



Ecología del ocio

Efectos del uso recreativo de los espacios naturales sobre las aves reproductoras



Carolina Remacha Sebastián
Tesis Doctoral 2010



Departamento de Ecología
Departamento de Zoología y Antropología Física
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid

Foto de portada: *The Sand Walk*, en *Down House*. El sendero que Charles Darwin recorría a diario para madurar sus ideas es hoy una senda recreativa de fama mundial (Foto de dominio público obtenida del proyecto wikipedia).

Dibujo de portada: Gorrión molinero *Passer montanus*, ilustración de la autora.



Universidad Complutense de Madrid

Facultad de Ciencias Biológicas

Departamento de Ecología

Ecología del ocio

Efectos del uso recreativo de los espacios naturales sobre las aves reproductoras

Memoria presentada por la Licenciada Carolina Remacha Sebastián para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, dirigida por el Dr. Juan Antonio Delgado Sáez (Departamento de Ecología) y el Dr. Javier Pérez Tris (Departamento de Zoología y Antropología Física), de la Universidad Complutense de Madrid.

Madrid, Diciembre de 2010

La Doctoranda

VºBº del Director

VºBº del Director

Carolina Remacha Sebastián

Juan Antonio Delgado Sáez

Javier Pérez Tris

A mis padres y hermanas

A Javi

ÍNDICE

Agradecimientos	9
Introducción general y conclusiones	13
Resumen / Abstract	15
1. Introducción general	17
2. Objetivos	27
3. Metodología	29
4. Resultados y discusión general	36
5. Conclusiones	44
Capítulo I. Reducir el tamaño de los grupos de visitantes incrementa el número de aves observadas durante las actividades educativas: implicaciones para la gestión del uso recreativo de espacios naturales	49
Capítulo II. Selección espacial de cajas nido por aves que anidan en cavidades como respuesta a su proximidad a infraestructuras recreativas	65
Capítulo III. Efectos de la proximidad de caminos con uso recreativo sobre los parámetros reproductivos del gorrión molinero <i>Passer montanus</i>	87
Capítulo IV. Depredación de nidos artificiales en los alrededores de los senderos con uso recreativo: ¿efecto del camino o de su uso?	109
Capítulo V. El precio de nacer en día festivo: costes fenotípicos de iniciar el desarrollo bajo intensa perturbación humana en el herrerillo común <i>Cyanistes caeruleus</i>	129
Bibliografía	149

Agradecimientos

Durante este largo camino que ha supuesto la tesis ha habido varias etapas en las que he coincidido con muchas personas, cada una de las cuales ha aportado su granito de arena. Como todos los proyectos de tesis el mío tiene un componente humano en el que los amigos, la familia y los compañeros de trabajo ocupan un papel destacable e imprescindible, ya que sin su apoyo hubiera resultado difícil, por no decir imposible, mantener la constancia necesaria para su ejecución.

En primer lugar me gustaría dar las gracias a dos grandes personas y profesionales con quién he tenido la suerte de cruzarme en la vida, mis directores de tesis, Juan Antonio y Javier. Gracias por haber confiado en mí y haberos embarcado conmigo en esta tesis. Ambos habéis sabido transmitirme vuestra pasión, entusiasmo y curiosidad contagiosa por la naturaleza y la investigación. Sin vuestro continuo apoyo y ayuda no lo habría conseguido. Aprender a vuestro lado ha sido una experiencia extraordinaria.

A Evix por estar siempre ahí desde los comienzos encineros. Investigadora entusiasta donde las haya y compañera de tertulias de café donde hemos compartido sueños, penas y alegrías durante todos estos años mientras nos convencíamos para continuar. Ánimo, porque estoy segura de que tú también lo conseguirás.

No me puedo olvidar de mis inicios, esa época encinera acompañada de un gran equipo de becarios reivindicativos, y cómo no naranjas, con los que se superaban mejor las dificultades. También he pasado muy buenos momentos con mis compañeros de “la bomba”, gracias por hacerme más agradable mi estancia y por las clases micológicas-gastronómicas.

A Conchita, que me ayudó un año en el arduo trabajo de campo y que “lo daba todo” en cada jornada. Al grupo de Biología y Conservación de Vertebrados de la planta 9 (sobre todo a Iván y Álvaro que me enseñaron a extraer muestras de sangre). A Marta y Mateja por su ayuda en el campo o en el laboratorio. A Mariló por estar siempre dispuesta a echar una mano y por todo su entusiasmo. A Eva, por las risas que nos hemos echado juntas compartiendo historias de doctorandas, y cómo no, por iniciarme en los misterios del SAS, ese programa estadístico que hasta entonces me resultaba incomprensible.

A todos mis amigos y amigas ambientólogos (Charm, Laurel, Judis, etc.), a muchos de los cuales embauqué con la excusa de vivir una bonita jornada de campo y ver pajaritos. A mis amigas “impresentables” a las que he tenido abandonadas muchas primaveras. Gracias también a Javier, Ana y Emilio por acogerme y descubrirme “La Herrería”, así como por las continuas versiones de trampas para atrapar en las cajas nido a esos en ocasiones escurridizos padres. Y cómo no a todos los pajaritos que han tenido que soportar mis continuas revisiones de sus nidos.

A Staffan Bensch, quien me recibió en el laboratorio de Biología Molecular de Poblaciones de la Universidad de Lund, donde di mis primeros pasos en el terreno de la biología molecular. A Esteban Fernández Juricic, quien cuidadosamente revisó uno de mis trabajos y con quien tuve la oportunidad de colaborar y aprender en la distancia acerca del comportamiento social de las aves. A Jaime Potti, por nuestras “*conversaciones*” electrónicas sobre seguimiento de cajas nido y a las que tanto partido saqué. A Juan Moreno, quién también me ayudó a resolver dudas sobre el comportamiento de los herrerillos. A los trabajadores del “Caserío del Henares” por permitirme acceder a sus instalaciones y por su interés por el trabajo que llevaba a cabo. Al Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (IMIDRA) por la beca de tecnólogo durante el periodo 2003-2006 (ORDEN 4008/2003 de 23 de Mayo) que me ayudó a iniciar los primeros trabajos de investigación. A Patrimonio Nacional y su guardería forestal en San Lorenzo del Escorial por darme los permisos necesarios para trabajar en “La Herrería”, por facilitarme los datos de su estación meteorológica y por su continuo interés. A Naturalcalá por permitirme acceder a sus instalaciones. Al Departamento de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid por hacerme un hueco donde poder ubicarme y al de Zoología y Antropología Física por dejarme utilizar su laboratorio.

Me gustaría agradecer enormemente el apoyo incondicional que han demostrado mis padres y mis hermanas María Dolores y Noe (“la familia telerín”), que siempre han confiado en mis posibilidades y me han ayudado a vencer mis inseguridades. Espero Dolores que veas recompensada la súbita desaparición que sufría tu coche durante las primaveras, y gracias también Raúl por tu copito, que ¡vaya toque de glamour me daba en el campo! A mis abuelos, que por fin podré responderles a la pregunta “mañaaa ¿cuándo vas a acabar esos estudios tuyos?” Y cómo no, a mi gran amiga Ra, por estar siempre cerca para sacarme una sonrisa.

A Javi, quien sin duda ha sido muy importante durante la construcción de esta tesis, ya que ha tenido que soportarme tanto a nivel personal como profesional. Eres la persona que mejor me ha entendido y ayudado en este periodo lleno de altibajos. Gracias por adaptarte siempre tan fácilmente a mis reclusiones forzosas y por conseguir animarme cuando lo veía todo negro. En fin, por compartir todos los momentos.

Por último, gracias a tantos otros amigos y familiares que con vuestras palabras de aliento en algún momento me habéis ayudado a continuar, y que si empiezo a nombraros podría correr el riesgo de olvidarme de alguno. Espero que todos me reconozcáis ahora que he acabado la tesis (aunque primero me tendré que redescubrir yo) y preparaos para todas las visitas eternamente aplazadas a Canarias, Irlanda, Toledo, etc. En definitiva, ¡gracias a todos por vuestro apoyo y paciencia durante todos estos años!

Keywords: amigos, familia, apoyo, ayuda, aprendizaje y FIN DE ETAPA...

Nota: Este trabajo de investigación ha sido financiado parcialmente por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (Proyecto CGL2007/62937/BOS) y por el Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (Proyecto FP06-DR4). Asimismo, los permisos necesarios para la manipulación de aves fueron proporcionados por la Comunidad de Madrid.



INTRODUCCIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES



Ecología del ocio: Efectos del uso recreativo de los espacios naturales sobre las aves reproductoras

Resumen

El uso recreativo de los espacios naturales puede llevar asociado un impacto negativo sobre la fauna, alterando su comportamiento e induciendo costes relacionados con la interrupción de actividades vitales como la reproducción o la alimentación. Para medir correctamente dichos impactos, es necesario adoptar una perspectiva amplia, que incluya tanto el análisis de efectos directos sobre la reproducción como la evaluación de efectos indirectos, mediados por la depredación o las relaciones interespecíficas. Esta tesis se centra en la identificación de los efectos de la perturbación debida al uso recreativo de los espacios naturales sobre distintos elementos de la biología de las aves reproductoras: la variación de la estructura de sus comunidades, sus patrones de selección del lugar de nidificación, la probabilidad de depredación a que pueden verse sometidas y, sobre todo, sus parámetros reproductivos (medidos mediante el número y la calidad de sus descendientes). Para ello, hemos utilizado dos tipos de escenarios representativos de los modelos más frecuentes de uso recreativo: áreas naturales de acceso restringido, con un uso limitado a rutas a pie guiadas a través de redes de caminos, y áreas de merendero sin restricciones de paso, que concentran a gran cantidad de personas durante los días festivos, pero son raramente utilizadas durante el resto de la semana. La frecuencia de visitas varía en intensidad, estacionalidad anual y semanal entre ambos tipos de escenarios, que se diferencian, además y sobre todo, en la distribución espacial de sus visitantes (dispersos o restringidos a los caminos). Los resultados muestran que la intensidad del uso recreativo regulado de los espacios naturales, medida a través del tamaño de los grupos de visitantes, puede afectar a la cantidad de aves observadas. Además, las aves pueden encontrar dificultades para su reproducción en las proximidades de las infraestructuras asociadas con el uso recreativo de los espacios naturales (edificios, caminos o merenderos), dificultades que se ponen de manifiesto en forma de (1) patrones de selección de lugares de nidificación dependientes de la distancia a edificios, (2) efectos de borde que podrían alterar la distribución del riesgo de destrucción de los nidos por diferentes tipos de depredadores en los alrededores de los caminos y, muy especialmente, (3) disminución del éxito reproductivo o la calidad de la progenie en situaciones de mayor perturbación relacionada con el uso recreativo (por ejemplo, cerca de los caminos y durante días festivos). A lo largo de los cinco

capítulos de la tesis, se discuten las implicaciones que tienen estos resultados, tanto desde una perspectiva ecológica como desde el punto de vista de la gestión del uso recreativo de los espacios naturales.

Abstract

Recreational use in natural areas can have a negative impact on fauna, altering the behaviour of animals and inducing costs related with the interruption of vital activities such as foraging or reproduction. Measuring such impacts requires a broad perspective, which combines the analyses of both direct effects on breeding performance and indirect effects mediated by predation and heterospecific interactions. This thesis focuses on the identification of the effects of human disturbance linked to nature-based recreation on various biological traits of breeding birds: variation in the structure of their communities, patterns of nest-site selection, probability of predation and, most importantly, breeding performance (measured through realised fecundity and offspring quality). We used two scenarios that represent the most common models of recreational use: natural areas with restricted access, where recreational use is typically limited to walking tours guided through trail networks, and picnic areas without restriction to public access, which usually concentrate high visitor loads during holidays and weekends. Both scenarios differ in the frequency of visits (total, seasonal and weekly intensity of disturbance), and they also differ in the spatial distribution of visitors (scattered or restricted to trails). Our results show that the intensity of restricted recreational use of natural areas, measured as visitors' group size, can temporarily affect local distribution patterns of several bird species. Furthermore, birds can face impaired reproduction in the proximity of infrastructures associated with nature-based recreation (buildings, trails or picnic areas). These negative effects can become visible in the form of (1) nest-site selection patterns dependent on the distance to buildings, (2) edge effects that could alter the distribution of nest predation risk associated with different types of predators around trails and, most specially, (3) decreased breeding success or reduced offspring quality under high disturbance associated to recreation (near trails or during holidays). Throughout the five chapters of this thesis, the implications of these results are discussed in detail, both from an ecological perspective and from the point of view of management of nature-based recreation.

1. Introducción general

En la mayoría de los países se ha producido durante las últimas décadas un incremento en la demanda de espacios naturales para llevar a cabo actividades educativas y de ocio (Gómez-Limón, 1996; Cordell *et al.*, 2005; Balmford *et al.*, 2009). Sin embargo, este uso recreativo-educativo puede tener consecuencias negativas para la fauna local, por ejemplo si afecta a su alimentación, distribución y reproducción. Estos efectos pueden ser directos, a través de la destrucción o alteración del hábitat por la creación de accesos y otras infraestructuras asociadas, lo que puede disminuir la disponibilidad de elementos ambientales importantes para la fauna. Además, el uso recreativo puede tener efectos indirectos asociados con la presencia humana, que puede alterar la percepción de la calidad del hábitat e interferir en el acceso de los animales a los recursos (Knight y Gutzwiller, 1995). Si se realiza de forma incontrolada y desmesurada, el uso público puede llegar a provocar el deterioro ambiental irreversible de las áreas naturales, lo que a su vez acabaría con las actividades asociadas y con los beneficios económicos y educativos que éstas reportan. Por otro lado, el éxito de los planes de conservación en estas zonas requiere de un apoyo público importante, por lo que una política excesiva de restricciones podría reducir el interés público de estos espacios. La gestión del uso recreativo de los espacios naturales tiene por lo tanto como objetivo principal compatibilizar el disfrute de la naturaleza con la conservación de las áreas visitadas, buscando un equilibrio entre la perspectiva social y la ambiental. La disciplina científica que se interesa por esta última perspectiva se denomina “ecología del ocio” (del inglés *recreation ecology*). Es un campo que se ha desarrollado ampliamente durante los últimos cincuenta años y que se centra en el estudio de las consecuencias ambientales de las actividades de uso recreativo y su gestión efectiva en áreas naturales o seminaturales (Liddle, 1997). Esta tesis se centra en la perspectiva ambiental del uso recreativo, buscando una mejor comprensión de los efectos que dicha actividad pueda tener sobre las poblaciones naturales, ya que sin información detallada sobre esos efectos (su manifestación, extensión espacial, magnitud y consecuencias) es difícil realizar una gestión efectiva de las actividades de ocio en la naturaleza.

1.1. Marco teórico: valoración del riesgo de depredación y efecto de borde

Las estrategias vitales de los animales han sido seleccionadas para maximizar su eficacia biológica (supervivencia y fecundidad). Sin embargo, los factores ambientales (disponibilidad de recursos alimenticios o lugares de reproducción, la meteorología o la alteración del hábitat)

y biológicos (presencia de depredadores o competidores de otras especies o de su misma especie) limitan estas estrategias vitales, condicionando su manifestación a través de restricciones y compromisos (Roff, 1992; Stearns, 1992).

El uso recreativo de los espacios naturales puede afectar al comportamiento de los animales y, en última instancia, a la configuración de sus estrategias vitales. Generalmente se suele hablar de perturbación humana en este contexto cuando la presencia humana o las actividades asociadas al hombre alteran el desarrollo natural de cualquier actividad que un individuo esté llevando a cabo. Los animales responden ante los humanos porque nos consideran depredadores potenciales (Frid y Dill, 2002). Aunque en la mayoría de los casos este encuentro no lleva asociado un efecto letal directo, el riesgo de depredación (el grado de amenaza que percibe un individuo ante un depredador potencial) induce una serie de respuestas en los individuos para favorecer su supervivencia, que a su vez les pueden suponer costes importantes, sobre todo si interrumpen actividades vitales como la alimentación o la reproducción (Ydenberg y Dill, 1986; Cresswell, 2008; Fig. 1). Durante la época de reproducción, el riesgo de depredación provoca que las decisiones de los individuos se basen en una solución de compromiso entre mantener su propia supervivencia y reproducirse con éxito (Lima, 2009). La selección natural ha favorecido que exista cierta flexibilidad en los rasgos reproductivos (decisión de criar o no, manipulación adaptativa de la inversión reproductiva inicial y del cuidado parental, etc.) para que los individuos adapten sus respuestas ante riesgos de depredación variables (Lima, 2009). En este contexto, es previsible que las decisiones parentales ante el riesgo de depredación se vean afectadas por otros factores como la etapa del ciclo reproductivo o el valor reproductivo residual de los padres en el momento de la perturbación (Montgomerie y Weatherhead, 1988). Esto genera diversidad de estrategias reproductivas, sobre todo en función de si los costes son asumidos por los padres (mortalidad, reducción de su condición física, abandono del nido o reducción del número de hijos, etc.) o por los hijos (reducción de la calidad de la progenie). Generalmente se espera que, ante riesgos de depredación elevados, los individuos con menores expectativas de reproducción futura inviertan más en su progenie en detrimento de su propio mantenimiento, y que los individuos con mayor valor reproductivo residual, por el contrario, no inicien la reproducción, la abandonen en espera de mejores opciones de reproducción futura, o transfieran los costes a su progenie reduciendo su cuidado parental y criando descendientes de peor calidad (Magnhagen, 1991; Roff, 1992).

Por otro lado, además de estas características biológicas asociadas con el ciclo vital de los individuos descritas anteriormente, otros factores como el número (tanto el tamaño de

grupo como la abundancia local) y la proximidad de los depredadores influyen en la valoración del riesgo de depredación por los animales. La posibilidad de sobrevivir de un individuo disminuirá (es decir, el riesgo de depredación será mayor) cuanto mayor sea el número de depredadores y más cerca se encuentren éstos, ya que en esos casos las posibilidades de sufrir un ataque son mayores (Ydenberg y Dill, 1986; Abrams, 1993; Kleindorfer *et al.*, 2005). Estas claves ambientales pueden acentuarse en los espacios naturales con uso recreativo, ya que se suele regular a través de la limitación del número de visitantes, la concentración de infraestructuras de servicios (aparcamientos, centros de visitantes, restaurantes, áreas de picnic, etc.) y el establecimiento de redes de caminos que evitan que los visitantes se dispersen de forma incontrolada (Vaske *et al.*, 1995; Finney *et al.*, 2005; Medeiros *et al.*, 2007). Dada esa concentración espacial de la actividad humana, es previsible que los animales perciban un riesgo de depredación tanto mayor cuanto menor sea la distancia a las fuentes de perturbación y mayor sea la carga de visitantes (Beale y Monaghan, 2004a). Además, las actividades recreativas que se pueden desarrollar en los espacios naturales son múltiples y pueden fluctuar estacional y semanalmente, lo que supone que la perturbación generada por el uso recreativo no es estática, sino que varía con el tipo, frecuencia y cantidad de uso que hagan los visitantes (Naylor *et al.*, 2009).

Asimismo, las infraestructuras y redes de caminos modifican el hábitat, generando parches artificiales en el paisaje que interrumpen el medio natural, lo que puede favorecer o perjudicar a determinadas especies. Esta alteración del hábitat, junto con el tránsito de personas, puede causar efectos de borde, detectables en forma de gradientes ecológicos en los que el impacto de la perturbación alcanza su máximo en su origen y disminuye en función de la distancia. Así pues, los procesos ecológicos asociados con estos bordes generados por las actividades recreativas están relacionados tanto con la propia modificación del hábitat como con el efecto que la presencia humana tiene sobre la fauna, es decir, con la valoración que los individuos hacen del riesgo de depredación ante las personas que visitan los espacios naturales.

Gran parte de esta tesis se centra en el análisis local de los patrones espaciales que generan las fuentes de perturbación humana asociadas con el uso educativo-recreativo sobre diferentes aspectos de la reproducción de las aves: su éxito reproductivo (éxito o fracaso del nido y número total de pollos volados), la calidad fenotípica de su progenie, y las tasas de depredación a que pueden verse sometidos sus nidos (**capítulos II, III y IV**). Por otro lado los **capítulos I y V** valoran los efectos del cambio en el número de visitantes sobre la estructura de las comunidades de aves y la reproducción de determinadas especies.

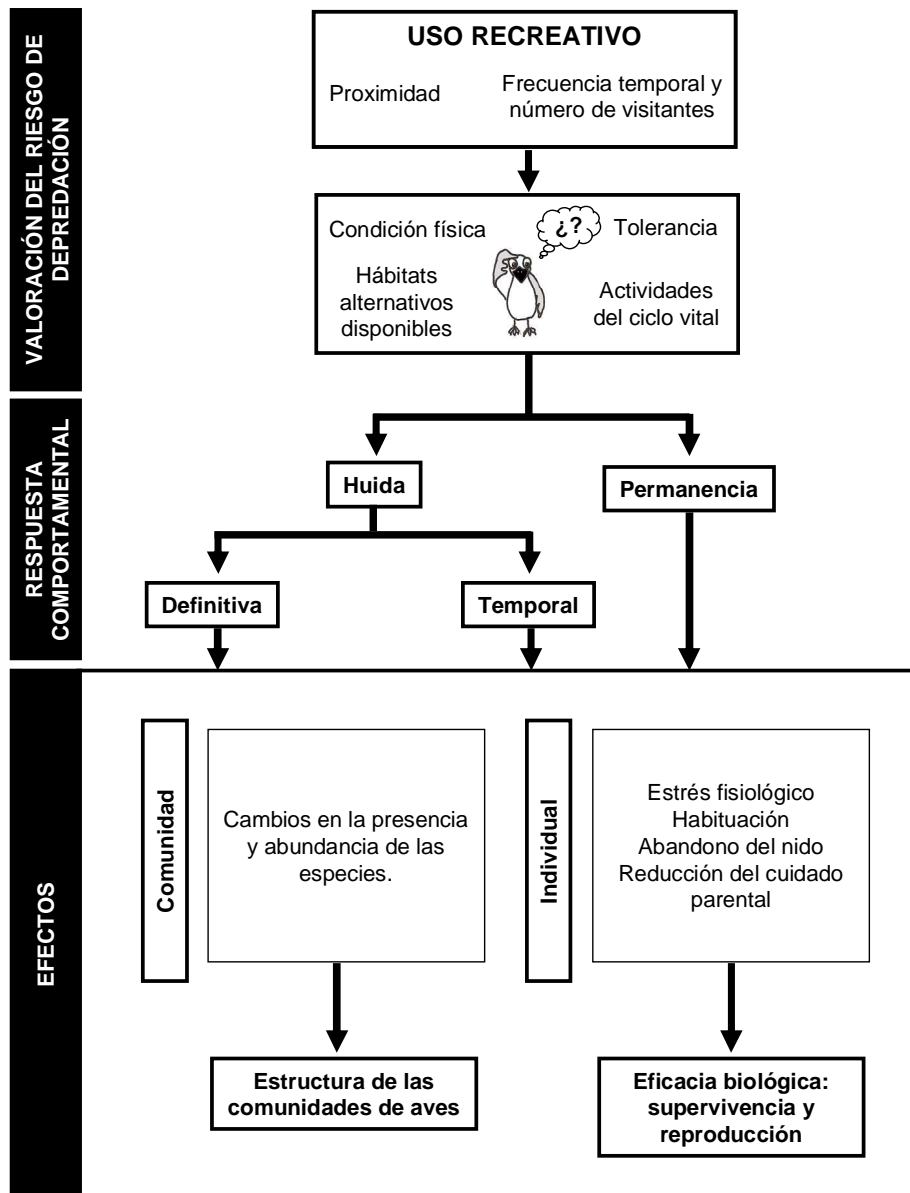


Figura 1. Diagrama conceptual que relaciona el uso recreativo de los espacios naturales con la valoración del riesgo de depredación por parte de las aves, sus posibles respuestas comportamentales, y sus posibles efectos sobre su ciclo vital y la estructura de sus comunidades. El comportamiento de las aves ante una perturbación humana puede variar ampliamente, produciéndose desde una aparente ausencia de respuesta hasta el abandono del área perturbada. El tipo de respuesta de los individuos dependerá de la intensidad de la perturbación (proximidad y cantidad de visitantes), de la actividad que se encuentren desarrollando (alimentación, reproducción, etc.), de las alternativas de hábitat no perturbados disponibles en las inmediaciones, o de su tolerancia y condición física, como factores especialmente relevantes. Por otro lado, los efectos de estos comportamientos pueden ser detectados a nivel de la comunidad (cuando se producen cambios en la presencia y abundancia de las especies) o a nivel individual (cuando implican la interrupción de las actividades que los individuos estuvieran llevando a cabo, en cuyo caso pueden tener consecuencias importantes sobre su eficacia biológica).

