper's hawk. Condor, 75: 461-463.
- SOLER, M. 1988. Egg size variation in the jackdaw Corvus monedula in granada, Spain. Bird Study, 35: 69-76.
- SORIGUER, R.C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (Oryctolagus cuniculus, L.) en Andalucía occidental. Doñana Acta Vertebrata, 8(3).
- SPEISER, R. & BOSAKOWSKI, T. 1984. History, status, and future management of goshawk nesting in New Jersey. Records of New Jersey Birds, vol. X (2):29-33.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- STINSON, C.H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. Evolution, 33(4): 1219-1225.
- STOKLAND, J.N. & AMUNDSEN, T. 1988. Inicial size hierarchy in broods of the shag: relative significance of egg size and hatching asynchrony. The Auk, 105: 308-315.
- STORER, R.W. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three north american accipiters. The Auk, 83: 423-436.
- SULKAVA, S. 1964. Zur nahrungsbilologie des habitchts, Accipiter g. gentilis (L.). Aquilo: Seria Zoologica, 3: 1-103.
- SUTHERLAND, J.M. & MAHER, W.J. 1987. Nest-site selection of the american coot in the aspen parklands of Saskatchewan. The Condor, 89: 804-810.
- TEATHER, K.L. 1987. Intersexual differences in food consumption by hand-reared great-tailed grackle (Quiscalus mexicanus) nestlings. The Auk, 104: 635-639.
- TEATHER, K.L. & WEATHERHEAD, P.J. 1989. Sex-specific mortality in nestling great-tailed grackles. Ecology, 70(5): 1485-1493.
- TELLERIA, J.L. 1986. Manual para el censo de los vertebrados

terrestres. Editorial Raices, Madrid.

TEMPLE, S. 1981. The problem of avian extinction. D. Johnson (ed). Current Ornithology Vol. 3: 453-485. Plenum Press. New York.

THIOLLAY, J.M. 1967. Ecologie d'une population de rapaces diurnes en Lorraine. Terre Vie, 21: 116-183.

THISSEN, J., MÜSKENS, G. & OPDAM, P., 1981. Trends in the dutch goshawk Accipiter gentilis population and their causes. Understanding the goshawk. pp. 28-43. R.E. Kenward & I.M. Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.

TINBERGEN, L. 1936. Gegevens over het voedsel von nederlandse haviken (Accipiter gentilis gallinarum (Brehm)). Ardea, 25: 195-200.

TITUS, K., MOSHER, J.A. & WILLIAMS, B.K. 1984. Chance corrected classification for use in discriminant analysis: Ecological applications. The American Midland Naturalist, 11(1): 1-7.

TJERNBERG, M. 1983. Prey abundance and reproductive success of the golden eagle Aquila chrysaetos in Sweden. Holarctic Ecology, 6: 17-23.

TJENBERG, 1983. Population density of golden eagles in relation to nest-site and food availability. In Breeding Ecology of Golden Eagles Aquila chrysaetos (L.) in Sweden. pp 77-88. Swedish University of Agricultural Sciences. Department of Wildlife Ecology. Report 10. Uppsala.

TORRES, J.A., JORDANO, P. & LEON, A. 1981. Aves de presa diurnas de la provincia de Córdoba. Publ. Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba, 12. Córdoba.

TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection, pp. 136-179. In B. Campbell (ed.) Sexual selection and the descent of man. Aldine, Chicago, Illinois.

TUOMI, J. 1990. On clutch size and parental survival. Oikos, 58(3) 387-389.

UTTENDÖRFER, O. 1952. Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und eulen. Eugen Ulmer, Stuttgart.

VAN BEUSEKOM, C.F. 1972. Ecological isolation with respect to food between sparrowhawk and goshawk. Ardea, 60: 72-96.

VAURIE, 1959. The birds of the palearctic fauna. Non-Passeriformes. Witherby, London.

VEIGA, J.P., 1982. Ecología de las rapaces de un ecosistema de

montaña. Aproximación a su estructura comunitaria. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.

VEIGA, J.P. 1990. A comparative study of reproductive adaptations in house and tree sparrows. *The Auk*, 107: 45-59.

VEIGA, J.P. & HIRALDO, F. 1990. Food habits and the survival and growth of nestlings in two sympatric kites (Milvus milvus and Milvus migrans). *Holarctic Ecology*, 13: 62-71.

VILLAGE, A. 1983. The role of nest-site availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of kestrels. *Journal of Animal Ecology*, 52: 635-645.

VILLAGE, A. 1985. Turnover, age and sex ratios of kestrels (Falco tinnunculus in south Scotland. *J.Zool., Lond. (A)* 206: 175-189.

WATTEL, J. 1983. Geographical differentiation in the genus *Accipiter*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, n° 13. R.A. Paynter, Jr. (ed). Cambridge, Massachusetts.

WATTEL, J. 1981. The goshawk and its relatives, some remarks on systematics and evolution. In Understanding the goshawk. pp. 6-14. R.E. Kenward & I.M. Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.

WEIMERSKIRCH, H. 1990. The influence of age and experience on breeding performance of the antarctic fulmar Fulmarus glacialisoides. *Journal of Animal Ecology*, 59: 867-875.

WERSCHKUL, D.F. & JACKSON, J.A. 1979. Sibling competition and avian growth rate. *Ibis*, 121: 97-102.