1.2. Antecedentes: el estudio del efecto de la perturbación humana sobre la fauna

El estudio de los efectos de la perturbación humana sobre los animales es complejo debido a la multitud de factores ambientales, sociales y ecológicos que implica, lo que genera una gran variedad de metodologías y perspectivas de análisis. Como paso preliminar es imprescindible delimitar tres aspectos del estudio: sus objetivos, sus modelos (especies individuales o comunidades enteras) y su escala (local o regional). En los estudios locales, los objetivos suelen estar vinculados con la detección de patrones espaciales o temporales con respecto a las fuentes de perturbación o a la variación temporal en la carga de visitantes. Por su parte, los estudios regionales generalmente comparan áreas con distinta afluencia de visitantes, sin tener en cuenta en muchas ocasiones las diferencias ambientales entre las localidades de estudio. Asimismo, la mayoría de estos estudios han utilizado a las aves como modelo, presumiblemente por su abundancia, su facilidad de manejo y el conocimiento detallado de que se dispone acerca de su historia natural (Jarvis, 2008).

En general, los efectos de la perturbación humana sobre la fauna se pueden describir principalmente en función de (1) los cambios en la estructura de las comunidades, (2) la respuesta comportamental de los individuos y (3) los costes asociados con la alteración o interrupción de determinadas actividades vitales de los individuos (alimentación, reproducción, etc.). A continuación se desarrollan más detalladamente cada una de estas perspectivas.

Estructura de las comunidades: patrones de distribución temporal y espacial

A escala local o regional, un incremento en las tasas de visitantes de los espacios naturales se suele relacionar con una disminución generalizada tanto de la riqueza de especies como de la abundancia de la mayoría de las especies, pudiendo ser estos efectos momentáneos o permanentes (Fernández-Juricic, 2000; Cardoni *et al.*, 2008). Sin embargo, algunas especies asociadas con el hombre, como el gorrión común (*Passer domesticus*), pueden registrar patrones de abundancia no lineales en los que niveles intermedios de visitantes se relacionan con abundancias máximas (Fernández-Juricic *et al.*, 2003).

Por otro lado, las áreas de recreo (camino con uso recreativo, áreas de merendero, parques urbanos, etc.) favorecen la presencia y abundancia de especies generalistas o de borde en sus proximidades, en detrimento de otras especies con requerimientos ecológicos de nidificación o alimentación más específicos (Hickman, 1990; Fernández-Juricic, 2001; Piper

y Catterall, 2006; Heil *et al.*, 2007; Palomino y Carrascal, 2007; Kangas *et al.*, 2010). Aunque todavía no están claros los mecanismos que median la tolerancia ambiental de las especies en hábitats humanizados, probablemente incluyen una mayor flexibilidad comportamental, fisiológica y ecológica en las especies antropófilas (Bonier *et al.*, 2007). Las zonas humanizadas suelen caracterizarse por ser áreas con mayores índices de fragmentación del hábitat (debido a la presencia de edificios, carreteras, caminos, etc.) y por estar sujetas a perturbaciones de diferentes orígenes, por lo que probablemente las especies generalistas están mejor adaptadas a estas zonas debido a su mayor amplitud de nicho (elevada capacidad de explotar diversas fuentes de alimentación, requerimientos poco estrictos de hábitat, etc.) y su generalmente mayor capacidad de dispersión y colonización (en resumen, su gran valencia ecológica). Dependiendo del balance entre la atracción de especies generalistas y la pérdida de especialistas, la riqueza de especies puede manifestar tendencias positivas o negativas (Heil *et al.*, 2007; Palomino y Carrascal, 2007), lo que hace que la riqueza por sí sola no sea un buen indicador de la integridad de las comunidades de aves en estos espacios.

Respuestas comportamentales

Una de las aproximaciones más ampliamente utilizadas en ecología del ocio es el estudio del comportamiento de las especies e individuos a través de sus respuestas ante los eventos de perturbación humana. La tolerancia de las aves a la actividad humana se ha estudiado frecuentemente a través de sus distancias de huida (i.e., la distancia a la que un individuo huye de una persona que se le aproxima). En general, se está de acuerdo en que la tolerancia a la presencia humana, medida a través de la distancia de huida, es un rasgo específico de cada especie de ave (Blumstein *et al.*, 2005; Blumstein, 2006). Asimismo, la mayoría de estudios han coincidido en que las poblaciones localizadas en ambientes más humanizados tienen menores distancias de huida, lo que sugiere adaptaciones o habituaciones locales a estos ambientes (Fernández-Juricic *et al.*, 2001; Møller, 2008). Sin embargo, la interpretación exclusiva de la distancia de huida como distancia umbral de la extensión del impacto para la gestión de áreas recreativas (por ejemplo en la planificación de zonas de amortiguación) ha sido recientemente criticada por varios motivos (Blumstein *et al.*, 2003; Whitfield *et al.*, 2008). En primer lugar, cuando las aves manifiestan una respuesta, los costes derivados de la interrupción de su actividad pueden ser estimados, pero cuando no hay una respuesta asumir una falta de impacto puede ser erróneo (Beale, 2007). Por ejemplo, Ellenberg *et al.* (2006) encontraron que, aunque los pingüinos de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) no manifestaban

respuestas patentes ante la presencia humana durante su periodo de incubación, su nivel de estrés (medido a través del ritmo cardiaco) se incrementaba considerablemente y su éxito reproductivo era menor en las zonas más frecuentadas. Además, la distancia de huida es una medida que depende del estado del individuo, es decir, de su condición física y del tipo de actividad que se encuentre desarrollando, por lo que una menor distancia de huida puede estar motivada tanto por una mala condición física como por los elevados costes asociados con la interrupción de ciertas actividades como la reproducción (Gill *et al.*, 2001; Beale y Monaghan, 2004b; Tarlow y Blumstein, 2007). Por todo ello, para la valoración de los impactos del uso recreativo es necesario complementar los estudios comportamentales con el seguimiento de sus consecuencias directas sobre la eficacia biológica de los individuos.

Reproducción de las especies

El uso recreativo de los espacios naturales puede interferir con la reproducción de muchas aves de latitudes templadas, donde las mayores tasas de visitantes se concentran durante los meses de primavera y verano (Gómez-Limón, 1996). El seguimiento de la reproducción de las especies nos ayuda a valorar los efectos directos de la perturbación humana sobre algunas de las más importantes componentes de la eficacia biológica de los individuos, como son el número y la calidad de los descendientes que producen. Para analizar y entender los posibles impactos del uso recreativo sobre las estrategias reproductivas de las aves es necesario el estudio completo de las diferentes fases del ciclo reproductivo: la selección del emplazamiento del nido, la inversión reproductiva inicial y el cuidado parental.

Selección de lugares de nidificación

La elección del emplazamiento del nido tiene importantes consecuencias para la eficacia biológica de las aves, porque determina en gran medida su éxito reproductivo (Finch, 1989). La selección de hábitat se basa en una solución de compromiso entre distintos factores ecológicos cuyo balance persigue maximizar el éxito reproductivo de los individuos (disponibilidad de alimento, refugio o sustratos de nidificación, presencia de depredadores y competidores heteroespecíficos y conoespecíficos, etc.; Cody, 1985; Minot y Perrins, 1986). La perturbación humana puede ser un factor importante durante la selección de los lugares de nidificación, en función sobre todo de su frecuencia e intensidad y de la disponibilidad de hábitats alternativos para nidificar.

Los efectos del uso recreativo sobre la selección de los emplazamientos de los nidos han sido insuficientemente estudiados, sobre todo en paseriformes forestales, y de los resultados encontrados no es posible deducir ningún patrón general. Algunas especies evitan nidificar cerca de fuentes de perturbación humana (Miller *et al.*, 1998; Bisson *et al.*, 2002; Kolbe y Janzen, 2002; Yasué y Dearden, 2006a) mientras que otras no registran ningún patrón asociado con la perturbación o incluso manifiestan patrones opuestos a los esperables (Merkle, 2002; Datta y Rawat, 2004; Lindsay *et al.*, 2008). En algunas ocasiones, las aves seleccionan ciertas características ambientales del lugar donde ubican su nido (como la altura y estructura de la vegetación alrededor) en función de la proximidad a las fuentes de perturbación, con lo que parecen reducir el riesgo de depredación (Smith-Castro y Rodewald, 2010). En otros casos, los patrones de ocupación parecen depender de la experiencia de los padres; por ejemplo, Albores-Barajas (2007) encontró que las parejas jóvenes de alcuela oscura (*Ptychoramphus aleuticus*) eran más propensas a criar cerca de los caminos que las más experimentadas. Sin embargo, es necesario complementar el análisis de los patrones de ocupación de hábitat de las especies con el estudio de los efectos directos sobre la reproducción, ya que evitar las zonas humanizadas no es necesariamente siempre la mejor opción. Por ejemplo, Mallord *et al.* (2007) encontraron que las totovías (*Lullula arborea*) conseguían un mayor éxito reproductivo en las áreas más perturbadas, aunque un análisis más detallado de la situación descubrió que este aparente efecto positivo de la perturbación se explicaba mejor como resultado de la menor densidad de nidos en estas zonas.

Por otro lado, las perturbaciones estocásticas, como las que se producen en las zonas recreativas, son difíciles de anticipar por los animales, lo que puede dar lugar a una selección no ideal del hábitat (Schlaepfer *et al.*, 2002; Arlt y Pärt, 2007). Las parejas reproductoras pueden ser incapaces de incorporar en su valoración de la calidad de los territorios aquellos factores ambientales que no se manifiestan de manera regular o que no están presentes en el momento de la selección de los lugares de nidificación. Esto puede provocar, por ejemplo en áreas recreativas, situaciones en las que la máxima perturbación humana se registra una vez que ya han sido seleccionados los territorios de cría, lo que podría dar lugar a un mayor efecto de la perturbación sobre la reproducción de las aves.

Fecundidad y crecimiento de los pollos

Como se explicó anteriormente, las respuestas de las aves reproductoras ante depredadores potenciales se basan en un compromiso entre mantener su propia supervivencia y reproducirse

con éxito (Lima, 2009). La presencia humana puede provocar que en ocasiones las parejas reproductoras reduzcan los cuidados del nido en favor de su propia supervivencia, lo que repercute negativamente en su propio éxito reproductivo o en el desarrollo de su progenie. De hecho, en áreas con elevada frecuencia de visitantes se han registrado mayores probabilidades de fracaso de los nidos (Westmoreland y Best, 1985; Beale y Monaghan, 2005; Yasué y Dearden, 2006a; Murison *et al.*, 2007) así como menores tasas de crecimiento de la progenie (Müllner *et al.*, 2004; Albores-Barajas *et al.*, 2009). Sin embargo, para otras especies no se han encontrado estos efectos negativos (Beale y Monaghan, 2005; McGowan y Simons, 2006; Morse *et al.*, 2006; Baines y Richardson, 2007) o incluso se ha llegado a documentar una reducción del estado físico de los padres en favor del éxito de la nidada (Kight y Swaddle, 2007).

Por otro lado, tiene especial importancia la etapa del ciclo reproductivo en la que se produce la perturbación, ya que según avanza (eclosión de los huevos – incremento de la edad de los pollos) suele aumentar la defensa y los cuidados parentales del nido. Esto se produce porque a medida que aumenta la inversión reproductiva, aumenta el valor reproductivo de la descendencia y disminuye el valor reproductivo residual de los padres (Andersson *et al.*, 1980; Roff, 1992; Vennesland, 2010). Por esta razón, el momento de la puesta y la incubación han sido considerados periodos críticos, durante los cuales los adultos son especialmente sensibles a los eventos de perturbación, ya que suelen abandonar sus intentos de reproducción cuando se sienten amenazados. Sin embargo, el hecho de que las aves eviten abandonar sus nidos en etapas más avanzadas de su ciclo vital podría ocultar otros efectos de la perturbación, que por ser menos evidentes no tienen por qué ser menos importantes. Por ejemplo, las hembras perturbadas durante el periodo de puesta, aun cuando no abandonan los nidos, pueden disminuir su eficacia biológica a través de un menor crecimiento de los pollos mediado por efectos maternos (Hayward y Wingfield, 2004). Asimismo, huidas recurrentes de los adultos por la presencia humana pueden dar lugar a mayores tiempos de incubación o fracasos de eclosión (Bolduc y Guillemette, 2003; Bouton *et al.*, 2005; McGowan y Simons, 2006), así como a mayores tasas de depredación al quedar los nidos desprotegidos por más tiempo (Verhulst *et al.* 2001; Langston *et al.*, 2007). Quizás porque es más difícil que las aves abandonen a sus pollos, se carece de información detallada respecto a la importancia de la perturbación humana durante el desarrollo de los pollos tras la eclosión. Además, y típicamente, la mayoría de los estudios realizados consideran únicamente los parámetros reproductivos asociados con la fecundidad. Sin embargo, la eficacia biológica depende de una solución de compromiso dirigida a optimizar la relación entre el número y la calidad de los

descendientes (Smith y Fretwell, 1974; Stearns, 1992; Roff, 1992). Por esta razón, si solo se tiene en cuenta la fecundidad de los padres y no se considera la calidad de la progenie, se corre el riesgo de concluir que las molestias humanas son inocuas cuando en realidad pueden no serlo.

Factores indirectos: depredación y relaciones interespecíficas

Los efectos de la perturbación humana se pueden manifestar de un modo indirecto si la presencia humana afecta a otros factores ecológicos que intervienen en el ciclo reproductivo, como puede ser la comunidad de depredadores o la presencia de otras especies con las que se compite por los recursos (lugares de nidificación, alimento, etc.).

La depredación de los nidos es una de las principales causas de fracaso durante el periodo de reproducción en muchas especies de aves (Ricklefs, 1969) y tiene por lo tanto una gran importancia en la evolución de sus estrategias vitales. Diversos estudios han sugerido que la presencia humana puede disminuir las tasas de depredación de los nidos por una menor presencia de los depredadores menos tolerantes (Yahner y Mahan, 1997; Gering y Blair, 1999; Miller y Hobbs, 2000; Ibáñez-Álamo y Soler, 2010; Leightona, 2010). Sin embargo, también se han encontrado tendencias opuestas, ya que en las zonas humanizadas la comunidad natural de depredadores se puede ver alterada de modo que disminuya la riqueza y abundancia de las especies nativas en favor de las de otras especies, típicamente generalistas o exóticas (córvidos, perros, gatos, etc.), muchas de las cuales depredan huevos (Hickman, 1990; Miller *et al.*, 1998; Reed y Merenlender, 2008; López-Flores *et al.*, 2009).

Por último, una aproximación que ha sido escasamente explotada es el examen de la influencia de la perturbación humana sobre las relaciones interespecíficas de especies simpátricas que comparten algún recurso. Concretamente, la presencia humana podría favorecer a las especies más tolerantes, favoreciendo su capacidad competitiva en detrimento del resto (Cordero y Rodríguez-Teijeiro, 1990; Skagen *et al.*, 1991).

1.3. Lagunas y perspectivas de estudio

Los estudios mencionados anteriormente parecen indicar que no existe un efecto negativo de la perturbación humana generalizable a todas las especies, sugiriendo más bien que el tipo de especie o la magnitud y frecuencia de los eventos de perturbación pueden influir en el tipo de respuesta y en sus consecuencias reproductivas (Jarvis, 2005; Morse *et al.*, 2006).

Además, la mayor parte de los estudios comparan distintas zonas que varían en sus niveles de perturbación. Sin embargo, el análisis de los efectos de borde asociados a las fuentes de perturbación (caminos recreativos, edificios, merenderos, etc.) es una perspectiva poco abordada y de vital importancia en la gestión del uso público, ya que permite detectar impactos a nivel local y puede ayudar a delimitar las áreas donde los caminos pueden ejercer su influencia sobre las aves (Beale, 2007; Langston, *et al.* 2007; Mallord *et al.*, 2007). Desde este punto de vista, es especialmente urgente diseñar también estudios que permitan separar el efecto del uso recreativo del de la mera presencia de las infraestructuras relacionadas con dicho uso (por ejemplo, los caminos). Este tipo de estudios son imprescindibles para distinguir los efectos de borde relacionados con la modificación estructural del hábitat de los efectos asociados con la presencia humana.

Por otro lado, para evaluar los efectos directos del uso recreativo sobre la reproducción de las aves se necesita que los estudios tengan en cuenta todo el ciclo reproductivo de las especies, incluida la etapa de crecimiento de los pollos, ya que la calidad de los pollos en el momento de abandonar el nido tiene consecuencias a largo plazo sobre su eficacia biológica (Metcalf y Monaghan, 2001).

En definitiva, no conocemos suficientemente bien los efectos del uso recreativo sobre la distribución local y la reproducción de las aves, por lo que esta tesis pretende contribuir a incrementar el conocimiento en esta área.

2. Objetivos

La tesis se desarrolla en cinco capítulos que estudian los efectos del uso recreativo sobre las aves en época reproductora, una temática que se desarrolla desde dos perspectivas complementarias. La primera, a escala multiespecífica, analiza los patrones temporales y espaciales en la composición y distribución de las especies (comunidad de aves y de sus depredadores) asociados con el uso recreativo (**capítulos I, II y IV**). La segunda, desde un punto de vista intraespecífico, analiza el impacto del uso recreativo sobre diversos parámetros reproductivos en las diferentes etapas del ciclo reproductivo de varias especies de paseriformes nidificantes en cajas nido, prestando especial atención a la variación espacial (**capítulo III**) y temporal (**capítulo V**) de los niveles de perturbación. Los objetivos específicos de cada capítulo son los siguientes:

- **Capítulo I.** Valorar si el tamaño de los grupos de visitantes afecta a la composición temporal

de la comunidad de aves en un área con uso educativo-recreativo. Para ello, se analiza la relación entre el número de personas que forman los grupos de visitantes durante recorridos guiados a través de un espacio natural con uso recreativo controlado y el número y variedad de aves observadas en esos recorridos.

- **Capítulo II.** Evaluar el efecto espacial y temporal de la localización de infraestructuras asociadas con el uso recreativo sobre las preferencias de ocupación de las cajas nido de diferentes especies de paseriformes que anidan en cavidades. Para ello, se analizan durante cuatro años consecutivos las diferencias entre cajas nido utilizadas o no, y entre cajas nido ocupadas por diferentes especies, en relación con su distancia a edificios y caminos con uso recreativo, en un área de reciente apertura al uso público.

- **Capítulo III.** Valorar si los caminos de uso recreativo pueden ejercer un efecto negativo durante la reproducción de las aves, y si dicho efecto se manifiesta con diferente intensidad en función de la distancia al camino (efecto de borde). Para ello, se examina la variación en los parámetros reproductivos de un paseriforme troglodita, el gorrión molinero *Passer montanus*, en relación con la proximidad de sus nidos a los caminos con uso recreativo, en dos espacios naturales sometidos a uso recreativo controlado.

- **Capítulo IV.** Distinguir entre el efecto de borde provocado por la presencia de caminos y el efecto asociado con la perturbación humana derivada del uso recreativo de los caminos sobre los patrones de depredación de nidos alrededor de caminos de uso recreativo. Para ello, se realiza un experimento en el que se comparan las tasas de depredación y los tiempos de supervivencia de nidos artificiales, así como la composición de la comunidad de depredadores, a diferentes distancias de caminos con y sin uso recreativo ubicados en dos espacios naturales sometidos a uso recreativo controlado.

- **Capítulo V.** Evaluar si una perturbación intensa durante las etapas iniciales del crecimiento de los pollos puede tener efectos adversos en su supervivencia y desarrollo final. Utilizando el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*) como modelo, se valoran las consecuencias de iniciar el desarrollo en un contexto de elevada perturbación humana, asociada con una elevada carga de visitantes durante los días festivos en un área de merendero de acceso no controlado. Para medir el impacto de dicha perturbación, se mide tanto el éxito reproductivo de los padres como la calidad fenotípica de los pollos.

3. Metodología

3.1. Áreas de estudio y descripción de su uso recreativo

Para los **capítulos I, II, III y IV** se seleccionaron áreas naturales con uso público restringido a visitas guiadas a través de redes de caminos. Este criterio de selección nos permitió utilizar la proximidad a los caminos como un indicador fiable de la intensidad de la perturbación humana. En la literatura no es frecuente encontrar estudios realizados en zonas con uso recreativo controlado, debido probablemente a que su elección limita en gran medida la disponibilidad de posibles sitios de estudio. Las zonas elegidas están situadas al noreste de Madrid: dos en Alcalá de Henares (El Encín y El Soto del río Henares) y una en San Fernando de Henares (Centro de Educación Ambiental Caserío del Henares; Fig. 2).

El Encín es una finca que pertenece al Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario, IMIDRA (Alcalá de Henares, 40° 31' N, 3° 18' O). Contiene una parcela arbolada de 14 ha utilizada como área recreativa desde 2002, a través de una actividad educativa llamada "Explora el Encín". La vegetación consiste en una mezcla de árboles de hoja caduca y perenne, incluyendo olmos (*Ulmus sp.*), álamos (*Populus sp.*), falsas acacias (*Robinia pseudoacacia*), cipreses (*Cupressus arizonica* y *C. sempervirens*), y pinos (*Pinus halepensis* y *P. pinea*). El sustrato arbustivo está escasamente desarrollado y lo componen arbustos de zarzamoras (*Rubus sp.*), majuelos (*Crataegus monogyna*) y rosales silvestres (*Rosa sp.*). Durante la primavera se realizan aproximadamente tres visitas a la semana, lo que supone alrededor de 600 visitantes al mes.

El Soto del río Henares (Alcalá de Henares, 40° 31' N, 3° 17' O) está catalogado como Lugar de Importancia Comunitaria (LIC) debido a su papel como corredor ecológico. Es una zona forestal donde predomina la vegetación típica de ecosistemas de ribera con tarayes (*Tamarix sp.*) y álamos como especies predominantes. La restauración de una antigua gravera ha dado lugar a una laguna utilizada actualmente como observatorio de aves. Desde 2007 forma parte de un proyecto de educación ambiental y de ocio de la Comunidad de Madrid que gestiona el uso público a través de visitas guiadas (iniciadas en 2008) por senderos de reciente habilitación. La frecuencia durante la primera temporada (2008) fue aproximadamente de 300 visitantes al mes, aunque se espera que pueda llegar a incrementarse hasta más de 1.000 visitantes cuando el programa desarrollado en este espacio se encuentre completamente operativo.

El Caserío del Henares es un área de terrenos de cultivo abandonados localizada dentro de una zona protegida más grande (“Parque Regional del Sureste”, San Fernando de Henares, 40° 25’ N, 3° 28’ O). La vegetación está caracterizada por un mosaico de parches forestales dominados por tarayes y herbáceas con árboles de hoja caduca escasos y diseminados. La restauración de antiguas explotaciones de grava a lo largo del río Henares ha dado lugar a la formación de unas pocas lagunas en el área, que también se utilizan hoy como observatorios de aves. La zona fue tradicionalmente utilizada para la ganadería, pero desde 1999 se dedica al uso recreativo. Durante la primavera la frecuencia de visitantes se aproxima a 300 personas al mes.

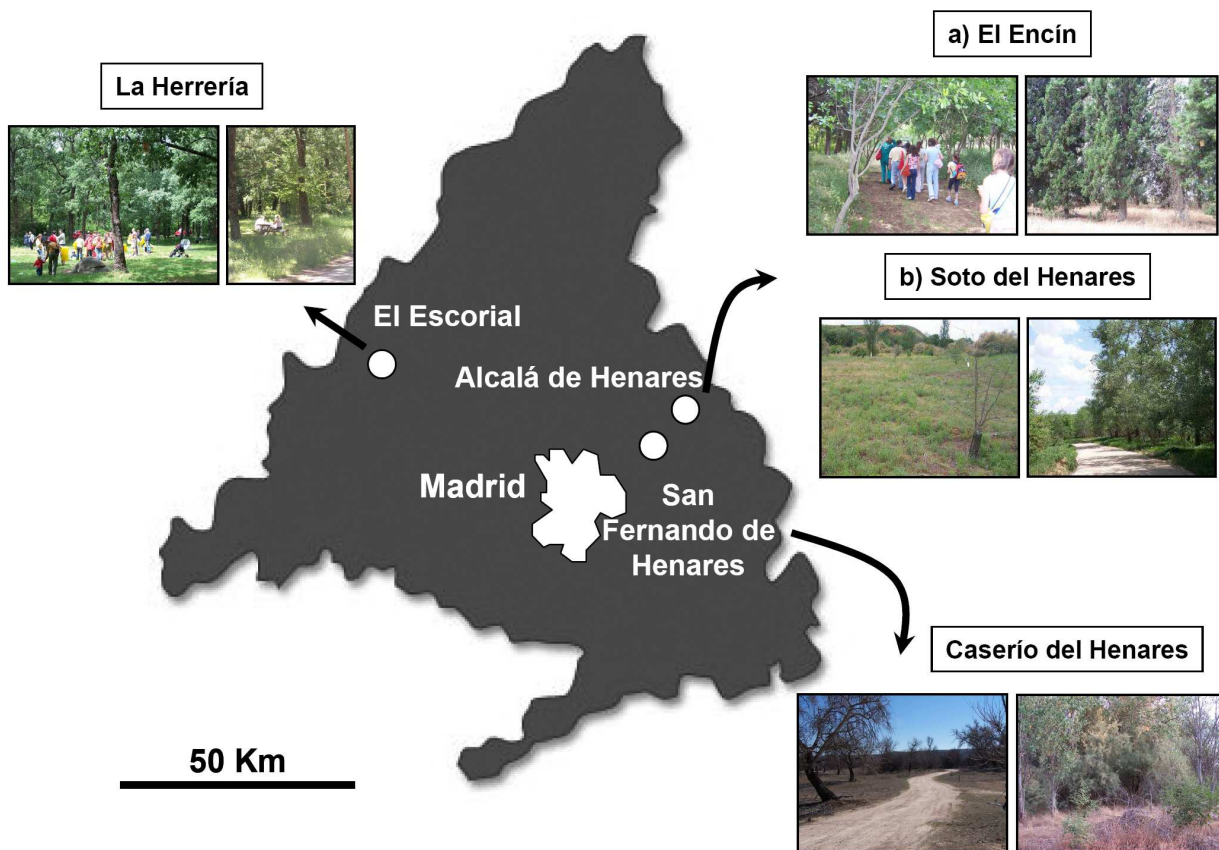


Figura 2. Localización de las áreas de estudio en la Comunidad de Madrid.

Para poder estudiar el efecto del uso recreativo asociado con los días de perturbación más intensa, en el **capítulo V** se eligió un área forestal con uso recreativo no regulado que tuviera un patrón de visitas que variara entre días festivos y laborables. El área de estudio se denomina “**La Herrería**” y se localiza al noroeste de la Comunidad de Madrid, en el término municipal de San Lorenzo de El Escorial (40° 34’ N, 4° 9’ O; Fig. 2). La Herrería es una zona muy popular durante los días festivos debido a diferentes características: contiene un área de merendero, tiene en la cumbre (lejos de nuestra zona de estudio) excelentes vistas panorámicas de toda la región y presenta una red de caminos para poder realizar senderismo. Para nuestro estudio, se seleccionaron la zona de merendero y el área forestal adyacente. El merendero se caracteriza por un uso recreativo concentrado e intenso sobre todo durante la primavera y los días festivos, cuándo puede llegar a concentrar hasta más de 700 personas en un solo día. Durante el resto de la semana, sin embargo, la zona permanece la mayor parte del día sin perturbar, ya que tan solo es visitada por grupos organizados de escolares que utilizan el merendero principalmente al mediodía para comer. Por otro lado, se utilizó como control la zona forestal adyacente donde la carga de visitantes se mantiene baja y estable durante toda la semana. La estructura de la vegetación se caracteriza por una vegetación arbórea que consiste principalmente en roble melojo (*Quercus pyrenaica*) junto con otras especies tales como cerezos (*Prunus avium*), castaños (*Castanea sativa*) o fresnos (*Fraxinus angustifolia*) y una densa vegetación arbustiva que incluye zarzamoras, majuelos y jaras (*Cistus ladanifer*).

3.2. Especies seleccionadas para el seguimiento de la reproducción

Para estudiar los efectos de la perturbación humana sobre la reproducción (**capítulos II, III y V**) se han seleccionado especies de aves paseriformes que nidifican en cajas nido, debido a varias razones. En primer lugar, son especies con gran tolerancia a revisiones periódicas de sus nidos y con una historia natural bien conocida, por lo que son habitualmente utilizadas en estudios de reproducción. En segundo lugar, sus hábitos de nidificación nos permiten manipular el gradiente espacial de localización de sus nidos con respecto a nuestras variables de interés (fuentes de perturbación), lo que hace que sean muy útiles para analizar los patrones espaciales del efecto del uso recreativo. Además, son especies que están ampliamente distribuidas en la mayoría de los ambientes naturales donde se desarrollan actividades recreativas.

Todas las especies modelo utilizadas son aves de pequeño tamaño (longitud < 20 cm) pertenecientes al orden Passeriformes. Sus características específicas son las siguientes:

- Gorrión molinero (*Passer montanus*) y gorrión común (*P. domesticus*)

El gorrión común y el gorrión molinero (Fig. 3) pertenecen al género *Passer*, siendo el gorrión molinero más pequeño (14 cm, 20 g) que el gorrión común (14-16 cm, 28 g).



Figura 3. Pollos de gorrión común (izquierda) y gorrión molinero (derecha).

Debido a su marcado carácter antropófilo, son dos de las especies que más se han expandido por todo el mundo por la acción del hombre (Summers-Smith, 1988). Son especies simpátricas, lo que quiere decir que coexisten en la mayor parte de sus áreas de distribución, y además comparten las mismas fuentes de alimento y sitios de nidificación, por lo que en muchos lugares compiten intensamente por estos recursos. Ambas especies coinciden en áreas suburbanas y urbanas, donde puede existir una segregación en cuanto a sus lugares de cría aparentemente mediada por la mayor capacidad competitiva del gorrión común (Cordero y Rodríguez-Teijeiro, 1990). Sin embargo, el gorrión molinero es un pájaro que se encuentra más fácilmente en parques, campos de cultivo y bosques abiertos (aunque también se encuentra en hábitats urbanos donde apenas esté presente el gorrión común), mientras que el gorrión común es más frecuente en zonas suburbanas y urbanas (Summers-Smith 1988, 1995; Heij y Moeliker, 1990). Ambas especies forman colonias y nidifican en gran variedad de cavidades. Además, son especies que producen varias polladas al año (generalmente dos o tres) y alimentan a sus pollos con una gran variedad de presas que se encuentran disponibles a lo largo de varios meses. Son consideradas esencialmente granívoras, aunque también consumen alimentos de origen animal, sobre todo cuando ceban a los pollos (Summers-Smith, 1988).

- Herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*) y carbonero común (*Parus major*)

Ambas especies pertenecen a la familia de los páridos, siendo el herrerillo mucho más pequeño (12 cm, 11 g) que el carbonero (14 cm, 18 g; Fig. 4).



Figura 4. Pollos de carbonero común (izquierda) y herrerillo común (derecha).

Como los gorriones, son especies simpátricas que se encuentran típicamente en hábitats forestales, pero se pueden localizar también en parques y jardines urbanos. Los carboneros prefieren los bosques mixtos de coníferas y caducifolios no muy densos, mientras que los herrerillos se decantan más por los bosques caducifolios. Son territoriales y anidan en agujeros con una gran preferencia por las cajas nido cuando éstas están disponibles. En la península Ibérica solo se han descrito puestas únicas, sin embargo en otras poblaciones europeas una baja proporción de parejas pueden hacer dobles puestas (Fargallo, 2004). Su alimentación consiste principalmente en insectos (lepidópteros y coleópteros), con gran importancia de las orugas en la dieta de los pollos. En invierno completan su dieta con frutos y semillas y en primavera el herrerillo toma incluso néctar y polen (Cramp, 1998).

Los pequeños passeriformes forestales apenas han sido utilizados como especies modelo en los estudios acerca de los efectos de la perturbación humana sobre la fauna. La mayoría de estos estudios utilizan especies de aves típicas de ecosistemas costeros, o especies de aguas interiores sometidas a diferentes actividades recreativas (Carney y Sydeman, 1999). En una revisión realizada por Jarvis (2008) de aproximadamente 1.200 trabajos sobre la reacción de los animales ante la perturbación humana, tan solo 44 trabajos se centraron en el orden de los passeriformes, siendo la mayoría de ellos estudios comportamentales, y solo siete de ellos trataban los efectos directos de la perturbación humana sobre la reproducción.

Dado que las especies estudiadas en esta tesis son pequeños paseriformes, nuestros resultados pueden contribuir también a incrementar el conocimiento acerca de los efectos del uso recreativo sobre la reproducción en este orden. Hay que tener en cuenta además que, aunque sean especies cuyas poblaciones generalmente no se encuentran amenazadas, tienen una amplia distribución en la mayoría de los espacios forestales con uso recreativo. Estas características, unidas a su alta abundancia y facilidad de manejo, hacen que el estudio de los efectos del uso recreativo sobre estas especies sea especialmente fácil e informativo.

3.3. Herramientas de estudio

Los intereses de esta tesis abarcan un amplio gradiente ecológico, por lo que su desarrollo ha requerido de la utilización de múltiples herramientas de estudio. En primer lugar, valoramos los efectos del uso recreativo (medidos mediante la proximidad a fuentes de perturbación humana o variaciones en la carga de visitantes) desde una perspectiva multispecífica, a través del estudio de la composición y estructura de las comunidades, y de las relaciones entre las especies que forman parte de esa comunidad. En segundo lugar, estudiamos estos efectos desde una perspectiva intraespecífica, a través del análisis de las respuestas de las especies individuales (Fig. 5).

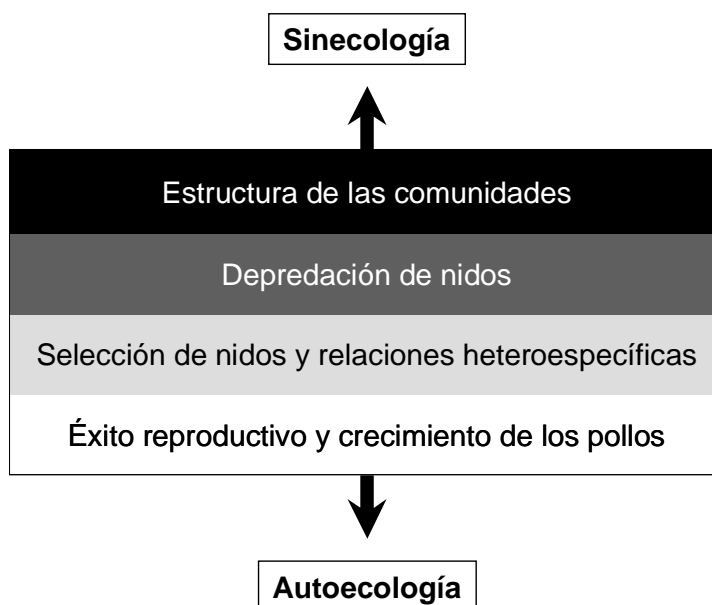


Figura 5. Niveles de análisis de la tesis, desde la aproximación sinecológica de los estudios multispecíficos hasta la perspectiva autoecológica del análisis de las respuestas individuales a la perturbación humana.

Diseño de los estudios y registro de los datos

Los censos son una herramienta que nos ayuda a detectar los efectos espaciales y temporales del uso recreativo sobre la estructura de las comunidades de aves, a través del análisis de la presencia o ausencia de las especies y de la variación de sus abundancias. En esta tesis se censaron las aves mediante transectos lineales (Tellería, 1986), en compañía de grupos de visitantes de diferente tamaño, para analizar el efecto del número de personas en cada grupo sobre la cantidad o variedad de aves observadas en itinerarios educativos guiados.

Para la detección de patrones de variación espacial de los parámetros reproductivos asociados con las fuentes de perturbación humana, resulta de gran utilidad el empleo de nidas artificiales, ya que nos permite manipular y generar un gradiente de distancias en su localización con respecto a las fuentes de perturbación asociadas con el uso recreativo. Por ello, en esta tesis hemos utilizado cajas nido para detectar patrones espaciales asociados con la proximidad a los caminos de uso recreativo en la ocupación de los nidos por las distintas especies, en el éxito reproductivo de las parejas y en la calidad de su progenie. Por otra parte, también usamos nidos artificiales colocados en el suelo para analizar las tasas de depredación en los alrededores de caminos con o sin uso recreativo.

El registro de los diferentes parámetros reproductivos requiere de un seguimiento periódico de los nidos, cuya frecuencia depende de la fenología (duración de la incubación y del crecimiento de los pollos) propia de cada especie. En las cajas nido ocupadas por gorrión molinero y herrerillo común, se anotó la fecha de puesta, el tamaño de puesta, la fecha de eclosión y el número de pollos, así como el peso y la longitud del tarso de éstos cuando estaban a punto de salir del nido (pollos volantes). En los herrerillos comunes, además, realizamos un seguimiento más detallado del desarrollo de los pollos (peso y tamaño), midiéndolos a todos en cinco ocasiones (a la edad de 2, 5, 8, 11 y 15 días, siendo el día de eclosión = 0). Para la identificación de los pollos en los primeros días de vida (2 y 5) se les marcó con un rotulador indeleble inocuo, y a la edad de 8 días se les puso una anilla metálica.

Análisis moleculares: sexado de los pollos

Tomamos una muestra de sangre a los pollos de herrerillo común cuando contaban 15 días de edad, a partir de la cual extrajimos el DNA total. Identificamos el sexo de los pollos siguiendo el protocolo de Griffiths *et al.* (1998), que se basa en la amplificación a través de PCR de fragmentos del gen CHD (proteína cromosómica helicasa de unión a DNA).

4. Resultados y discusión general

Relaciones entre el número de personas y de aves

La presencia humana en los espacios naturales puede tener consecuencias negativas para la fauna, por lo que los gestores se enfrentan al dilema de cómo limitar o gestionar el número de visitantes. Las aves perciben un elevado riesgo de depredación ante los grupos numerosos de personas (Geist *et al.*, 2005), lo que puede afectar a la composición de sus comunidades de modo momentáneo o permanente. Los resultados del **capítulo I** de la tesis corroboran la idea de que un mayor tamaño de los grupos de visitantes reduce el número de aves observadas en un mismo recorrido utilizado para desarrollar una actividad educativa (Fig. 6), aunque el número de especies no varíe.

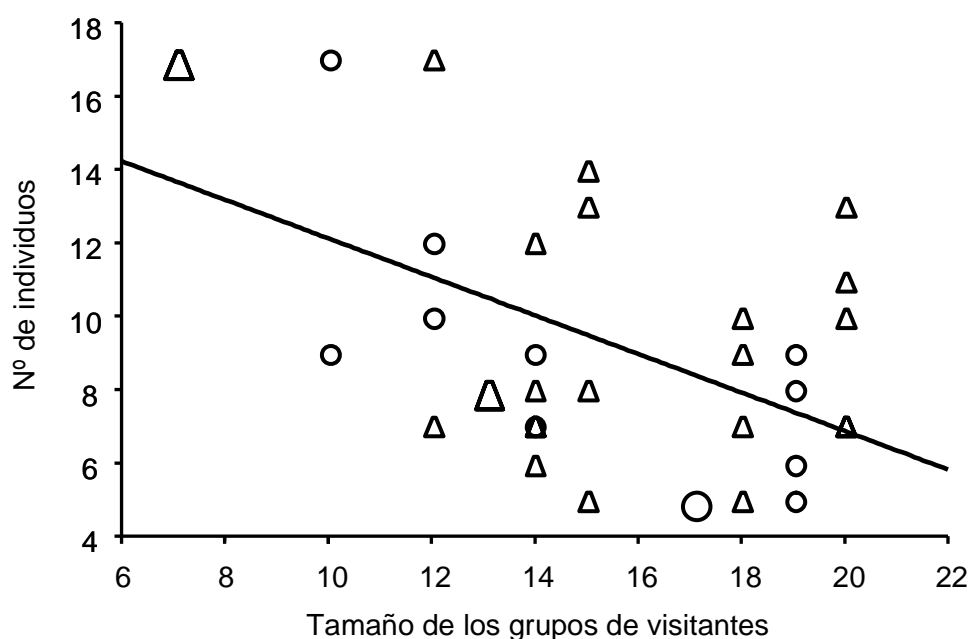


Figura 6. La gestión del uso recreativo debe sopesar las ventajas e inconvenientes de organizar a los visitantes en grupos de mayor o menor tamaño. En esta tesis se describe una relación negativa entre el tamaño de los grupos de visitantes y la cantidad de aves observadas en una actividad educativa. Dicha relación es importante porque indica que aumentar el tamaño de grupo puede implicar un mayor impacto momentáneo sobre la fauna y, al mismo tiempo, empobrecer la experiencia educativa que se ofrece a los visitantes (para más detalles, véase el capítulo I).

No obstante, el impacto del tamaño de grupo parece afectar especialmente a unas pocas especies que, cuando se incrementa el número de personas en un grupo, reducen bien su

probabilidad de ser observadas (la tórtola turca *Streptopelia decaocto*) o bien su número de individuos detectados (el verdecillo *Serinus serinus*). Este resultado apoya la idea de que la tolerancia de las especies es un rasgo específico de cada especie (Blumstein *et al.*, 2005).

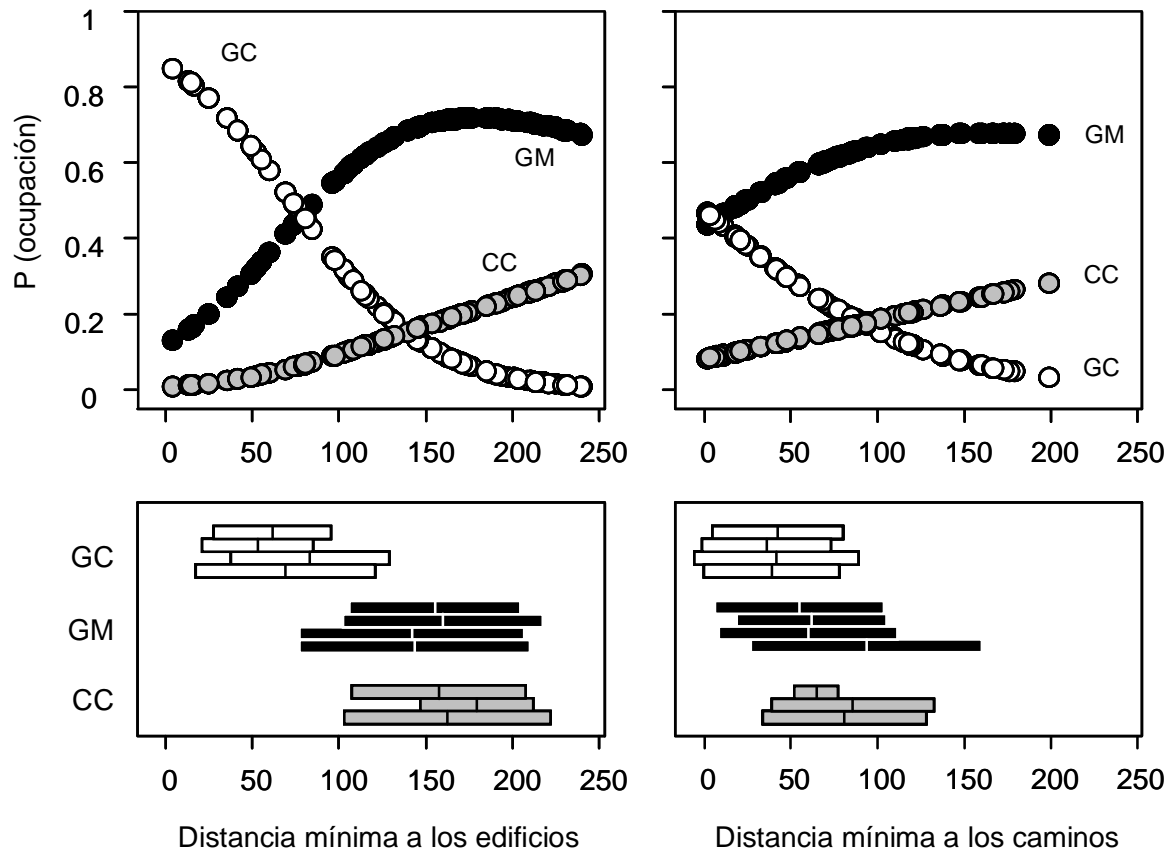


Figura 7. La presencia de infraestructuras asociadas con el uso recreativo de los espacios naturales puede afectar a los patrones de selección de hábitat de diferentes especies de aves. Por ejemplo, en un estudio realizado entre 2004 y 2007, los gorriones comunes (GC) tendieron a ocupar cajas nido más cercanas a los edificios que los gorriones molineros (GM) y los carboneros comunes (CC). El gráfico inferior muestra las distancias medias observadas (media \pm SD) para las cajas nido ocupadas por cada una de las especie cada año de estudio (los carboneros no ocuparon ninguna caja en 2007; para más detalles, véase el capítulo II).