WESTOBY, M. 1978. What are biological bases of varied diets? *American Naturalist*, 112: 627-631.

WHITE, C.M. & THUROW, T.L. 1985. Reproduction of ferrugineous hawks exposed to controlled disturbance. *The Condor*, 87: 14-22.

WIDÉN, P. 1985. Breeding and movements of goshawks in boreal forests in Sweden. *Holarctic Ecology*, 8: 273-279.

WIDÉN, P. 1987. Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden. *Holarctic Ecology*, 10: 1-7.

WIDÉN, P. 1989. The hunting habitats of goshawks Accipiter gentilis in boreal forests of central Sweden. *The Ibis*, 131: 205-213.

WIKMAN, M. 1975. Sex ratio of finnish nestling goshawks Accipiter gentilis (L.). A preliminary report. XII Congresso da Uniao Internacional dos Biologistas da Caça.

WIKMAN, M. & LINDÉN, H. 1981. Influence of food supply on goshawk

population size. In Understanding the goshawk. pp. 105-113. R.E.Kenward & I.M.Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.

WIKMAN, M. & TARSA, V. 1980. (Food habits of the goshawk during the breeding season in southwestern Finland 1969 - 77). Suomen Riista, 28: 86-96.

WILSON, E.O. 1984. Sociobiologia. La Nueva Síntesis. Omega, Barcelona.

WILLIAMS, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and refinement of Lack's principle. The American Naturalist, 20: 687-690.

WORTELAERS, F. 1959. De havik, accipiter gentilis (L.), in Meerdaelwoud. Gerfaut, 49: 363-368.

WYNNE-EDWARDS, V.C. 1955. Low reproductive rates in birds, specially seabirds. Proc. XI Intern. Orn. Congr., Basel, pp 540-547.

YLIMAUNU, J. & JARVINEN, A. 1987. Do pied flycatchers Ficedula hypoleuca have a brood-survival or brood-reduction strategy?. Ornis Fennica, 64: 10-15.

ZIESEMER, F. 1981. Methods of assessing goshawk predation. In Understanding the goshawk. pp. 144-151. R.E.Kenward & I.M.Lindsay (eds.) The International Association for Falconry and Conservation of Birds of Prey.

ZIESEMER, F. 1983. Untersuchungen zum einfluss des habitchts (Accipiter gentilis) auf populationen seinen beutetiere. Verlag Günter Hartmann, Kronshagen.

APÈNDIX I. Pesos assignats a les diferents espècies - presa considerades.

Scolopendra	3
Ortoptera	2
Coleoptera	2
Anguis fragilis	20
Psammodromus algirus	8
Lacerta lepida	150
Reptilia indet.	150
Accipiter gentilis pull.:	Segons el poll en concret i l'edat de la mort.
Accipiter nisus mascle	150
femella	200
Alectoris rufa adulta	450
poll	75
volander	150
juvenil agost	300
Coturnix coturnix	100
Phasianus colchicus	1000
Scolopax rusticola	300
Gallinula chloropus	270
Columba livia (de campanar)	300
(missatger)	350
Columba oenas	300
Columba palumbus adult	400
juvenil	300
volander	200
poll	70
Columba sp.	300
Streptopelia turtur	140
Clamator glandarius	150
Cuculus canorus	100
Tyto alba	270
Otus scops	80
Athene noctua	170
Strix aluco	300
Strigidae indet.	200
pullus	150
Caprimulgus europaeus	65
Caprimulgus sp.	65
Merops apiaster	55
Upupa epops	66
Picus viridis	200
Picoides major	80
Galerida sp.	43
Lullula arborea	29
Alaudidae indet.	40
Luscinia megarhynchos	20
Turdus merula	90
Turdus philomelos	80
Turdus viscivorus	115
Turdus sp.	90
Turdus sp. poll	50



volander	60
juvenil	70
Sylvia sp.	12
Parus caeruleus	11
Parus major	18
Certhia brachydactyla	8
Oriolus oriolus	73
Lanius excubitor	65
Garrulus glandarius adult	170
jove	150
poll	70
Pica pica adult	210
volander	100
jove	150
poll	70
Corvus corone	500
Corvidae indet.	190
Sturnus vulgaris adult	90
jove	60
Passer domesticus	30
Fringilla coelebs	23
Serinus serinus	12
Carduelis carduelis	23
Fringillidae indet.	23
Miliaria calandra	50
Passeriforme indet.	20
Ave indet. adult	100
poll	20
Crocidura russula	7
Oryctolagus cuniculus adult	1000
jove	500
llorigó	250
indet.	744
	(o en base a la mida del tars si es coneix).
Sciurus vulgaris	250
Eliomys quercinus	80
Microtus duodecimcostatus	20
Apodemus sylvaticus	20
Mus spretus	20
Rattus norvegicus	280
Rattus rattus	150
Rattus sp.	150
Muridae indet.	20
Rodentia indet.	20

UNIVERSIDAD DE BARCELONA

A memoria el día 7 de Julio de 19... en la Facultad de ... ante el siguiente Tribunal:

PRESIDENTE

Xarrafis

VOCALES

C. Franc
C.A. GRACIA.

JR

Juan Roca

J.D. Rodríguez

M. Lluís
L. TELLERA

Nota de Apto "Cum laude" (Unanimitat)



UNIVERSITAT DE BARCELONA
Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques
Facultat de Biologia