Uso recreativo y selección de nidos: aproximación multispecífica e intraespecífica

La perturbación humana asociada con el uso recreativo puede alterar el comportamiento de las aves durante la reproducción, pudiendo afectar a la elección del lugar de nidificación dentro de especies o entre especies (Miller *et al.*, 1998; Yasué y Dearden, 2006a). Entre especies que comparten recursos, la tolerancia a la presencia humana es un rasgo específico que podría llegar a afectar a sus relaciones interespecíficas (Blumstein *et al.*, 2005), sobre todo cuando

los recursos son limitantes, como ocurre en el caso de las aves trogloditas en relación con la disponibilidad de agujeros adecuados para anidar. La competencia interespecífica puede determinar que algunas especies seleccionen los lugares de nidificación teniendo en cuenta sus propias preferencias, o que se produzca una segregación espacial debido a un escenario de competencia asimétrica.

En el **capítulo II** se observó que distintas especies muestran diferente probabilidad de ocupar las cajas nido en función de su proximidad a los edificios, pero no con respecto a su proximidad a los caminos. Las cajas nido ocupadas por gorriones comunes estuvieron localizadas más cerca de los edificios que las ocupadas por gorriones molineros o carboneros comunes (Fig. 7). Por otro lado, a nivel intraespecífico, el orden de ocupación de los nidos fue independiente de su proximidad a los caminos de uso recreativo en el gorrión molinero (**capítulo III**), y tampoco los adultos de herrerillo común ocuparon cajas nido en áreas más o menos perturbadas en función de su experiencia o de su condición física (**capítulo V**). Estos resultados nos sugieren que las parejas de ambas especies no fueron capaces de anticipar los periodos posteriores de perturbación, o no los valoraron suficientemente perjudiciales como para alterar su proceso de selección de los lugares de nidificación.

Efectos de borde de los caminos con uso recreativo sobre los parámetros reproductivos

Diferentes niveles de perturbación entre zonas pueden dar lugar a mayores frecuencias de fracaso reproductivo en las áreas más perturbadas (Beale y Monaghan, 2005; Murison *et al.*, 2007). Sin embargo, la extensión espacial de estos efectos negativos a nivel local con respecto a las fuentes de perturbación no ha sido suficientemente valorada. Los resultados del **capítulo III** apoyan la idea de que las fuentes de perturbación pueden ejercer una influencia negativa sobre el éxito reproductivo (el número total de huevos puestos, el número total de pollos volantones, la productividad –i.e., la proporción de huevos que dan lugar a pollos volantones– y la probabilidad de fracaso) de algunas especies (en este caso el gorrión molinero), y que estos efectos se desvanecen a medida que aumenta la distancia al camino (Fig. 8). No obstante, en nuestro trabajo otros parámetros relacionados con la calidad de los pollos no se vieron afectados por la perturbación asociada con el camino. Además, el efecto negativo de la proximidad de los caminos sólo se registró en una de las dos áreas de estudio (Fig. 8), lo que sugiere que las características locales pueden jugar un papel importante en la manifestación de los efectos del uso recreativo.

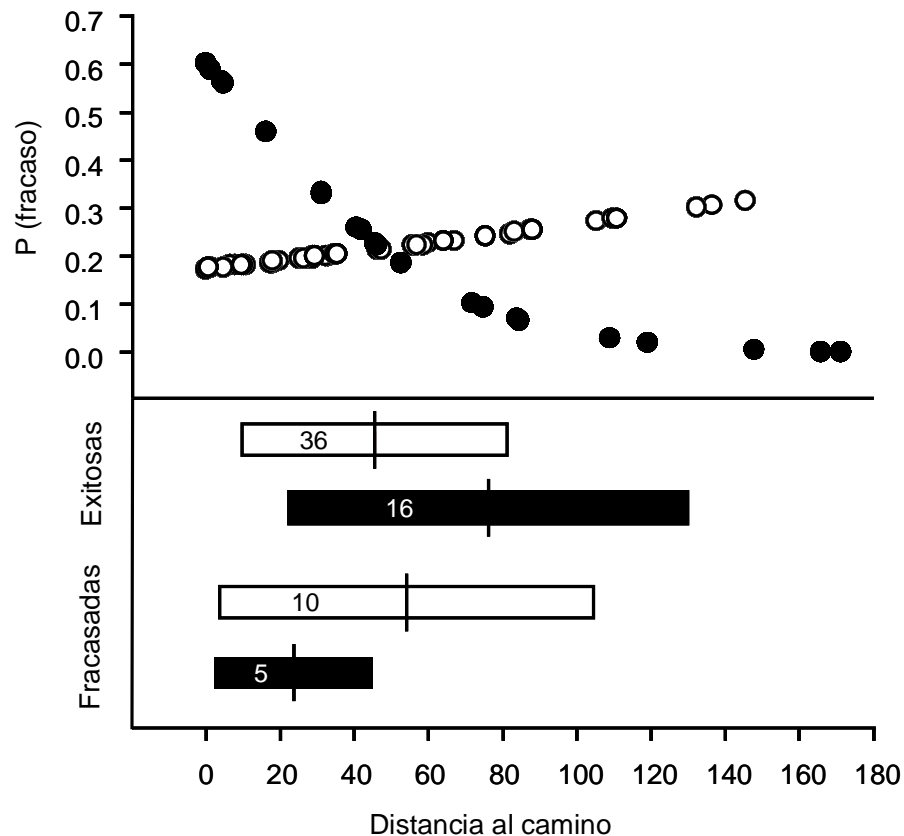


Figura 8. El gorrión molinero puede experimentar una mayor probabilidad de fracaso reproductivo a medida que se reduce la distancia desde su nido hasta los caminos de uso recreativo, un efecto que fue observado en esta tesis en una localidad (El Encín: círculos y barras negras). Sin embargo, un estudio simultáneo en otra localidad (Caserío del Henares: círculos y barras blancos) no encontró ningún efecto, lo que demuestra la importancia de los factores locales en la manifestación de los impactos del uso recreativo sobre la reproducción de las aves (para más detalles, véase el capítulo III).

Camino, uso recreativo y depredación de nidos artificiales

El uso recreativo puede afectar la reproducción de las aves directamente, alterando por ejemplo su comportamiento, o indirectamente a través de su efecto sobre otros factores ecológicos tales como la depredación (Miller *et al.*, 1998; Schlaepfer *et al.*, 2002; Leighton, 2010). En el **capítulo IV** se presenta un experimento cuyo diseño permite separar los efectos del uso recreativo de los de la presencia de los caminos, utilizando para ello áreas de acceso restringido con uso recreativo regulado. Los resultados de dicho experimento no apoyan la idea generalizada de que el riesgo de depredación de nidos se reduzca en zonas humanizadas: tanto las tasas de depredación como el tiempo de supervivencia fueron similares entre nidos artificiales situados en caminos con y sin uso recreativo, o a diferentes distancias de caminos con y sin uso recreativo. El riesgo de depredación tan solo se vio afectado por las características ambientales a pequeña escala, como el grado de visibilidad del nido y la

estructura de la vegetación a su alrededor. Sin embargo, la proporción de huevos depredados con marcas de aves fue mayor lejos que cerca de los caminos (Fig. 9), lo que sugiere la existencia de patrones de depredación asociados con determinadas especies que varían en función de la proximidad a los caminos, posiblemente como resultado de efectos de borde.

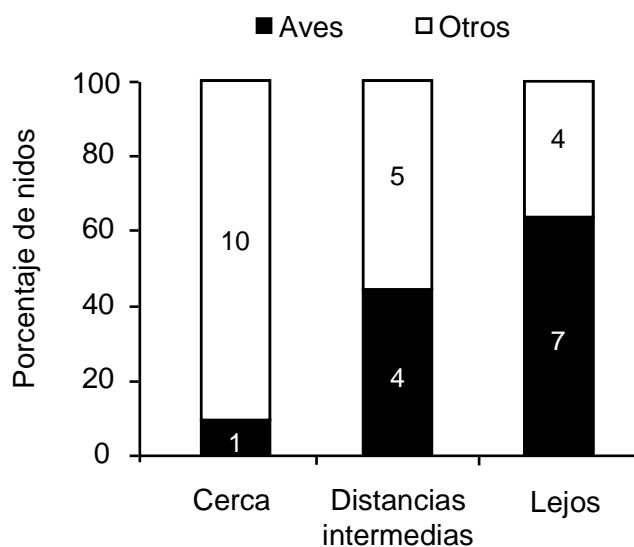


Figura 9. En un experimento con nidos artificiales distribuidos a tres distancias desde los caminos con o sin uso recreativo, la frecuencia de nidos depredados con marcas de haber sido atacados por aves se redujo a medida que disminuyó la distancia al camino. Dicho patrón sugiere la existencia de efectos de borde que afectan de manera diferente a las aves y a otros tipos de depredadores (para más detalles, véase el capítulo IV).

Perturbación humana durante las etapas iniciales del crecimiento de los pollos

Las áreas de merendero se caracterizan por un patrón de uso temporal, con picos de visitas estacionales durante la primavera y semanales durante los fines de semana y días festivos. La afluencia descontrolada de gente a estos lugares puede afectar al comportamiento de las aves, comprometiendo su éxito reproductivo o su capacidad de criar descendientes de calidad. Por otro lado, los efectos de la presencia humana sobre el resultado de la reproducción de las aves pueden depender de la fase del ciclo reproductivo que se solape con los días de perturbación más intensa (Schew y Ricklefs, 1998). En aves nidícolas, por ejemplo, la incubación y nutrición durante los primeros días tras la eclosión es crítica para su crecimiento, supervivencia y desarrollo final, porque durante esos días los pollos no son capaces todavía de termorregular y su capacidad digestiva es mínima (Dunn, 1975; Caviedes-Vidal y Karasov, 2001; Mock *et al.*, 2009).

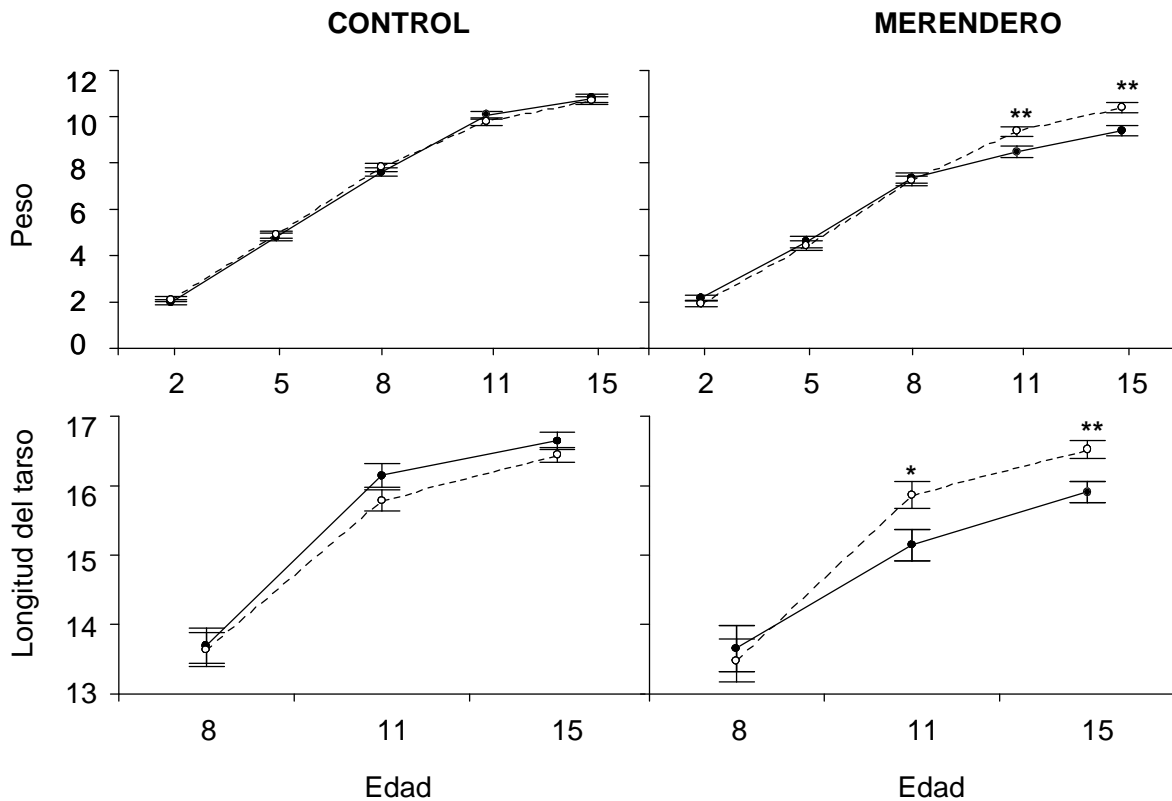


Figura 10. El uso recreativo no regulado puede inducir un mal comienzo en la vida de los pollos de herrerillo común que inician su desarrollo en días festivos, cuando la afluencia descontrolada de público suele ser especialmente alta. En el bosque de La Herrería, este efecto se manifiesta a través de un menor peso y tamaño de los pollos volantones que iniciaron su desarrollo coincidiendo con días festivos en un área de merendero, pero no en el bosque aledaño, donde la afluencia de público prácticamente no difiere entre días laborables y festivos (para más detalles, véase el capítulo V).

Los resultados del **capítulo V** corroboran esta idea en el herrerillo común ya que, aunque el número total de pollos que consiguieron sacar adelante las parejas no se viera afectado por las actividades de uso recreativo en un merendero con acceso no controlado, los pollos que iniciaron su desarrollo durante días festivos en el merendero crecieron más lentamente, alcanzaron menor peso, tamaño y condición física, y mostraron mayor variación en el peso con respecto a sus hermanos que los que iniciaron su desarrollo en días laborables (Fig. 10). Además, estos últimos alcanzaron un desarrollo fenotípico igual al de los pollos nacidos fuera del merendero, en los que no se encontró ningún efecto de la perturbación de días festivos (Fig. 10). Todos los efectos fueron independientes del sexo del pollo. El crecimiento y desarrollo final de los pollos tiene importantes consecuencias para la eficacia biológica de los individuos, que depende no sólo del número de pollos que consiguen sacar adelante, sino también de la calidad de éstos. Este resultado es importante, ya que periodos adversos durante el desarrollo de los individuos pueden tener consecuencias a largo plazo cuando afectan a la calidad fenotípica de la descendencia (van de Pol *et al.*, 2006).

Discusión general

Gracias a un análisis desde múltiples perspectivas, nuestros resultados permiten apoyar la limitación tanto de la afluencia de visitantes como del tamaño de los grupos de visitantes como medidas de gestión de los espacios naturales para lograr objetivos educativos y conservacionistas. Limitando el tamaño de los grupos de visitantes se consigue que éstos tengan oportunidades de observar más aves. Además, un uso recreativo controlado debería contribuir a reducir el impacto de la afluencia de público a los espacios naturales sobre las aves, un impacto que puede ser especialmente alto en situaciones de afluencia descontrolada, como las que se producen en muchos espacios naturales durante los días festivos y fines de semana. Sin embargo, es necesario prevenir a los gestores sobre las consecuencias negativas que podría tener la restricción del número de visitantes sin considerar otros factores colaterales, como el aumento en el número de eventos de perturbación si se pretende mantener constante la carga total de visitantes, o la pérdida de interés del público si ésta se reduce excesivamente.

En cualquier caso, esta tesis permite concluir que incluso un uso recreativo regulado puede ejercer cierto impacto sobre las poblaciones de aves, una conclusión a la que se llega tras un estudio de distintos efectos abordado desde diferentes perspectivas. Evaluamos la distribución espacial del impacto sobre parámetros relacionados con la eficacia biológica de los individuos (número y calidad de los descendientes). Además, también estudiamos otros factores ecológicos importantes durante la reproducción, como por ejemplo la depredación o las relaciones interespecíficas. Nuestros resultados sugieren que las preferencias de distribución de las especies y los parámetros reproductivos pueden verse localmente afectados en función de la proximidad de los edificios y caminos asociados con el uso recreativo. De este modo, la localización de los edificios en nuestra zona de estudio influyó en los patrones de ocupación de las cajas nido y en la distribución espacial de las especies, favoreciendo en sus cercanías la presencia de especies asociadas con el hombre como el gorrión común. Este resultado es importante para el diseño de las áreas recreativas, ya que la dispersión de los edificios podría favorecer la expansión de ciertas especies a expensas de otras, menos tolerantes o peores competidoras. Sin embargo, a nivel intraespecífico, las parejas de las especies analizadas (gorrión molinero y herrerillo común) no parecen verse afectadas por las fuentes de perturbación humana (proximidad a los caminos o zonas de merendero) cuando seleccionan sus lugares de nidificación, aunque el éxito reproductivo de los gorriones molineros se redujo a medida que criaron más próximos a los caminos. Este efecto sobre la

reproducción de los gorriones molineros fue detectado tan solo en una de las dos áreas de estudio, lo que nos sugiere, por un lado, la recomendación de utilizar medidas correctoras en las proximidades de los caminos cuando se detecten efectos negativos, y por otro lado, la necesidad de realizar seguimientos locales del posible impacto del uso recreativo.

No se encontraron patrones espaciales asociados a los caminos o al uso recreativo en las tasas de depredación de los nidos, lo que sugiere que, al menos cuando este tipo de uso se realiza de manera regulada, no se esperan efectos negativos del uso recreativo de los caminos sobre la supervivencia de los nidos mediados por la depredación. Este resultado es importante porque la depredación es una de las principales causas de fracaso de los nidos, hasta el punto de que incluso pequeñas alteraciones en la comunidad de depredadores asociadas a la presencia humana pueden tener un fuerte impacto sobre las poblaciones de las aves (Ricklefs, 1969). No obstante, sería necesario que futuros estudios determinaran con exactitud la composición de la comunidad de depredadores para poder identificar posibles patrones asociados a determinados grupos ecológicos o especies, ya que nuestros resultados también sugieren que cerca de los caminos la presión de depredación de nidos por aves es menor que la de otros grupos de depredadores. En ocasiones, se ha detectado en zonas humanizadas una pérdida de especies nativas y especialistas en favor de especies generalistas y domésticas, lo que podría a su vez inducir presiones selectivas mayores sobre determinados grupos de aves en función de los hábitos de las especies depredadoras que se vean favorecidas (Reed y Merenlender, 2008).

Según nuestros resultados, la etapa del ciclo reproductivo con la que se solapan los eventos de perturbación parece tener consecuencias importantes a largo plazo, ya que para la mayoría de la especies las características fenotípicas de los pollos cuando salen del nido están muy relacionadas con su probabilidad de sobrevivir y reproducirse en el futuro (Nur, 1984; Gustafsson y Sutherland, 1988; Tinbergen y Boerlijst, 1990). En nuestro estudio de herrerillos, los costes de una perturbación humana intensa durante los fines de semana parecen haber sido transferidos a los pollos, ya que su calidad disminuyó sin que el número final de descendientes se viera afectado. La comprensión de cuándo y cómo ciertos eventos de perturbación humana interfieren con la reproducción de los animales es crucial para la conservación de los espacios naturales y su fauna, permitiendo discriminar periodos críticos así como anticipar consecuencias negativas a largo plazo.

En definitiva, resulta difícil establecer medidas generalizables para la gestión del uso recreativo de espacios naturales, porque la presencia humana no tiene el mismo impacto sobre la reproducción de todas las especies de aves, ni siquiera sobre la reproducción de las mismas

especies en diferentes localidades. Más aún, que se observen o no los efectos del uso recreativo depende en gran medida de los parámetros que se utilicen para medir dichos impactos. Sin embargo, existe una gran cantidad de estudios, a los que se suma esta tesis, que desde diferentes perspectivas identifican efectos negativos del uso recreativo sobre la reproducción de determinadas especies. Estos estudios proporcionan una diversidad de metodologías y herramientas que nos sirven, por un lado, para poder poner en marcha sistemas de seguimiento de los efectos del uso recreativo sobre las poblaciones, que deberían diseñarse atendiendo a las características específicas de los espacios implicados (tipo y frecuencia del uso recreativo, especies afectadas, etc.), y por otro lado, para poder tomar decisiones bien informadas sobre la gestión del uso público. En este sentido, cabe destacar que, si los auténticos efectos del uso recreativo todavía se conocen poco, menos se sabe acerca de la eficacia de las medidas correctoras que suelen aplicarse para la reducción de su supuesto impacto (establecimiento de barreras de vegetación cerca de las fuentes de perturbación para amortiguar sus efectos, limitación de la carga de visitantes, etc.; véase Sutherland *et al.*, 2004; Medeiros *et al.*, 2007; Pearce-Higgins *et al.*, 2007; Sutherland, 2007). En suma, si pretendemos que el uso recreativo de los espacios naturales se ajuste a los estándares de responsabilidad ambiental que exige la sociedad actual, es urgente avanzar en el campo de la ecología del ocio, diseñando estudios que permitan determinar los efectos de las actividades humanas y proponer posibles soluciones.

5. Conclusiones

1. El tamaño de los grupos de visitantes adquiere valor como elemento de gestión de visitas con fines educativo-recreativos, ya que influye negativamente en el número de aves avistadas durante actividades de educación ambiental.
2. La localización de las infraestructuras asociadas con el uso recreativo puede afectar a la distribución espacial de las especies trogloditas si éstas prefieren nidificar cerca o lejos de aquéllas. Por lo tanto, las infraestructuras de uso recreativo pueden interferir en las relaciones interespecíficas de ciertos gremios, por ejemplo si las especies atraídas por dichas infraestructuras compiten mejor por el acceso a lugares de nidificación limitados.
3. El uso recreativo puede tener efectos negativos sobre la reproducción de las aves, que se desvanecen con la distancia a la fuente de perturbación y que dependen de la localidad

de estudio. Dichos efectos pueden manifestarse incluso en especies comunes y habituadas a la proximidad humana, como el gorrión molinero.

4. La presencia de caminos (a través de su efecto de borde) y las características ambientales de la ubicación de los nidos son más importantes que el propio uso recreativo de los caminos como determinantes del riesgo de depredación de nidos en sus alrededores.
5. Los eventos de perturbación corta pero intensa, como los debidos a las elevadas cargas de visitantes típicas de los días festivos en espacios con uso recreativo no regulado, pueden afectar a la calidad de la progenie de las aves reproductoras cuando se solapan con el inicio del desarrollo de los pollos, lo que puede tener consecuencias a largo plazo para los individuos.
6. Los efectos del uso recreativo de los espacios naturales sobre la fauna pueden detectarse con métodos relativamente sencillos y poco costosos. Además, el uso de aves comunes y abundantes como especies centinela puede ser una herramienta que facilite la identificación y seguimiento de estos efectos. No obstante, la heterogeneidad de los efectos entre localidades, especies o parámetros reproductivos dificultan el establecimiento de medidas generales de diagnóstico y control, y subrayan la importancia del diseño de protocolos de aplicación local.



I

Capítulo I. Reducir el tamaño de los grupos de visitantes incrementa el número de aves observadas durante las actividades educativas: implicaciones para la gestión del uso recreativo de espacios naturales

Carolina Remacha, Javier Pérez-Tris, y Juan Antonio Delgado

Resumen

Los tours organizados para ver fauna son actividades recreativas y educativas populares, en las que las expectativas del visitante (observar el mayor número y diversidad de especies posible) van en paralelo con los propósitos de la conservación. Sin embargo, la presencia de visitantes puede causar impactos negativos sobre la fauna, lo que hace que el uso recreativo sea difícil de gestionar. Restringir la carga de visitantes para minimizar los impactos sobre la fauna puede ser aconsejable, pero demasiada restricción puede acabar desilusionando al público. Analizamos cómo el tamaño de los grupos de visitantes influye sobre el número y la variedad de aves observadas durante una actividad educativa dirigida principalmente a escolares, en un área forestal donde cualquier otro tipo de acceso público está restringido. Observamos menos aves, pero no menos especies a medida que se incrementó el número de escolares por grupo. Este efecto fue mediado aparentemente por unas pocas especies que demostraron una reducida tolerancia al incremento del tamaño de grupo. Nuestros resultados apoyan la idea de que reducir el tamaño de los grupos de visitantes no sólo ayuda a minimizar el impacto negativo de las actividades de ocio sobre la fauna, sino que también permite a los visitantes observar más animales. Por lo tanto, se recomienda la organización de los visitantes en grupos pequeños en el diseño de actividades dirigidas a grupos de personas que visitan áreas naturales.

Abstract

Organized tours to watch wildlife are popular recreational and educational activities, in which the visitor expectative (to observe as many and as diverse animals as possible) runs parallel to conservation purposes. However, the presence of visitors may cause negative impacts on wildlife, which makes recreation difficult to manage. Thus, restricting visitor's load to minimize impacts on fauna may be advisable, but too much restriction may end up disappointing the public. We analysed how visitors' group size influences the number and variety of birds observed during an educational activity directed to scholars, in a forested area where public access is otherwise restricted. We observed fewer birds, but not fewer species, as the size of scholars' groups increased. Such effect was apparently mediated by a few species demonstrating reduced tolerance to increased group size. Our results support the idea that reducing the size of visitors' groups not only helps to minimize the negative impacts on wildlife derived from leisure activities, but also allows visitors to watch more wildlife. Therefore, organizing visitors in small numbers is recommended in the design of activities directed to groups of people visiting natural areas.

Remacha, C., Pérez-Tris, J. & Delgado, J.A. Reducing visitors' group size increases the number of birds during educational activities: implications for management of nature-based recreation. *Journal of Environmental Management* (En prensa).

1. Introducción

El turismo y el ocio en los espacios naturales pueden generar actitudes positivas hacia la conservación y favorecer el desarrollo socioeconómico local (Jacobson y Robles, 1992; Bogner, 1998; Sekercioglu, 2002; Shrestha *et al.*, 2007). Sin embargo, el ocio en la naturaleza también tiene impactos asociados. Por ejemplo, las actividades al aire libre que el público a menudo piensa que son inofensivas (como caminar, ir en bicicleta o fotografiar la naturaleza) pueden tener consecuencias negativas para la fauna. Los animales molestados a menudo interrumpen momentáneamente actividades vitales tales como la alimentación o la reproducción, lo que puede disminuir su supervivencia o éxito reproductivo (Müllner *et al.*, 2004; Yasué, 2005; Ellenberg *et al.*, 2006; Murison *et al.*, 2007). Si los eventos de perturbación son fuertes y repetidos, muchos animales pueden acabar abandonando las áreas afectadas, lo que puede reducir el tamaño de las poblaciones locales y alterar el ensamblaje de las comunidades (Fernández-Juricic, 2000; Mallord *et al.*, 2007).

La gestión actual de las actividades recreativas va dirigida a reducir el impacto humano para hacer que el ocio y la educación en las áreas naturales sea compatible con la conservación (Liddle, 1997). Las acciones de gestión incluyen a menudo la definición de áreas de amortiguación con acceso restringido al público, la señalización, la concentración de infraestructuras de servicio (aparcamientos, centros de visitantes, restaurantes, merenderos, etc.), y la creación de caminos que impiden a los visitantes dispersarse de manera incontrolada (Finney *et al.*, 2005; Medeiros *et al.*, 2007; Geneletti y van Duren, 2008). Sin embargo, los gestores se enfrentan al dilema de cómo limitar el número de visitantes en un área natural, ya que las restricciones severas pueden ser impopulares y por lo tanto comprometer el apoyo público de las políticas de conservación, mientras que un ocio incontrolado podría deteriorar el hábitat de la fauna y la flora (Butler, 1980). La cuestión es relevante pero continúa sin apenas ser investigada, probablemente por la dificultad que conlleva definir pautas de gestión generales cuando los efectos de la perturbación dependen en gran medida de características locales tales como el tipo y la frecuencia de las actividades de ocio, la estación y hora del día cuando se desarrollan, el comportamiento de los visitantes, el tipo de hábitat o la estructura de la comunidad de animales, por mencionar unas pocas (Knight y Cole, 1995; Bolduc y Guillemette, 2003; Bouton *et al.*, 2005). No obstante, la interpretación de las respuestas de la fauna ante diferentes números de visitantes es crítica si queremos gestionar correctamente el ocio en la naturaleza.

Un aspecto clave en la gestión del número de visitantes permitido en áreas naturales es decidir cuál es el tamaño apropiado de los grupos de visitantes. La organización de visitas en grandes grupos podría reducir el número de visitas, lo que puede ser aconsejable si el impacto repetido tiene efectos mayores sobre la fauna y la flora (Murison *et al.*, 2007). Sin embargo, esta opción podría tener consecuencias indeseables si el impacto del ocio sobre la fauna se incrementa con el tamaño de los grupos de visitantes. Por ejemplo, muchos animales huyen de los humanos, y los grupos grandes de personas pueden representar un mayor riesgo de depredación percibido (Frid y Dill, 2002; Geist *et al.*, 2005). La probable existencia de estos comportamientos antidepredatorios tiene dos importantes implicaciones para la gestión de las actividades recreativas. Desde el punto de vista de la conservación, conocer las respuestas de los animales y su comportamiento en relación con el tamaño de los grupos de visitantes puede ser decisivo para establecer zonas de amortiguación y limitaciones espaciales entre las fuentes de perturbación y las áreas más importantes para los animales (aquellas donde se reproducen o donde se alimentan). Esta decisión está fundamentada a menudo en la distancia de huida de los animales cuando una sola persona se les aproxima (Whitfield *et al.*, 2008). Desde la perspectiva de la gestión del uso recreativo de los espacios naturales, el hecho de que los animales sean más propensos a esconderse o escapar de grupos grandes de personas puede conllevar que las actividades recreativas sean menos gratificantes cuando los visitantes son demasiados.

En este capítulo estudiamos si el incremento del tamaño de los grupos de visitantes afecta al número y variedad de las aves que podrían ser vistas por grupos de escolares inexpertos guiados a través de un área natural durante una actividad educativa. Esperamos que los grupos grandes de visitantes registren menos aves, lo que podría reflejar el impacto que las actividades recreativas intensas tendrían sobre las aves. Del mismo modo, la variación entre especies en la tolerancia a la presencia humana puede traducirse en repuestas específicas de cada especie a la variación en el tamaño de los grupos de visitantes. Por lo tanto, analizamos si algunas especies son más propensas que otras a disminuir en número o incluso a desaparecer del listado de avistamientos a medida que se incrementa el tamaño de grupo. Para los gestores es relevante explorar la relación entre el tamaño de los grupos de visitantes y el número de aves no solo porque puede proporcionar evidencias de los impactos del ocio sobre la fauna. También es importante porque formar grupos grandes puede afectar a la experiencia de observación de aves del público que visita el área, lo que puede ser un aspecto relevante cuando se diseñan las actividades recreativas.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Nuestro estudio estuvo enmarcado dentro del programa “Explora el Encín”, una actividad educativa dirigida principalmente a alumnos de educación primaria. Esta actividad tiene lugar en un bosque de 14 ha que fue plantado hace aproximadamente 40 años sobre terrenos agrícolas (Alcalá de Henares, 40° 31’ N, 3° 18’ O). La reforestación dio lugar a una mezcla artificial de árboles de hoja caduca y coníferas, entre los que las especies más comunes son olmos (*Ulmus* sp.), álamos (*Populus* sp.), falsas acacias (*Robinia pseudoacacia*), cipreses (*Cupressus arizonica* y *C. sempervirens*) y pinos (*Pinus halepensis* y *Pinus pinea*). El sustrato arbustivo está escasamente desarrollado y consiste principalmente en zarzadoras (*Rubus* sp.), majuelos (*Crataegus monogyna*) y rosales silvestres (*Rosa* sp.).

El programa “Explora El Encín” comenzó en 2002, y consiste en tours guiados para grupos de como mucho 20 escolares, con una limitación máxima de 60 personas al día. Dicha limitación no está motivada por la preocupación acerca del posible impacto sobre la fauna (el bosque estudiado es un ambiente artificial de poco interés para su conservación), sino que está establecida con el fin de que los monitores puedan manejar la actividad correctamente. Cada grupo fue supervisado por dos monitores que se aseguraron de que los escolares no pasearan fuera de los caminos o de las áreas de merendero delimitadas. Los visitantes fueron guiados a través de sendas señalizadas con paneles explicativos que describen las especies de plantas y animales que pueden ser vistas en el bosque. La carga de visitantes varió entre 12 y 57 escolares al día, con dos o tres visitas por semana. La mayoría de las visitas recreativas tienen lugar entre abril y julio, lo que hace que el uso recreativo coincida con la estación reproductiva de muchas especies.

Este bosque es particularmente adecuado para el presente estudio sobre el impacto del ocio sobre la fauna porque está cerrado al público general. Como consecuencia de esta limitación, la presencia humana aparte de los propios visitantes de estas actividades es rara (la única actividad perceptible distinta de las visitas es el trabajo de mantenimiento que se realiza de manera ocasional). Como contrapartida, nuestra decisión de estudiar grupos reales de visitantes en un ambiente controlado limitó las posibilidades de trabajar con un tamaño muestral más amplio.

2.2. Censos de aves

Desde abril hasta julio de 2004, un observador paseó junto a grupos de escolares anotando todas las aves vistas u oídas dentro de una banda de 25 m de ancho a cada lado del camino. Todos los censos fueron realizados por el mismo observador (C. Remacha) para evitar sesgos personales. El itinerario de los visitantes fue dividido en dos transectos de 150 m de longitud separados por una distancia de 170 m, los cuales fueron considerados como unidades de censo independientes. Los datos de los censos fueron recopilados durante las visitas de dos horarios distintos (10 h y 11 h), evitando tiempo lluvioso. En total, trabajamos con 11 grupos que visitaron el área a las 10 h (tres en abril, cuatro en mayo, dos en junio y dos en julio) y seis grupos a las 11 h (dos en abril y cuatro en mayo). El reducido tamaño muestral para los censos de las 11 h fue debido a que los tours de este turno a menudo comenzaban antes de que hubieran finalizado el recorrido los tours más tempranos. Los grupos pasearon con diferente velocidad, lo que supuso una fuente de variación en la duración de los censos, por lo que también se anotó la duración de cada recorrido.

Un objetivo específico de nuestro estudio es entender los factores ecológicos que afectan al número y a la variedad de especies que podrían ser observadas en relación con el tamaño de los grupos de visitantes. Por ejemplo, el número de aves y especies vistas en cada transecto durante cada censo puede depender de los diferentes umbrales de tolerancia a la presencia humana de cada especie (Blumstein *et al.*, 2005). Las especies menos tolerantes son las que probablemente desaparecerán primero cuando el tamaño de grupo se incremente, lo que podría dar lugar a una pérdida de especies ordenada y encajada. Usamos el análisis de encajamiento (*nestedness*) para analizar si el descenso de especies entre nuestros censos fue aleatorio o siguió un orden jerárquico en relación con el tamaño de los grupos de visitantes, en el que la probabilidad de detectar las especies más raras es menor para los grupos más grandes. El análisis de encajamiento mide el grado en el que las especies incluidas en censos pobres en especies son subconjuntos de especies de censos progresivamente más ricos en especies (para más detalles sobre el razonamiento del procedimiento, véase Atmar y Patterson, 1993).

2.3. Análisis estadísticos

Primero analizamos el efecto del tamaño de los grupos de visitantes sobre la presencia y el número de individuos observados de cada especie. Usamos tests de la U de Mann-Whitney

para examinar la asociación entre el tamaño de los grupos de visitantes y la presencia de cada una de las especies, excluyendo las especies con menos de tres presencias o tres ausencias. También realizamos modelos generales lineales (GLM) para analizar el cambio en el número de individuos de cada especie por separado en relación con el tamaño de los grupos de visitantes, controlando los posibles efectos de la duración del censo y de la fecha. En el último análisis excluimos los censos en los que no se registró ninguna presencia de la especie analizada (solo se incluyeron censos positivos), ya que un elevado número de ausencias podría acabar confundiendo con el primer análisis, es decir con la variación en la frecuencia de aparición de la especie. Además, con el fin de incrementar la fiabilidad de estos análisis, excluimos las especies detectadas en menos de 10 censos. Debido al pequeño número de presencias disponible para algunas especies, juntamos en los análisis anteriores los datos de ambos transectos y horarios. Esta última decisión estuvo fundamentada en el hecho de que todas las especies estuvieron distribuidas equitativamente entre ambos horarios, y solo dos de las especies estuvieron distribuidas heterogéneamente entre los transectos, el gorrión molinero *Passer montanus* (detectado con más frecuencia en el primer transecto: $\chi^2_{(1)} = 6.48$; $P = 0.01$) y el mirlo común *Turdus merula* (detectado con más frecuencia en el segundo transecto: $\chi^2_{(1)} = 9.67$; $P = 0.002$).

Usamos GLM para valorar si el número de aves o el número de especies estuvieron correlacionados con el tamaño de grupo, controlando el posible efecto de los factores que podrían afectar al resultado del censo de aves (duración del censo, localización del transecto, horario del turno y fecha). Testamos las interacciones dobles entre el tamaño de grupo y los factores categóricos (localización del transecto y horario del turno) y eliminamos del modelo las interacciones no significativas (Engqvist, 2005).

Para realizar el análisis de encajamiento, se organizaron los datos en una matriz de presencias y ausencias con las especies en las columnas y los censos en las filas, ambos clasificados en orden decreciente de número de presencias. Comparamos el número de ausencias observadas en esta matriz con el número de ausencias esperadas por azar utilizando el software Nestedness Calculator (Atmar y Patterson, 1995). Este programa mide el grado de encajamiento en la matriz por medio de lo que se denomina temperatura del sistema (T), la cual varía entre 0 (una matriz perfectamente encajada) y 100 (una matriz completamente aleatoria). La significación estadística de T se obtuvo por medio de simulaciones de Monte Carlo utilizando los valores de T derivados de 1.000 matrices aleatorias con nuestro mismo tamaño muestral, lo que permitió calcular la probabilidad de producir aleatoriamente una

matriz tan encajada o más encajada que la matriz observada con nuestros datos (Atmar y Paterson, 1995). Valoramos la influencia del tamaño de los grupos de visitantes en el grado de encajamiento por medio de GLM utilizando la clasificación ordenada de cada censo en la matriz más encajada (en adelante orden de encajamiento) como la variable dependiente, y controlando los posibles efectos de la duración del censo, la localización del transecto, el horario del turno y la fecha. Un efecto significativo significaría que la pérdida ordenada de especies es paralela a los cambios en la variable correspondiente. Debido a la distribución estadística particular del orden de encajamiento, también realizamos análisis no paramétricos univariantes de las relaciones entre cada variable y el orden de encajamiento, utilizando correlaciones de rangos de Spearman y tests de la U de Mann-Whitney para predictores continuos o discretos, respectivamente.

Tabla 1. Tamaño medio (media \pm SD) de los grupos de visitantes para censos con presencia y ausencia de cada una de las especies de aves con al menos tres presencias o ausencias, y resultados de tests de la U de Mann-Whitney para la asociación entre el tamaño de los grupos de visitantes y la presencia de cada especie.

Especies*	Tamaño de los grupos de visitantes				U de Mann-Whitney	
	Presencia	n	Ausencia	N	Z	P
Paloma torcaz (<i>Columba palumbus</i>)	14.5 \pm 3.5	4	15.2 \pm 3.5	30	-0.05	0.98
Tórtola turca (<i>Streptopelia decaocto</i>)	12.9 \pm 3.8	10	16.0 \pm 3.2	24	-2.32	0.02
Chochín (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	15.0 \pm 5.0	3	15.1 \pm 3.6	31	-0.12	0.91
Ruiseñor común (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	14.8 \pm 3.9	10	15.3 \pm 3.6	24	-0.30	0.78
Mirlo común (<i>Turdus merula</i>)	15.3 \pm 3.4	18	15.0 \pm 4.0	16	0.10	0.93
Carbonero común (<i>Parus major</i>)	17.3 \pm 2.1	3	14.9 \pm 3.7	31	1.16	0.26
Gorrión molinero (<i>Passer montanus</i>)	14.3 \pm 4.9	7	15.3 \pm 3.3	27	-0.51	0.62
Pinzón común (<i>Fringilla coelebs</i>)	13.7 \pm 4.9	6	15.4 \pm 3.3	28	-0.82	0.44
Verderón común (<i>Carduelis chloris</i>)	15.3 \pm 3.5	26	14.5 \pm 4.2	8	0.45	0.68
Jilguero (<i>Carduelis carduelis</i>)	15.3 \pm 3.7	29	14.0 \pm 3.4	5	0.83	0.42

* Solo analizamos especies para las que se anotó al menos tres presencias o tres ausencias. Los verdecillos estuvieron ausentes tan solo en dos censos, y en siete especies solo se registraron uno o dos censos positivos (pito real, zarcero común, curruca capirotada, papamoscas cerrojillo, herrerillo común, estornino negro y gorrión común, véase el Apéndice 1).

3. Resultados

El tamaño de los grupos de visitantes osciló entre 7 y 20 personas. Anotamos 18 especies durante las visitas de los escolares (Apéndice 1), de las cuales diez contaron al menos con tres presencias o tres ausencias, pero tan solo la tórtola turca (*Streptopelia decaocto*) disminuyó su

frecuencia de aparición a medida que se incrementó el tamaño de los grupos de escolares (Tabla 1). Los tests de la U de Mann-Whitney mostraron que los cambios en la frecuencia de aparición de las otras especies fueron debidos a la fenología. De este modo, los pinzones comunes (*Fringilla coelebs*) fueron encontrados más comúnmente al comienzo de la estación ($Z = 2.22$; $P = 0.026$) mientras que los jilgueros (*Carduelis carduelis*) se encontraron con más frecuencia más tarde ($Z = -2.15$; $P = 0.029$).

El tamaño de los grupos de visitantes casi nunca se correlacionó con cambios en el número de individuos de las diferentes especies, tal y como muestran los análisis de los censos positivos de las seis especies en las que se anotaron al menos 10 presencias (Apéndice 1). Sólo el verdecillo (*Serinus serinus*) disminuyó su número a medida que se incrementó el tamaño de los grupos de visitantes ($F_{1,28} = 17.49$; $\beta = -0.39$; $P < 0.001$), controlando el posible efecto de la fecha ($F_{1,28} = 0.41$; $\beta = -0.06$; $P = 0.52$) y la duración del censo ($F_{1,28} = 52.86$; $\beta = 0.69$; $P < 0.001$). Para las otras especies, los mismos análisis produjeron efectos no significativos del tamaño de grupo sobre el número de individuos (todos los efectos del tamaño de grupo con $P > 0.28$).

El tamaño de los grupos de visitantes se correlacionó negativamente con el número total de aves observadas (Fig. 1), controlando los posibles efectos de la localización del transecto, el horario del turno, la duración del censo y la fecha (Tabla 2). Sin embargo, esta tendencia fue debida a las dos especies que disminuyeron su frecuencia de aparición (la tórtola turca) o su número de individuos (el verdecillo) a medida que se incrementaba el tamaño de grupo (véase resultados más arriba). De este modo, cuando repetimos este último análisis excluyendo ambas especies, la correlación negativa entre el tamaño de grupo y el número de aves acabó siendo no significativa ($F_{1,28} = 0.80$; $\beta = -0.14$; $P = 0.38$).

Tabla 2. Resultado de los análisis de GLM del número total de aves y el número total de especies en relación con el tamaño de los grupos de visitantes controlando el efecto de las covariables.

	Número de aves			Número de especies		
	β	$F_{1,28}$	P	β	$F_{1,28}$	P
Tamaño de los grupos de visitantes	-0.36	8.81	0.006	-0.04	0.08	0.77
Localización del transecto		0.71	0.41		2.55	0.12
Duración del censo	0.53	14.25	< 0.001	0.15	0.72	0.40
Horario del día		0.71	0.41		4.15	0.05
Fecha	-0.16	1.20	0.28	-0.43	5.25	0.03

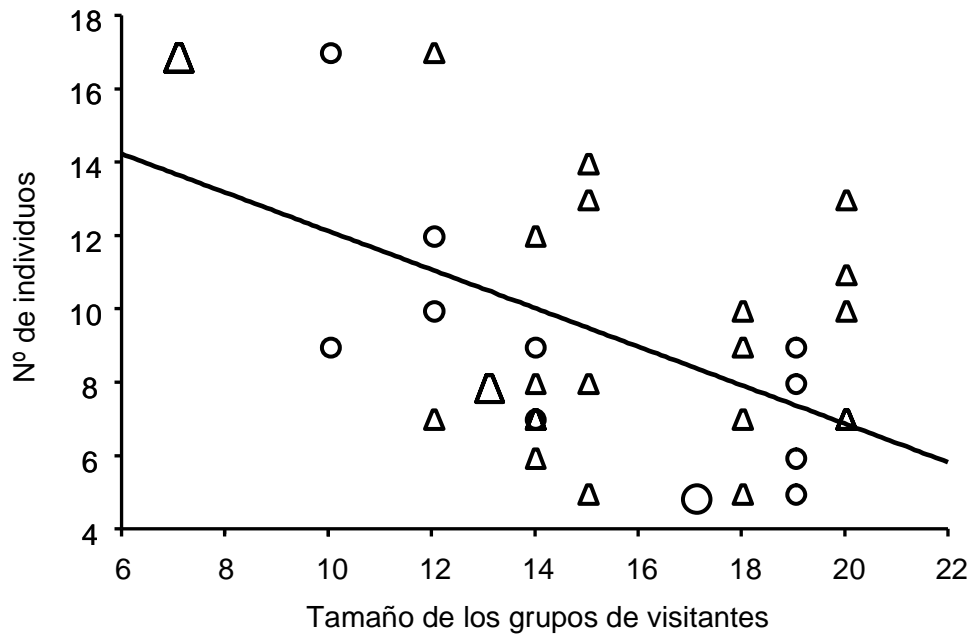


Figura 1. Relación entre el tamaño de los grupos de visitantes y el número total de aves observadas en los censos. Los triángulos representan censos tempranos (10 h) y los círculos censos tardíos (11 h). Los símbolos pequeños corresponden a datos individuales, y los símbolos grandes indican el solapamiento de dos puntos de datos.

No encontramos efectos significativos del tamaño de grupo sobre la riqueza de especies, controlando los efectos de la localización del transecto, el horario del turno, la duración del censo y la fecha (Tabla 2). Como consecuencia, aunque la matriz de presencias de las especies en cada censo mostró un encajamiento significativo ($T_{\text{observada}} = 21.8$, media de T en matrices aleatorias = 54.65, $SD = 5.28$, $P < 0.001$), la pérdida encajada de especies desde los censos ricos en especies a los pobres en especies no fue explicada por la variación en el tamaño de grupo. Solo la fecha y la duración del censo estuvieron asociadas con el orden de encajamiento de los censos en la matriz: registraron más especies los censos más tempranos y los de mayor duración (Tabla 3).

4. Discusión

Detectamos menos aves a medida que aumentó el tamaño de los grupos de visitantes. Este patrón fue debido parcialmente a la pérdida de una especie (la tórtola turca), que se registró con menor frecuencia cuando los tamaños de grupo eran grandes. El incremento del tamaño de grupo se asoció también con un descenso en número de una especie detectada frecuentemente (el verdecillo). Por lo tanto, la correlación negativa entre el tamaño de los

grupos de visitantes y el número de aves detectadas aparentemente no fue general, sino que fue mediada por la respuesta de unas pocas especies que demostraron una reducida tolerancia a incrementos en el tamaño de los grupos de visitantes.

Tabla 3. Resultados del análisis multivariante (GLM) del orden de los censos en una matriz con máximo encajamiento en la presencia de especies, en relación con el tamaño de los grupos de visitantes y varios factores control. También se muestran los efectos univariantes estimados a través de aproximaciones no paramétricas (correlaciones de rangos de Spearman o test U Mann-Whitney).

	GLM		Efectos univariantes no paramétricos		
	F _{1,28}	P	r Spearman	Z Mann-Whitney	P
Tamaño de los grupos de visitantes	0.38	0.54	0.19		0.29
Localización del transecto	1.10	0.30		0.81	0.43
Duración del censo	0.73	0.40	-0.47		0.005
Horario del día	2.27	0.14		-1.23	0.23
Fecha	3.02	0.09	0.34		0.049

La tolerancia a la perturbación humana es una característica específica de cada especie de ave (Blumstein *et al.*, 2005), la cual puede dar lugar en ocasiones a patrones encajados de pérdida de especies relacionados con niveles variables de presencia humana (Fernández-Juricic, 2002). Encontramos un patrón encajado de pérdida de especies desde los censos ricos en especies a los pobres en especies. Sin embargo, dicho patrón no se relacionó con el tamaño de los grupos de visitantes (pudo explicarse mejor por cambios estacionales en la estructura de la comunidad de aves y por la duración del censo). La falta de asociación entre la pérdida encajada de especies y el tamaño de grupo puede ser explicada por el hecho de que solo una especie (la tórtola turca) disminuyó su probabilidad de aparición al incrementar el tamaño de los grupos de visitantes. Los patrones encajados pueden ser difíciles de detectar en ensamblajes de aves pobres en especies, como el que hemos estudiado. Sin embargo, los análisis de encajamiento pueden ser útiles para anticipar los impactos del tamaño de los grupos de visitantes en comunidades de aves más diversas, típicas de hábitats naturales.

Nuestros resultados sugieren que las aves pueden demostrar una reducida tolerancia a la perturbación humana no solo disminuyendo su frecuencia de aparición, sino también reduciendo el número de individuos cuando se enfrentan con grandes grupos de visitantes. Que las especies menos tolerantes desaparezcan completamente, o sólo reduzcan su número en situaciones de riesgo, puede depender de la abundancia de cada especie. Así pues, de este

modo, las especies raras e intolerantes son particularmente propensas a perderse completamente, mientras que las especies intolerantes pero abundantes pueden disminuir en número sin dejar de ser detectadas. Queda sin responder por qué otras especies no reaccionaron cambiando en número cuando se enfrentaron a un incremento en el tamaño de los grupos de visitantes (por lo tanto comportándose como especies aparentemente tolerantes). Una posible explicación es que en nuestra área de estudio muchas de las especies toleraran la presencia humana, lo cual es hasta cierto punto razonable porque la presencia repetida de grupos inofensivos de personas puede haber provocado la habituación de los individuos (Runyan y Blumstein, 2004; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2009). Sin embargo, la tolerancia es difícil de demostrar en la naturaleza. Por ejemplo, nosotros realizamos nuestro estudio durante la época reproductora, cuando las aves dedican mucho tiempo a actividades que están fuertemente ligadas a su eficacia biológica (tales como el emparejamiento o la cría). Por lo tanto, la interrupción de la actividad al enfrentarse a un mayor riesgo de depredación podría ser muy costosa, lo que podría explicar por qué muchas especies no reaccionaron a la perturbación humana aunque pudieran sentirse realmente en riesgo (Beale y Monaghan, 2004b). De acuerdo con este punto de vista, estas restricciones comportamentales podrían enmascarar otras respuestas de las aves a la perturbación humana (por ejemplo, respuestas fisiológicas como el estrés), lo que puede producir una impresión equivocada de un reducido impacto humano sobre la fauna en estudios correlacionales.

La presencia de personas puede alterar el comportamiento de los animales silvestres (Mori *et al.*, 2001; Manor y Saltz, 2003), y la densidad de visitantes o los tamaños de grupo pueden incrementar estos impactos (Grossberg *et al.*, 2003; Kuhar, 2008; Martínez-Abraín *et al.*, 2008). Por lo tanto, una reacción fuerte ante grupos grandes de visitantes podría ser una consecuencia directa del tamaño de grupo (si un grupo numeroso de depredadores potenciales significa un riesgo mayor), o estar mediada por cambios en el comportamiento de los visitantes asociados con el tamaño de grupo. Los grupos numerosos son generalmente más ruidosos que los pequeños, y el ruido más que el tamaño de grupo podría ser la principal clave utilizada por las aves para valorar el riesgo (Burger y Gochfeld, 1998; Birke, 2002). No medimos los niveles de ruido y por lo tanto no podemos separar los efectos del tamaño de grupo y el comportamiento de los visitantes en nuestro estudio, aunque los monitores ayudaron a mantener los niveles de ruido bajos durante nuestros censos. Para ayudar a los gestores a atenuar tales impactos sería útil una investigación más profunda sobre las causas más probables de los efectos negativos del tamaño de los grupos de visitantes sobre el número de aves detectadas.

Nuestro estudio muestra que incrementar el tamaño de los grupos de visitantes tiene un impacto sobre la fauna, porque grupos numerosos se asociaron con descensos en el número de aves detectadas. Una importante implicación de este resultado es que reducir el tamaño de grupo puede ser útil para alcanzar los objetivos de una actividad de observación de aves dirigida a escolares, porque cuantas más aves sean vistas, de más recursos educativos se dispondrá. Por lo tanto, la organización de visitantes en grupos grandes puede ser desaconsejable tanto desde la perspectiva de la conservación de la fauna como desde el punto de vista de las expectativas de los visitantes.

La limitación del tamaño de los grupos de personas que visitan las áreas naturales es una técnica de gestión ampliamente aceptada, que recientemente se está volviendo más estricta (Monz *et al.*, 2000). Nuestro estudio muestra que mantener grupos pequeños de visitantes puede reducir tanto los impactos sobre las aves como ayudar a satisfacer las demandas del público. Sin embargo, si la carga de visitantes se mantiene constante, reducir el tamaño de los grupos incrementará necesariamente el número de eventos de perturbación, lo que puede causar un impacto negativo sobre la fauna (Mallord *et al.*, 2007; Murison *et al.*, 2007). La opción alternativa (reducir la carga total de visitantes) puede aliviar el impacto humano, pero también puede tener consecuencias indeseables si la gente pierde interés en el área o en sus facilidades educativas, o incluso reacciona en contra de la protección de áreas naturales en el peor de los casos (Zaradic *et al.*, 2009). Por lo tanto, si el objetivo es conciliar las expectativas de los visitantes y las prioridades de conservación, las acciones de gestión deberían intentar encontrar un balance óptimo entre el tamaño de los grupos de visitantes y el número de visitas, para que el ocio en la naturaleza continúe siendo entretenido sin comprometer la conservación local y las metas educativas.

Agradecimientos

Gracias a Eva Hernández y varios revisores anónimos por sus comentarios en las versiones previas del manuscrito. También agradecemos la colaboración entusiasta de los monitores y del personal del proyecto educativo “ Explora el Encín”, lo que hizo posible el estudio. Nuestra investigación fue financiada por el Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (IMIDRA: proyecto FP06-DR4 a JD, y una beca a CR), y al Ministerio de Ciencia y Tecnología (proyecto CGL2007-62937/BOS, a JP).

Apéndice 1

Lista de especies detectadas, con la frecuencia de aparición en los censos (número y porcentaje de censos con presencia de cada especie, $n = 34$ censos) y número de individuos en censos con presencia de la especie (media \pm S.E.).

<i>Especies</i>	<i>Censos con presencia</i>	<i>Individuos por censo</i>
Paloma torcaz (<i>Columba palumbus</i>)	4 (12%)	1.25 \pm 0.25
Tórtola turca (<i>Streptopelia decaocto</i>)	10 (29%)	1.60 \pm 0.22
Pito real (<i>Picus viridis</i>)	1 (3%)	1
Chochín (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	3 (9%)	1.00 \pm 0.00
Ruiseñor común (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	10 (29%)	1.50 \pm 0.17
Mirlo común (<i>Turdus merula</i>)	18 (53%)	1.17 \pm 0.09
Zarcero común (<i>Hippolais polyglotta</i>)	2 (6%)	1.00 \pm 0.00
Curruca capirotada (<i>Sylvia atricapilla</i>)	2 (6%)	1.00 \pm 0.00
Papamoscas cerrojillo (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	1 (3%)	1
Herrerillo común (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	1 (3%)	1
Carbonero común (<i>Parus major</i>)	3 (9%)	2.00 \pm 0.58
Estornino negro (<i>Sturnus unicolor</i>)	2 (6%)	1.00 \pm 0.00
Gorrión común (<i>Passer domesticus</i>)	1 (3%)	1
Gorrión molinero (<i>Passer montanus</i>)	7 (21%)	1.29 \pm 0.18
Pinzón común (<i>Fringilla coelebs</i>)	6 (18%)	1.00 \pm 0.00
Verdecillo (<i>Serinus serinus</i>)	32 (94%)	3.16 \pm 0.32
Verderón común (<i>Carduelis chloris</i>)	26 (76%)	1.27 \pm 0.10
Jilguero (<i>Carduelis carduelis</i>)	29 (85%)	2.52 \pm 0.20
Aves no identificadas	13 (38%)	1.77 \pm 0.43



II

Capítulo II. Selección espacial de cajas nido por aves que anidan en cavidades como respuesta a su proximidad a infraestructuras recreativas

Carolina Remacha y Juan Antonio Delgado

Resumen

La perturbación humana asociada con las infraestructuras de uso recreativo puede afectar al comportamiento de las aves, alterando por ejemplo la elección del lugar de nidificación. Sin embargo, la diferente tolerancia a la perturbación humana que existe entre las especies posiblemente afecta a la distribución global de los nidos de toda la comunidad de aves. De 2004 a 2007, analizamos la influencia espacial de los caminos de uso recreativo y los edificios en la selección de cajas nido por especies que nidifican en cavidades en un área reforestada de Madrid, en el centro de España. Las cajas nido fueron ocupadas principalmente por gorriones comunes (*Passer domesticus*), gorriones molineros (*Passer montanus*) y carboneros comunes (*Parus major*). Analizamos si las diferencias entre la localización de las cajas nido utilizadas frente a las no utilizadas y entre cajas nido ocupadas por diferentes especies estuvieron relacionadas con nuestras variables de perturbación. Utilizamos modelos generalizados lineales en los que también controlamos estadísticamente los posibles efectos que la estructura del hábitat y el borde forestal pudieran tener sobre la distribución de las aves. La proximidad a los edificios, más que a los caminos, resultó ser siempre la variable que mejor explicó el uso de las cajas nido por las diferentes especies. Las cajas nido ocupadas por los gorriones comunes estuvieron localizadas más cerca de los edificios que las ocupadas por cualquiera de las otras dos especies (gorriones molineros y carboneros comunes). Estos patrones no aleatorios detectados en la ocupación de las cajas nido con respecto a fuentes de perturbación humana podrían ser debidos a los diferentes niveles de tolerancia de cada una de las especies. Por otro lado, las estructuras construidas por el hombre, tales como los edificios, podrían favorecer a las especies asociadas con el hombre, una circunstancia que puede cambiar el resultado de las interacciones interespecíficas. En cualquier caso, nuestros resultados apoyan la idea de que los edificios de uso recreativo pueden afectar a la selección de las cajas nido en las comunidades de aves reproductoras, y que una adecuada distribución de las infraestructuras puede ayudar a reconciliar las actividades de ocio con la conservación de las áreas naturales sometidas a uso recreativo.

Abstract

Human disturbance associated with recreational infrastructures can affect avian behaviour, such as, for example, nest-site choice, but differential tolerance to human disturbance among species likely influences the nest distribution of the overall bird community. From 2004 to 2007, we analysed the spatial influence of recreational trails and buildings on nest-box selection of cavity-nesting bird species in a reforested area in Madrid, central Spain. Nest boxes were mainly occupied by House Sparrows (*Passer domesticus*), Tree Sparrows (*Passer montanus*) and Great Tits (*Parus major*). We analysed whether differences between used–unused nest boxes and among nest boxes occupied by different species were related to our disturbance variables. We employed Generalized Linear Models that also statistically controlled for habitat structure and edge effects on bird distribution. Proximity to buildings, rather than trails, always proved to be the most explicative variable of nest-box use by the different species. The nest boxes occupied by House Sparrows were located closer to buildings than the ones occupied by Tree Sparrows or Great Tits. Nonrandom patterns of nest-box occupation with respect to sources of human disturbance might be due to the different tolerance levels of each species. Alternatively, man-made structures such as buildings might favour human-associated species, a circumstance which could change the outcome of heterospecific interactions. In any case, our results support the idea that recreational buildings may affect nest-box selection in breeding bird communities, and that a proper infrastructure layout may help to reconcile leisure activities with the conservation of the natural areas with recreational uses.

Remacha, C. & Delgado, J.A. 2009. Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird species in response to proximity to recreational infrastructures. *Landscape & Urban Planning*, 93: 46–53.

1. Introducción

El uso de espacios naturales para el ocio y esparcimiento de las personas se ha incrementado extraordinariamente durante los últimos 50 años, y los gestores se enfrentan al reto de hacer compatible el uso recreativo con la preservación de los recursos naturales (Liddle, 1997). Con el objetivo de reducir el impacto asociado con las actividades recreativas, las actuales medidas de planificación incluyen la delimitación de áreas de amortiguación con acceso restringido a los visitantes, la señalización, la concentración de infraestructuras de servicios (estacionamientos, centros de visitantes, restaurantes, áreas de merendero y otros) y la creación de caminos para evitar que los visitantes se dispersen de forma incontrolada (Vaske *et al.*, 1995; Finney *et al.*, 2005; Medeiros *et al.*, 2007). Sin embargo los caminos y las áreas de merendero generan bordes que pueden provocar efectos indeseables tales como cambios en la composición de la comunidad de depredadores (Hickman, 1990; Miller y Hobbs, 2000; Piper y Catterall, 2006) o incrementos en las tasas de depredación de los nidos de las aves próximos a esas zonas (Miller *et al.*, 1998). Además, una elevada presencia humana puede interferir con el comportamiento de las aves durante la alimentación (Fernández-Juricic y Tellería, 2000; Yasué, 2005), la selección de hábitat (Fernández-Juricic, 2000) o la reproducción (Müllner *et al.*, 2004; Ellenberg *et al.*, 2006; Murison *et al.*, 2007). A su vez, la respuesta de las aves a la perturbación humana puede depender del nivel de tolerancia asociado con cada especie (Burger y Gochfeld, 1991; Blumstein *et al.*, 2005). De este modo, en áreas muy humanizadas las especies más sensibles pueden disminuir en número o incluso desaparecer, mientras que otras especies más tolerantes pueden hacer frente a la presencia humana, o incluso beneficiarse de ella, elevando su abundancia (Fernández-Juricic, 2000; 2001; Marzluff y Neatherlin, 2006; McKinney, 2006; Palomino y Carrascal, 2007).

Dentro de este contexto, varios estudios han demostrado que la perturbación humana puede influir en las decisiones de las aves con respecto a la localización de sus nidos (Miller *et al.*, 1998; Yasué y Dearden, 2006a). La selección de los lugares de nidificación tiene importantes consecuencias para la eficacia biológica de las aves, porque determina en gran medida su éxito reproductivo (Finch, 1989). Las aves, antes de elegir la localización de los nidos, tienen en cuenta varios factores que incluyen las necesidades específicas de cada tipo de nido y las posibles interacciones con competidores heteroespecíficos y conoespecíficos (Minot y Perrins, 1986; Rendell y Robertson, 1989; Cordero y Rodríguez-Teijeiro, 1990). Algunas especies evitan nidificar cerca de fuentes de perturbación humana o en lugares

frecuentados por personas, y aquellas que lo hacen pueden acabar reduciendo el cuidado parental o incluso abandonar completamente sus nidos cuando son perturbadas, lo que puede suponer un incremento en las tasas de depredación (Knight y Fitzner, 1985; Bolduc y Guillemette, 2003; Datta y Rawat, 2004; Arroyo y Razin, 2006; Liley y Sutherland, 2007). Sin embargo, otras especies parecen verse mucho menos afectadas por la influencia humana (Lindsay *et al.*, 2008), lo que sugiere la existencia de diferencias interespecíficas en el grado de tolerancia de las aves.

En este trabajo, estudiamos la influencia de la localización de infraestructuras asociadas con el uso recreativo en el uso de cajas nido por especies de aves paseriformes que nidifican en cavidades, en un espacio natural recientemente abierto para un uso recreativo restringido. Estamos interesados en valorar, a dos niveles distintos, las diferencias en la ocupación de las cajas nido en relación con su proximidad a las infraestructuras recreativas (distancia mínima a los edificios y caminos), las cuales actúan como fuente de perturbación humana debido a que concentran a los visitantes. Primero consideramos la utilización de las cajas nido, para lo que comparamos las ocupadas por cualquier especie con las que permanecieron sin ocupar. En segundo lugar, valoramos específicamente diferencias entre especies en la ocupación de las cajas nido, para lo que consideramos las especies más abundantes en el área de estudio. Teniendo en cuenta la reciente apertura al público del área de estudio, también analizamos si la frecuencia de ocupación de las cajas nido por cada especie cambió durante el periodo de estudio. Incluimos en nuestros análisis otros factores de control relacionados con las características del paisaje, que pueden influir en la selección de nidos y que podrían interaccionar con nuestras variables de interés: la estructura de vegetación alrededor de las cajas nido (Munro y Rounds, 1985; Cleary *et al.*, 2005) y la distancia al borde forestal (McCollin, 1998). Las aves trogloditas son particularmente apropiadas para este estudio porque comparten un recurso limitado y localizado (los agujeros disponibles para nidificar), lo que hace que sean fáciles de estudiar en cajas nido. Además, podemos manipular la distribución de las cajas nido para generar un patrón espacial homogéneo de lugares de nidificación disponibles. Predecimos una influencia negativa de la perturbación humana sobre el patrón espacial de ocupación de las cajas nido por toda la comunidad de aves trogloditas, con mayores frecuencias de cajas nido no usadas en áreas cercanas a las fuentes de perturbación humana. Alternativamente, dado que las especies que componen la comunidad de aves pueden tener diferentes grados de tolerancia a la perturbación humana (Krüger, 2002), esperamos patrones espaciales de ocupación de las cajas nido asociados con las especies, con una mayor afinidad por las cajas nido cercanas a caminos y edificios en las especies más

tolerantes, y una mayor preferencia por las cajas nido más alejadas de estas infraestructuras en las especies menos tolerantes. Distinguir entre estas dos alternativas (efectos de la perturbación humana a nivel de comunidad o asociados a cada especie) es importante si queremos anticipar el impacto de las actividades recreativas en las decisiones comportamentales, las cuales determinan en última instancia los patrones locales de distribución de las aves.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Este estudio se ha llevado a cabo en una pequeña área forestal (14 ha) que fue repoblada hace aproximadamente 40 años sobre terrenos agrícolas en los campos experimentales del Centro de Investigaciones Agrarias IMIDRA (Alcalá de Henares, 40° 31' N, 3° 18' O). La reforestación se realizó principalmente con coníferas y árboles caducifolios, lo que produjo una formación arbórea mixta no natural donde las especies más comunes son olmos (*Ulmus* sp.), álamos (*Populus* sp.), falsas acacias (*Robinia pseudoacacia*), cipreses (*Cupressus arizonica* y *C. sempervirens*), y pinos (*Pinus halepensis* y *P. pinea*). El sustrato arbustivo está escasamente desarrollado y lo componen arbustos de zarzamoras (*Rubus* sp.), majuelos (*Crataegus monogyna*) y rosales silvestres (*Rosa* sp.). Debido al modo en que fue creada, el área es un bosque aislado rodeado de campos de cereales (el hábitat forestal más cercano está a más de 1 km de distancia).

El bosque se utiliza actualmente para investigación y actividades de educación ambiental. El acceso público está restringido a visitas guiadas, en las que a los visitantes solo se les permite permanecer en los edificios y pasear por los caminos que atraviesan el área forestal. Estas características generan un escenario con un flujo de visitas predecible y controlado alrededor de los edificios y a través de los caminos, que se ajusta perfectamente a nuestro objetivo de estudio. En 2002 se iniciaron las actividades recreativas así como la construcción de la mayor parte de los caminos y la rehabilitación de los edificios presentes en el área para adaptarlos al nuevo uso. La mayor parte de los caminos (> 80%) son superficies no pavimentadas, cubiertas con una mezcla de virutas de madera y corteza para evitar el desarrollo herbáceo. Desde 2004 hasta 2007 el área recibió cerca de 10.000 visitantes (2004 y 2005 tuvieron la carga mínima y máxima, con 1.500 y 3.000 visitantes, respectivamente). Durante la estación reproductiva de la mayoría de las aves, la primavera, el área recibió tres o cuatro visitas semanales, las cuales concentraron el 70% de la carga de visitantes anual. El uso

humano previo a 2002 se limitó a la presencia de unos pocos trabajadores que realizaban tareas de mantenimiento forestal cuando resultaba necesario (4 personas aproximadamente durante los últimos 10 años).

2.2. Seguimiento de las cajas nido

Durante el invierno de 2003, se colocaron 76 cajas nido, comenzando en el camino y cubriendo el área de estudio completamente, con el objetivo de generar un gradiente de distancias respecto del camino en el patrón de distribución de las cajas nido (Fig. 1). Tuvimos especial cuidado de evitar producir agregaciones de cajas nido que pudieran afectar a los patrones de ocupación a través de procesos de atracción conespecífica. Entre 2004 y 2005 algunas cajas nido fueron recolocadas para asegurar una distancia mínima entre ellas de aproximadamente 25 m.

Desde abril hasta junio y durante cuatro años consecutivos (2004-2007), se muestrearon 76, 75, 74 y 66 cajas nido, respectivamente. En 2007, siete cajas nido no pudieron ser seguidas debido a problemas logísticos. Su exclusión no sesgó los análisis ya que su posición no estaba relacionada con ninguna de nuestras variables de interés. Antes de realizar el estudio, los edificios se revisaron para asegurar que no tenían cavidades disponibles para la nidificación. El diámetro de entrada de las cajas nido fue de 3 cm, lo que redujo nuestras especies objetivo a pequeñas aves paseriformes trogloditas. Los lugares de nidificación alternativos, tales como cavidades naturales, no fueron controlados durante nuestro periodo de estudio. Somos conscientes de que algunas parejas de las especies estudiadas pudieron utilizar cavidades naturales para nidificar, pero no creemos que esto pudiera afectar a nuestros resultados debido a dos razones. En primer lugar, el área de estudio es una plantación de árboles relativamente joven y, a diferencia de bosques naturales más maduros, tiene pocas cavidades naturales. De hecho, encontramos pocas cavidades naturales, las cuales estuvieron ocupadas principalmente por paseriformes trogloditas más grandes (como el estornino negro *Sturnus unicolor*), y algunos agujeros excavados por picos picapinos *Dendrocopos major* y pitos reales *Picus viridis*, los cuales nidifican en las cavidades que ellos mismos generan. En segundo lugar, una gran proporción de cajas nido permaneció sin ocupar, lo que sugiere que la adición de cajas nido eliminó la limitación natural de los lugares de nidificación. Esto es importante porque los patrones de uso de las cajas nido pueden ser interpretados mejor como el resultado de una selección de las cajas nido cuando las aves pueden elegir entre varias cajas nido disponibles. Por lo tanto, consideramos que las cavidades

naturales no pudieron sesgar la distribución homogénea de los lugares de nidificación disponibles generada por nuestras cajas nido, ni pudieron influir en los patrones observados de distribución espacial de cada especie.

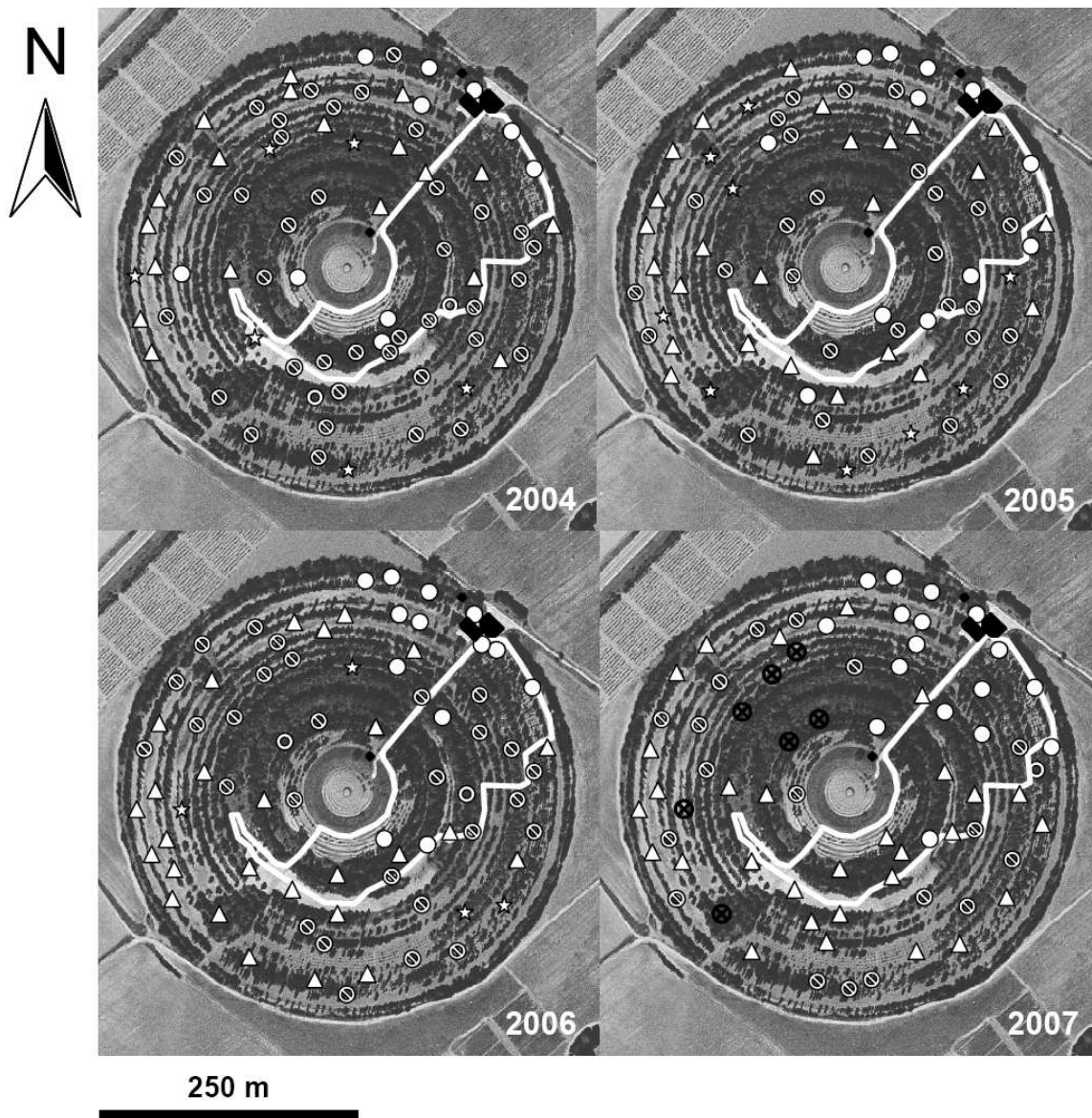


Figura 1. Imágenes del área de estudio, en las que se muestran los caminos de uso recreativo, los edificios y la ocupación de las cajas nido cada año. Cada especie está indicada por diferentes símbolos: círculos blancos (gorriones comunes), triángulos blancos (gorriones molineros), estrellas blancas (carboneros comunes) y anillos blancos (otras especies). Las cajas nido no utilizadas están representadas por círculos blancos con una línea oblicua y las cajas nido no monitorizadas son cruces negras dentro de un anillo. La línea blanca representa los caminos de uso recreativo y los edificios se muestran como rectángulos negros.

En primer lugar identificamos la especie que ocupó cada caja nido revisando semanalmente las cajas nido. Se consideró que una caja nido había sido utilizada por una especie cuando se observó que se había puesto al menos un huevo, independientemente del resultado final de la puesta. En muchas ocasiones identificamos las especies que usaron cada caja nido observando los pollos o los adultos (durante la incubación o el aprovisionamiento del nido), pero tales observaciones fueron imposibles en algunos casos (sobre todo en puestas fracasadas). En estos casos, la identidad de las especies fue deducida inequívocamente por la forma y material del nido, junto con el tamaño y coloración de los huevos.

2.3. Estructura de la vegetación

Estimamos visualmente nueve variables relacionadas con el hábitat en sectores circulares de aproximadamente 11 m de radio alrededor de cada caja nido (Ralph *et al.*, 1996): cobertura de la vegetación del suelo (herbáceas, hojarasca y suelo desnudo), cobertura de especies arbóreas (porcentaje de árboles caducifolios, pinos y cupresáceas), altura media de los árboles (para todas las especies juntas), cobertura de arbustos y altura media arbustiva. También medimos la altura a la que se emplazó cada caja nido (Tabla 1).

Tabla 1. Media \pm SD de las variables utilizadas para caracterizar la localización de las cajas nido. Las unidades de medida se muestran entre paréntesis.

Descripción de las variables	Media \pm SD
<i>Estructura de la vegetación</i>	
Altura de la caja nido sobre el suelo (m)	3.40 \pm 0.49
Cobertura de herbáceas (%)	69.1 \pm 28.3
Cobertura de hojarasca (%)	22.0 \pm 23.8
Cobertura de suelo desnudo (%)	8.8 \pm 12.2
Cobertura de árboles caducifolios (%)	24.2 \pm 22.3
Cobertura de pinos (%)	9.5 \pm 17.7
Cobertura de cupresáceas (%)	17.5 \pm 10.4
Cobertura arbustiva (%)	1.8 \pm 3.8
Altura media arbustiva (m)	0.5 \pm 0.9
Altura media arbórea (m)	8.5 \pm 1.8
<i>Variables espaciales</i>	
Distancia mínima a los caminos con uso recreativo (m)	67.58 \pm 53.65
Distancia mínima a los edificios (m)	134.72 \pm 59.89
Distancia mínima al borde forestal (m)	67.63 \pm 43.09

2.4. Variables espaciales

La actividad humana en nuestra área de estudio estuvo restringida a los caminos y edificios recreativos, por lo que la proximidad de las cajas nido a tales infraestructuras (medida como distancia mínima) puede ser utilizada como indicadora de la intensidad de la perturbación humana. También consideramos los posibles efectos de borde del área de estudio midiendo la distancia mínima entre cada caja y el borde exterior del sector forestal (Tabla 1). Determinamos la localización espacial de las cajas nido y los caminos utilizando un GPS (Garmin 60CS) y fotografías aéreas. La localización espacial de los edificios y bordes forestales se obtuvo delimitando su contorno en una fotografía aérea georreferenciada del área de estudio. Las distancias desde las cajas nido a los edificios, a los caminos y al borde forestal se calcularon con la extensión Nearest Features (v.3.8.a) del programa de SIG ArcView (Jenness, 2004).

2.5. Análisis estadísticos

Usamos un análisis de componentes principales (ACP) para resumir la información contenida en nuestra caracterización multivariante de la estructura de la vegetación alrededor de las cajas nido disponibles. Retuvimos las componentes principales con valores propios (*eigenvalues*) mayores que uno, y sus ejes fueron rotados utilizando el método varimax normalizado para generar componentes interpretables de la estructura de la vegetación. Usamos los factores de puntuación (*factor scores*) de los ejes rotados como medidas sintéticas de la estructura de la vegetación en los análisis posteriores.

Usamos modelos generalizados lineales (GLZ) para analizar si la ocupación de las cajas nido (total y entre especies) fue dependiente de su distancia a las infraestructuras de uso recreativo (edificios y caminos), controlando los posibles efectos confundidores de la estructura de la vegetación y la distancia mínima al borde forestal. Seleccionamos el modelo que mejor predecía la ocupación de las cajas nido por medio de una eliminación selectiva preliminar de las variables menos significativas, siguiendo el procedimiento de Hosmer y Lemeshow's (1989). Se emplearon regresiones logísticas univariantes para cada variable independiente, con un umbral de selección establecido en $P < 0.15$. De este modo, todas las variables seleccionadas fueron incluidas en posteriores procedimientos de regresión logística por pasos (hacia delante y hacia atrás, con un criterio de entrada de $P < 0.15$). Somos conscientes de que la multicolinealidad puede provocar problemas en estos análisis cuando

variables altamente correlacionadas se analizan juntas. Sin embargo, las variables seleccionadas por los análisis univariantes no estuvieron altamente correlacionadas (correlaciones pareadas; todas las $r \leq 0.46$; Tabla 2). Por otro lado, para controlar la posibilidad de que algunos efectos pudieran cambiar entre años, las regresiones por pasos siempre incluyeron las interacciones entre el año y las variables predictoras. De este modo todos los efectos retenidos por los anteriores procedimientos fueron utilizados para encontrar el mejor subconjunto de predictores utilizando una aproximación fundamentada en la teoría de la información. De acuerdo con el Criterio de Información de Akaike corregido para bajos tamaños muestrales (AICc), seleccionamos el conjunto de parámetros más parsimonioso dado el ajuste de los datos y la complejidad del modelo (Johnson y Omland, 2004). El menor AICc es para el modelo que mejor se ajusta a los datos (Hosmer y Lemeshow, 1989) pero nosotros consideramos todos los modelos con $\Delta AICc < 2$ ya que estadísticamente son igualmente probables (Burnham y Anderson 2002). Como estábamos interesados en analizar el significado de las variables explicativas en la valoración de las diferencias entre especies, utilizamos estadísticos de Wald para valorar la significación estadística de los coeficientes de regresión entre especies y de los niveles de ocupación de las cajas nido en los modelos seleccionados.

Tabla 2. Matriz de correlaciones entre las variables espaciales y las componentes principales de la estructura de vegetación de las cajas nido disponibles. Las variables CP1, CP2 y CP3 son las componentes principales de la estructura de vegetación obtenidas mediante ACP (véase una descripción detallada en la Tabla 3).

	DMC	DME	DMB
Distancia mínima a caminos (DMC)			
Distancia mínima a edificios (DME)	0.46***		
Distancia mínima al borde forestal (DMB)	-0.39***	-0.33***	
CP1	-0.01	-0.39***	0.44***
CP2	-0.29**	-0.26**	0.19
CP3	0.18	-0.05	0.10

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$

3. Resultados

3.1. Estructura de la vegetación

El ACP extrajo tres componentes principales que juntas explicaron el 66.11% de la varianza en la matriz de correlaciones de las variables de la estructura de la vegetación alrededor de las

cajas nido (Tabla 3). La variación en la estructura de la vegetación estuvo relacionada principalmente de forma positiva con el desarrollo del estrato arbustivo (CP1 = 24.02%), mientras que las otras componentes de variación estuvieron positivamente relacionadas con la cobertura de hojarasca y negativamente con la cobertura de herbáceas (CP2 = 22.73%), y negativamente con la cobertura de cupresáceas (CP3 = 19.36%; Tabla 3).

Tabla 3. Factores de carga de las variables obtenidas mediante el análisis de componentes principales (ACP) sobre la estructura de la vegetación de las cajas nido disponibles. Se han resaltado en negrita los factores de carga más significativos, superiores a 0.7.

Variables	CP1	CP2	CP3
Cobertura de herbáceas	-0.31	-0.81	-0.39
Cobertura de hojarasca	0.29	0.86	0.11
Cobertura de suelo desnudo	0.14	0.21	0.68
Cobertura de árboles caducifolios	0.70	0.23	-0.41
Cobertura de pinos	-0.53	0.50	0.41
Cobertura de cupresáceas	0.03	-0.01	-0.74
Cobertura arbustiva	0.83	0.11	0.05
Altura media arbustiva	0.82	0.11	0.15
Altura media arbórea	0.26	0.41	-0.58
Altura de la caja nido sobre el suelo	-0.07	0.58	-0.25
Varianza explicada (%)	24.02	22.73	19.36

Rotación varimax normalizada.

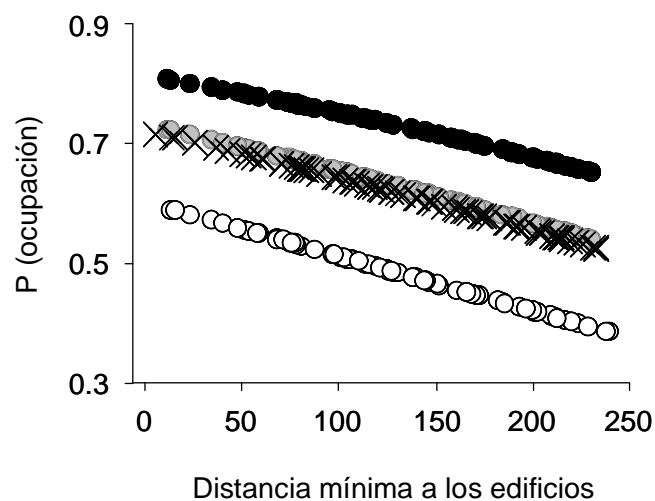


Figura 2. Probabilidad de que una caja nido sea utilizada en función de su proximidad a los edificios cada año (2004 círculos blancos; 2005 círculos grises; 2006 cruces; 2007 círculos negros).

3.2. Modelos de ocupación

3.2.1. Ocupación global de las cajas nido

La ocupación de las cajas nido se incrementó regularmente durante el periodo de estudio, de 48.7% en 2004 a 72.7% en 2007. Hubo solamente un modelo seleccionado (los demás tuvieron $\Delta AICc > 2$), que incluyó el año, la distancia mínima a los edificios y la distancia mínima al borde forestal como variables que mejor explicaban el uso de las cajas nido (Tabla 4).

Tabla 4. Modelos que mejor explican (todos los modelos alternativos con $\Delta AICc > 2$) la ocupación de las cajas nido (total y entre especies). Las diferencias entre especies fueron analizadas de acuerdo con dos aproximaciones diferentes: (a) una aproximación trienal (todas las especies en todos los años excepto en 2007, donde los carboneros comunes no ocuparon ninguna caja nido), y (b) una aproximación cuatrienal (comparando ambas especies de gorriones en todos los años). La contribución y significación estadística de cada variable predictora fue testada como el cambio en la devianza que resulta de comparar el modelo saturado con otro modelo en el que se excluye la variable examinada.

Modelos	Predictores	AICc	w	%Devianza
Modelo de ocupación global				
1.	Año* + Distancia mínima a los edificios** + Distancia mínima al borde**	380.96	0.71	5.14
Modelos entre especies				
<i>(a) Aproximación trienal</i>				
1.	Distancia mínima a los edificios*** + Componente principal 2***	186.08	0.41	28.15
<i>(b) Aproximación cuatrienal</i>				
1.	Distancia mínima a los edificios***	135.12	0.39	33.47
2.	Distancia mínima a los edificios*** + Componente principal 3	135.50	0.33	34.37

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ^(a) Error multinomial y función de vínculo logit: gorrión molinero, gorrión común y carbonero común ^(b) Error binomial y función de vínculo logit: gorrión molinero y gorrión común. AICc: valor del criterio de información de Akaike corregido para bajos tamaños muestrales; w: pesos de Akaike obtenidos a base de comparar todos los modelos posibles; el porcentaje de devianza explicada por el modelo fue calculado como la reducción proporcional de la devianza del modelo testado con respecto al modelo nulo.

La probabilidad de ocupación de las cajas nido se incrementó significativamente entre años, y las cajas nido cercanas a los edificios y al borde forestal tuvieron una mayor probabilidad de ser ocupadas (Fig. 2; Tabla 5).

Tabla 5. Parámetros estimados para las variables predictoras incluidas en los mejores modelos previamente seleccionados para valorar diferencias entre los distintos niveles de ocupación de las cajas nido (total y entre especies). Las diferencias entre especies fueron analizadas de acuerdo con dos aproximaciones diferentes: (a) una aproximación trienal (todas las especies en todos los años excepto en 2007, donde los carboneros comunes no ocuparon ninguna caja nido), y (b) una aproximación cuatrienal (comparando ambas especies de gorriónes en todos los años).

Variabes	Estimadores	SE	Wald	P
<i>Diferencias entre los niveles de ocupación</i>				
Intercepto	1.979	0.507	15.22	<0.001
Año 2004	-0.558	0.209	7.16	0.007
2007	0.504	0.235	4.61	0.032
Distancia mínima a los edificios	-0.006	0.002	6.79	0.009
Distancia mínima al borde	-0.009	0.003	7.55	0.007
<i>Diferencias entre especies</i>				
<i>Parus major- Passer domesticus</i>				
^a Aproximación (a)				
Intercepto	6.788	1.240	29.97	<0.001
Distancia mínima a los edificios	-0.046	0.008	33.10	<0.001
Componente principal 2	-1.706	0.399	18.31	<0.001
<i>Parus major-Passer montanus</i>				
^a Aproximación (a)				
Intercepto	4.474	1.146	15.23	<0.001
Distancia mínima a los edificios	-0.018	0.006	7.90	<0.010
Componente principal 2	-1.078	0.298	13.07	<0.001
<i>Passer domesticus-Passer montanus</i>				
^a Aproximación (a)				
Intercepto	-2.314	0.551	17.62	<0.001
Distancia mínima a los edificios	0.028	0.005	30.53	<0.001
Componente principal 2	0.628	0.288	4.74	0.029
^b Aproximación (b)				
Modelo 1				
Intercepto	-2.341	0.467	25.134	<0.001
Distancia mínima a los edificios	0.028	0.004	40.47	<0.001
Modelo 2				
Intercepto	-2.284	0.453	25.44	<0.001
Distancia mínima a los edificios	0.028	0.004	41.68	<0.001
Componente principal 3	-0.278	0.189	2.16	0.141

^a Función de vínculo logit y error multinomial

^b Función de vínculo logit y error binomial

3.2.2. *Diferencias entre especies*

La comunidad de aves nidificantes en las cajas nido estuvo compuesta, en orden descendiente de abundancia, por gorrión molinero (*Passer montanus*), gorrión común (*Passer domesticus*), carbonero común (*Parus major*), herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*) y chochín (*Troglodytes troglodytes*), pero las últimas dos especies fueron demasiado escasas ($n = 3$ y 2 nidos respectivamente durante los cuatro años) y por lo tanto fueron excluidas de los análisis entre especies (Fig. 3).

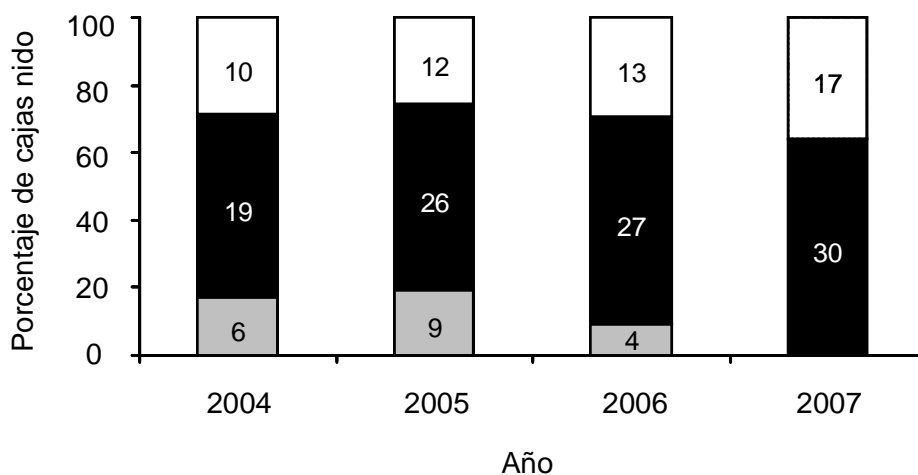


Figura 3. Frecuencia relativa (en porcentaje) de cajas nido ocupadas por gorriones comunes (blanco), gorriones molineros (negro) y carboneros comunes (gris) durante el periodo de estudio (2004-2007). Los tamaños muestrales de cada especie se indican dentro de las barras.

Cuando valoramos las diferencias entre especies, nos enfrentamos al problema de que el último año los carboneros comunes no ocuparon ninguna caja nido, lo que hizo imposible estimar modelos que incluyeran todas las especies en todos los años. Por tanto utilizamos dos estrategias diferentes de selección de modelos. En primer lugar, analizamos el periodo durante el cual las tres especies utilizaron las cajas nido (años 2004-2006, aproximación trienal a partir de ahora). En segundo lugar, valoramos las diferencias entre las dos especies de gorriones durante los cuatro años (aproximación cuatrienal a partir de ahora). Dado que la variable dependiente en estos modelos fue la identidad de la especie de cada caja nido ocupada, usamos una estructura de error multinomial o binomial en cada tipo de aproximación (por medio de una función de vínculo logit).

La aproximación trienal solamente seleccionó un modelo (los alternativos tuvieron

todos $\Delta AICc > 2$), que incluyó la distancia mínima a los edificios y la CP2 de la estructura de la vegetación (Tabla 4) como las variables que mejor explicaron la ocupación de las cajas nido por cada especie. Ambas variables distinguieron entre cajas nido ocupadas por carbonero común con respecto a ambas especies de gorriones, y también discriminaron entre estos últimos. Los gorriones comunes fueron más propensos a ocupar las cajas nido localizadas más cerca de los edificios que los gorriones molineros, y estos últimos fueron más propensos a ocupar dichas cajas nido que los carboneros comunes, controlando estadísticamente un aparente efecto de la cobertura de hojarasca y herbáceas (CP2) sobre la distribución de cada especie entre las cajas nido (Tabla 5; Fig. 4).

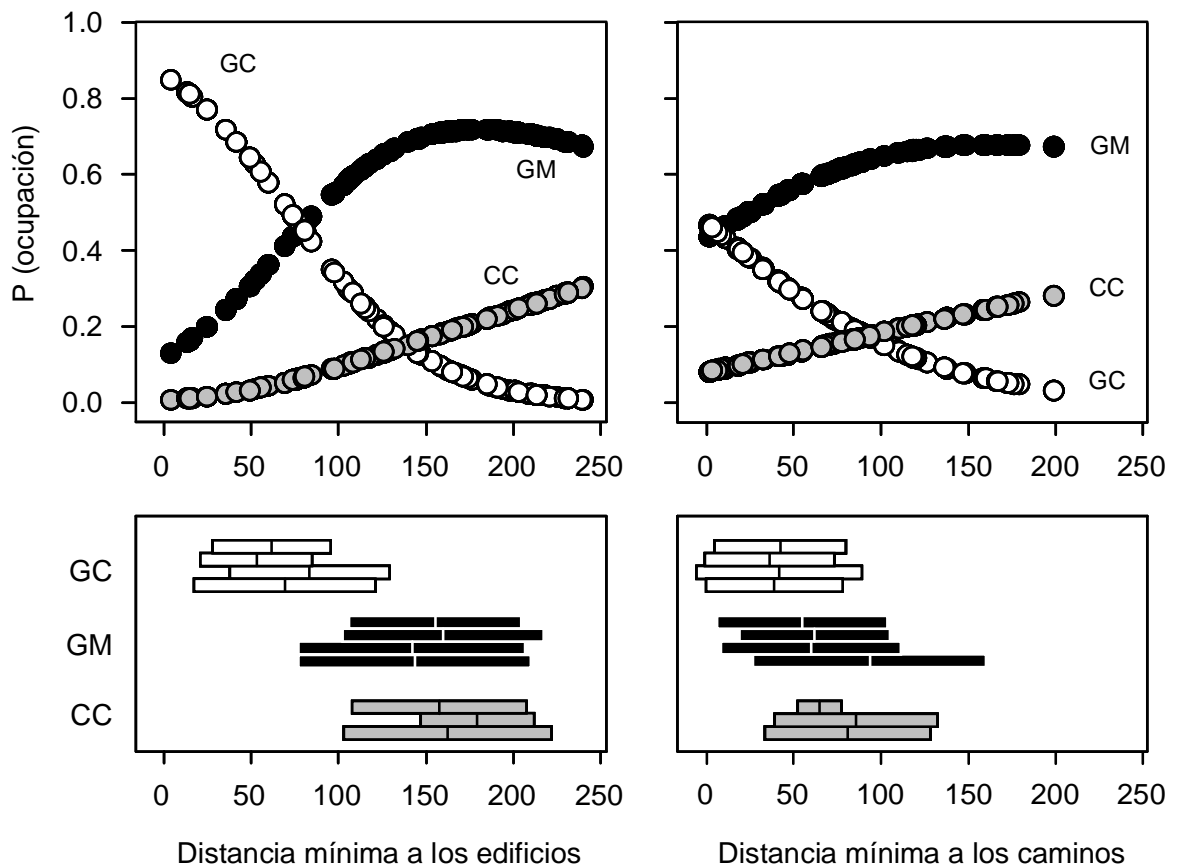


Figura 4. Probabilidad de ocupación de las cajas nido por gorriones comunes (GC), gorriones molineros (GM) y carboneros comunes (CC) en relación a cada una de las variables de interés (proximidad a caminos y edificios), considerando el periodo de estudio 2004-2006. Debajo, las barras muestran las distancias observadas (media \pm SD) para las cajas nido ocupadas por cada una de las especies en cada año de estudio (la barra más baja corresponde al año 2004; los carboneros comunes no ocuparon las cajas nido en el último año).

La aproximación cuatrienal seleccionó dos modelos (el segundo de ellos con $\Delta AICc < 2$ con respecto al primero). Ambos modelos explicaron diferencias en la ocupación de las cajas nido entre gorriones comunes y gorriones molineros (Tabla 4). El primer modelo incluyó sólo la distancia mínima a los edificios, mientras que el segundo modelo incluyó además la CP3 de la estructura de la vegetación, aunque este efecto no alcanzó significación estadística (Tabla 4). La probabilidad de que las cajas nido fuesen ocupadas por gorriones comunes en lugar de gorriones molineros fue mayor a medida que éstas se localizaban más próximas a los edificios (Tabla 5).

Ni la aproximación trienal, ni la cuatrienal incluyeron el año o la distancia mínima a los caminos, como efecto principal o como interacción con otras variables, en los mejores modelos (Fig. 4).

4. Discusión

Nuestros resultados sugieren que la proximidad a los edificios influye tanto en la utilización de las cajas nido en general como en los patrones de selección específicos en una comunidad de aves trogloditas, aunque la estructura de la vegetación también puede jugar un papel secundario en algunos casos. En contra de nuestras expectativas, la proximidad a los edificios incrementó la probabilidad de que las cajas nido fuesen utilizadas, pero también influyó en la distribución de cada especie entre las cajas nido, lo que sugiere la existencia de decisiones asociadas a cada especie sobre la elección de los nidos, relacionadas con la proximidad a los edificios en esta comunidad de aves. Esto último además podría haber ocasionado el patrón general de utilización de las cajas nido.

Otros estudios han encontrado que tanto los edificios como los caminos influyen en la distribución de especies de aves sensibles en los espacios naturales y en pequeños bosques urbanos (Tilghman, 1987; Mason *et al.*, 2007), pero en nuestra área de estudio los patrones de selección de las cajas nido parecen estar más influidos por la proximidad a los edificios que por la localización de los caminos. Ambas variables estuvieron correlacionadas, lo cual es esperable, ya que los edificios son siempre accesibles por caminos. Sin embargo, la proximidad a los edificios siempre explicó mejor la ocupación de las cajas nido. Este resultado sugiere que las especies de aves estudiadas no perciben ninguna amenaza particular por nidificar cerca de los caminos. La perturbación en los caminos fue predecible en nuestra zona de estudio (las visitas se concentraron principalmente durante las mañanas), lo que

podría haber favorecido que las aves se habituaran a la presencia de personas en los caminos (Miller *et al.*, 2001; Eason *et al.*, 2006; Baudains y Lloyd, 2007). Por otro lado, se sabe que ciertas características de los caminos (tales como su anchura) tienen un impacto negativo sobre las aves, ya que pueden incrementar la presencia de ciertos depredadores de nidos (Sinclair *et al.*, 2005). Sin embargo, los caminos de nuestra área de estudio fueron superficies principalmente no pavimentadas y estrechas, las cuales podrían no contrastar suficientemente con el paisaje adyacente como para generar efectos de borde indeseables (Hawrot y Niemi, 1996). Finalmente, otro factor que podría aliviar el impacto de los caminos en nuestra zona es el hecho de que las visitas fueron siempre guiadas y restringidas a los caminos, lo que reduce considerablemente los efectos negativos de estos últimos (Finney *et al.*, 2005).

Los edificios pueden ejercer un impacto más fuerte en las aves que los caminos por diferentes razones, no mutuamente excluyentes, tales como mayores niveles de perturbación humana (la presencia de gente cerca de los edificios es más frecuente que en los caminos), una mayor modificación del hábitat, o la atracción de especies antropófilas tales como el gorrión común. La comparación de la aparente preferencia de cada especie por ciertas cajas nido podría incluso revelar el posible papel de las interacciones interespecíficas en los patrones de ocupación de las cajas nido en esta comunidad de aves. De hecho, la distribución espacial observada de las cajas nido ocupadas por cada especie encaja con sus estilos de vida generales en relación con los procesos de urbanización. El gorrión común se considera una especie que explota los ambientes urbanos, mientras que los carboneros comunes y los gorriones molineros son generalmente vistos como especies que los evitan (Palomino y Carrascal, 2006). Aunque el grado de urbanización en nuestra área de estudio es pequeño, las respuestas específicas de cada especie fueron similares a las observadas en áreas urbanas: los gorriones comunes fueron siempre los más propensos a ocupar las cajas nido localizadas cerca de los edificios. Dicho comportamiento implica una gran tolerancia a la presencia humana en esta especie, un patrón ya registrado (Munro y Rounds, 1985) que coincide con el hecho de que el gorrión común es una especie asociada con las actividades humanas, cuya amplia distribución mundial ha sido favorecida por el hombre (Summers-Smith, 1963). Los gorriones comunes pueden beneficiarse de nidificar en los edificios si éstos les proporcionan lugares de nidificación seguros. Sin embargo, esto no puede explicar la distribución de la especie en nuestra área de estudio, ya que la construcción de estos edificios prácticamente no ofrece lugares de nidificación para los gorriones. Los gorriones comunes pueden asociar también la presencia humana con fuentes de comida fácilmente explotables (McKinney, 2002) o con una

menor presencia de depredadores, pero el significado de estos factores para la selección de las cajas nido en nuestra área de estudio queda pendiente de ser investigado.

Nuestros modelos también indican que los carboneros comunes emplazan sus nidos más lejos de los edificios que los gorriones comunes y que los gorriones molineros. Los carboneros comunes pueden ser menos tolerantes a la influencia humana que los gorriones; por ejemplo, los carboneros comunes afrontan un éxito reproductivo reducido en áreas urbanizadas con respecto a ambientes rurales (Solonen, 2001). En consecuencia, los carboneros comunes pueden percibir los edificios como características del hábitat a evitar, que en caso de ser seleccionadas podrían afectar al resultado de la reproducción. Sin embargo, dicha interpretación está en desacuerdo con el hecho de que el carbonero común es una especie muy común en áreas humanizadas (Clergeau *et al.*, 2006), que puede llegar a ser incluso más tolerante a la presencia humana (de acuerdo con su distancia de huida) que otras especies tan asociadas con los humanos como el mismo gorrión común (Cooke, 1980). De hecho, la densidad de población de carboneros comunes puede incluso incrementarse en áreas sujetas a uso recreativo intenso (Zande *et al.*, 1984). Por lo tanto, parece improbable que los patrones de ocupación de las cajas nido de los carboneros comunes puedan explicarse solo por su reducida tolerancia a la presencia humana. Desde nuestro punto de vista, otros factores tales como los requerimientos ecológicos específicos (recursos de alimentación) o las interacciones interespecíficas (competencia) deberían ser también considerados. El resultado reproductivo de muchas especies de paseriformes está relacionado con la disponibilidad de invertebrados (Johnston, 1993; Field *et al.*, 2008) pero, al contrario que las especies de gorriones, los carboneros comunes son territoriales y fuertemente dependientes de la abundancia de orugas en las áreas más próximas al emplazamiento de sus nidos (Naef-Daenzer, 2000). La alteración del hábitat asociada con los edificios podría por lo tanto resultar en un acceso reducido a las fuentes de alimentación cercanas. Por otro lado, la competencia por los lugares de nidificación, la cual podría ocurrir incluso en áreas donde la disponibilidad de agujeros no es un factor limitante (Gauthier y Smith, 1987), podría ser importante en nuestra área de estudio, porque el número de cajas nido no utilizadas fue disminuyendo durante el periodo de estudio. Además, los gorriones frecuentemente establecen interacciones competitivas asimétricas con los carboneros comunes, en las que los primeros a menudo destruyen los nidos ocupados por los últimos (Krebs, 1971; Barba y Gil-Delgado, 1990; obs. pers.). Dentro de este contexto competitivo, los carboneros comunes podrían ser menos propensos a nidificar cerca de las infraestructuras recreativas porque la perturbación humana

atrae a los gorriones comunes, los cuales pueden desplazar a los carboneros comunes a posiciones más distantes mediante competencia por las cajas nido.

Finalmente, los gorriones molineros ocuparon cajas nido localizadas más lejos de los edificios que las de los gorriones comunes, pero más cercanas a los edificios que las de los carboneros comunes. Ambas especies de gorriones comparten requerimientos alimenticios y de nidificación, lo que puede explicar su preferencia por cajas nido localizadas cerca de los edificios. Sin embargo los gorriones comunes son dominantes y prefieren los edificios (Cordero y Rodríguez-Teijeiro, 1990), lo que podría haber inducido la segregación espacial entre gorriones comunes y gorriones molineros observada en nuestro estudio.

En resumen, nuestros resultados indican que la proximidad a las infraestructuras humanas debería ser considerada como un factor ecológico que influye en la distribución espacial de las aves reproductoras. Dentro de este contexto, la proximidad a los edificios es un factor mucho más importante en nuestra área de estudio que la proximidad a los caminos. La falta de un impacto aparente de los caminos sobre el uso de las cajas nido debe valorarse con precaución, ya que dicho efecto es únicamente interpretable dentro del contexto de nuestra área de estudio y de las especies consideradas. El efecto de los caminos puede ser mucho mayor en otros lugares que estén sujetos a un uso público más intenso, con caminos con otras características (pavimentados o más anchos), y podría además afectar a otras especies, tales como aves con nidos abiertos. No obstante, la disposición espacial de las especies en relación con la proximidad a los edificios parece constituir un tema relevante que podría ser aplicado en el diseño de las áreas recreativas, ya que la dispersión de los edificios podría ayudar a la expansión de las especies asociadas con el hombre a expensas de otras menos tolerantes o competitivas. No solo la perturbación humana directa y los cambios en el hábitat, sino también la variación en la intensidad de las interacciones interespecíficas, deberían ser consideradas cuando se valoran los efectos de las infraestructuras de uso recreativo sobre las comunidades de aves.

Agradecimientos

Nos gustaría dar las gracias a E. Fernández-Juricic y J. Pérez-Tris por la revisión crítica de este manuscrito. Este estudio fue financiado por el Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (IMIDRA, Proyecto de Investigación FP06-DR4). C. Remacha trabajó en el IMIDRA con una beca durante los tres primeros años de estudio. Nos gustaría también agradecer los valiosos comentarios de tres revisores anónimos y del editor.



III

Capítulo III. Efectos de la proximidad de caminos con uso recreativo sobre los parámetros reproductivos del gorrión molinero *Passer montanus*.

Carolina Remacha, Javier Pérez-Tris, Concepción Salaberria y Juan Antonio Delgado

Resumen

El uso recreativo en los espacios naturales puede contribuir al desarrollo local sostenible, pero también puede provocar impactos sobre la flora y la fauna. Para reconciliar las expectativas de los visitantes con la conservación, la gestión debe basarse en el conocimiento detallado de los efectos que las actividades recreativas pueden tener sobre diferentes especies. Estudiamos varios parámetros reproductivos de un passeriforme troglodita, el gorrión molinero *Passer montanus*, en cajas nido localizadas en dos áreas naturales con actividades educativas al aire libre. El uso recreativo en ambas áreas consiste en tours de escolares guiados a través de caminos. Valoramos el efecto de borde asociado con el uso recreativo testando los efectos de la proximidad de las cajas nido a los caminos sobre los parámetros reproductivos de los gorriones. El éxito reproductivo de las parejas reproductoras disminuyó a medida que se reducía la distancia de las cajas nido a los caminos, aunque la calidad de los pollos no se vio afectada. El número total de huevos puestos, así como el número total de pollos volantones y la productividad (número de volantones dividido por el número de huevos) disminuyó cerca de los caminos, mientras que la probabilidad de que un nido fracasara se incrementó. No obstante, el efecto negativo de la proximidad de los caminos sólo lo encontramos en una de las dos áreas de estudio. Nuestros resultados apoyan la idea de que la proximidad a los caminos puede afectar a la reproducción de los passeriformes trogloditas, pero también muestran que la manifestación de tales efectos puede depender de la localidad. Por lo tanto, el impacto sobre la fauna de las actividades recreativas desarrolladas en la naturaleza puede ser difícil de predecir, de modo que una gestión eficaz dirigida a la conservación requerirá investigaciones específicas sobre las causas y la extensión espacial de la perturbación existente a escala local.

Abstract

Nature-based recreation may contribute to sustainable development, but it may also cause negative impacts on wildlife. To reconcile conservation and visitor expectations, management should be based on detailed knowledge of the effects of recreational activities on different species. We studied breeding performance of a small cavity-nesting passerine, the tree sparrow *Passer montanus*, in nest boxes located in two natural areas used for educational outdoor activities. In both areas, recreation consists of school tours guided through recreational trails. We assessed the edge effect associated to recreation by testing effects of nest box proximity to recreational trails on breeding parameters. Breeding success but not offspring quality decreased near trails. Total number of eggs laid, total number of fledglings and productivity (number of fledglings divided by number of eggs) decreased near trails, while the probability of nest failure increased near trails. However, the negative effect of proximity to trails was found in one of the two study areas alone. Our results support the view that proximity to trails may affect the breeding performance of cavity-nesting passerines, but they also show that such effects may be site-dependent. Therefore, the impact of nature recreation on wildlife can be difficult to predict, and effective conservation management will require specific research on the proximate causes and the spatial extent of disturbance at a local scale.

Remacha, C., Pérez-Tris, J., Salaberria, C. & Delgado, J.A. 2010. Effects of proximity to recreational trails on the breeding performance of a cavity-nesting passerine. Manuscrito enviado.

1. Introducción

El ocio al aire libre está incrementando su popularidad, particularmente entre las personas que viven en las ciudades. Si se gestionan correctamente, las actividades recreativas que se ofrecen a los visitantes de los espacios naturales pueden contribuir al desarrollo sostenible en regiones donde las prioridades de conservación limitan otros usos del territorio. Sin embargo, cada vez existen más evidencias de que la presencia humana en áreas naturales puede afectar negativamente a la fauna de varias maneras, como por ejemplo induciendo cambios en el comportamiento de los individuos (Stankowich y Blumstein, 2005), disminuyendo su éxito reproductivo (Ruhlen *et al.*, 2003; Müllner *et al.*, 2004; Ellenberg *et al.*, 2006; Murison *et al.*, 2007), reduciendo su cuidado parental (Verhulst *et al.*, 2001; Bouton *et al.*, 2005; McGowan y Simons, 2006; Kight y Swaddle, 2007), o interfiriendo con la selección de sus lugares de nidificación (Kolbe y Janzen, 2002; Spencer, 2002; Yasué y Dearden, 2006a). Por lo tanto, un uso recreativo no regulado de las áreas naturales tiene el potencial de anular los esfuerzos de conservación, y podría provocar eventualmente que las actividades se volvieran insostenibles.

Aunque tanto las comunidades locales como los visitantes y gestores pueden estar de acuerdo en la necesidad de gestionar adecuadamente el uso recreativo de las áreas naturales, los impactos que generan los visitantes sobre la fauna son raramente monitorizados, lo que hace difícil obtener la información necesaria para definir una gestión efectiva (Hadwen *et al.*, 2007). Estudios recientes han mostrado que los efectos de la perturbación pueden variar de acuerdo con el tipo y la intensidad de las actividades humanas (Naylor *et al.*, 2009), pero muchos modelos actuales de gestión de la perturbación no tienen en cuenta esta variación. Por otro lado, existe la idea convencional de que los caminos ayudan a restringir la dispersión de los visitantes, lo que contribuye a reducir los impactos recreativos sobre la fauna (Finney *et al.*, 2005). Sin embargo, la naturaleza y extensión de los efectos de la perturbación asociados con los caminos recreativos apenas han sido analizadas. Por ejemplo, las especies pueden mostrar gran variación en el modo en que responden a la proximidad de los caminos. De hecho, se sabe que algunas especies incrementan su número gradualmente a medida que aumenta la distancia desde los caminos, mientras que otras especies muestran patrones espaciales opuestos (Hickman, 1990; Benninger-Truax *et al.*, 1992; Dickens *et al.*, 2005; Palomino y Carrascal, 2007; Xiu-long *et al.*, 2009).

Otro elemento que limita nuestra comprensión de los efectos de los caminos sobre la fauna es el modo en que se miden dichos impactos. Gran parte de la investigación sobre este tema se ha centrado en las respuestas comportamentales inmediatas de los animales ante la

presencia humana, usando la distancia de huida (la distancia a la que un individuo promedio de la especie huye de una persona que se le aproxima) como distancia umbral de la extensión del impacto (Fernández-Juricic *et al.*, 2001; Blumstein *et al.*, 2003; Whitfield *et al.*, 2008). Sin embargo, la distancia de huida no refleja necesariamente la verdadera extensión espacial de la influencia humana, porque esta distancia depende en gran medida del estado de los individuos, dependiente a su vez de su condición física, su grado de habituación a la presencia humana, o de la actividad que estén llevando a cabo cuando son perturbados (emparejamiento, reproducción, alimentación, etc.; Tarlow y Blumstein, 2007). Además, aunque los comportamientos antidepredatorios pueden suponer costes (por ejemplo los relacionados con la interrupción de actividades vitales; Lima y Dill, 1990), estamos lejos de saber cómo impactan estos costes sobre la eficacia biológica de los individuos. De acuerdo con esta idea, el estudio de las consecuencias reproductivas de criar en la proximidad de caminos puede arrojar más luz sobre el impacto real del ocio que los análisis de respuestas comportamentales inmediatas de los individuos.

Varios estudios que han investigado los patrones espaciales del impacto de las actividades recreativas sobre la reproducción de diferentes especies han encontrado resultados muy distintos. Mientras que algunos estudios no encuentran efectos de la proximidad de los caminos sobre la selección de los nidos o el éxito reproductivo (Merkle, 2002; Lindsay *et al.*, 2008), otros registran efectos tanto positivos como negativos (Miller *et al.*, 1998; Miller y Hobbs, 2000). Hay dos explicaciones posibles para esta falta de consenso. La primera de ellas es que obviamente los caminos pueden implicar diferentes impactos sobre los parámetros reproductivos de diferentes especies (los distintos estudios suelen utilizar diferentes especies modelo). Sin embargo, una explicación alternativa, raramente considerada, es el hecho de que el uso recreativo puede variar de muchas maneras entre localidades. Estas diferencias pueden causar variación en los patrones espaciales de los efectos de los caminos, haciendo difícil generalizar los resultados obtenidos de una localidad a otras localidades incluso cercanas. Desde este punto de vista, el análisis del efecto de los caminos de uso recreativo en dos localidades distintas sobre los parámetros reproductivos de la misma especie puede ayudarnos a entender no sólo si criar cerca de estos caminos tiene consecuencias reproductivas para las especies, sino también si tales consecuencias son equivalentes en diferentes áreas naturales donde la especie se enfrente con redes de caminos recreativos.

En este trabajo estudiamos la variación en los parámetros reproductivos de un paseriforme que utiliza cavidades para nidificar, el gorrión molinero *Passer montanus*, en relación a la proximidad de sus nidos a los caminos recreativos. Nuestro estudio comprende

dos áreas naturales donde el acceso público está sometido a un control estricto, de acuerdo con el cual a los visitantes se les permite caminar solamente dentro de las redes de caminos. Mediante la localización de cajas nido a diferentes distancias de los caminos, podemos investigar el efecto de la proximidad de los caminos sobre diferentes parámetros reproductivos, desde la selección de las cajas nido y la inversión reproductiva inicial, al número y características fenotípicas de los pollos volantones. Si criar cerca de los caminos tiene consecuencias negativas para los gorriones molineros, esperamos encontrar una ocupación más tardía y un peor resultado reproductivo en las cajas nido localizadas más cerca del camino. Mediante el estudio de dos áreas naturales diferentes, tuvimos la oportunidad de investigar si los impactos negativos esperados de la proximidad a los caminos en los parámetros reproductivos de los gorriones son similares o cambian entre localidades.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Estudiamos las poblaciones reproductoras de gorrión molinero en dos áreas recreativas separadas entre sí 18 km, localizadas aproximadamente a 30 km al noreste de Madrid (centro de España). Las localidades se denominan “El Encín” (a partir de ahora EE) y “El Caserío del Henares” (CH) y fueron seleccionadas porque su uso público está casi completamente restringido a tours guiados a través de las redes de caminos, lo que nos permite utilizar la proximidad a los caminos como un indicador fiable de la intensidad de la perturbación humana.

La localidad EE es un bosque de 14 ha incluido en el Instituto de Investigación IMIDRA (Alcalá de Henares, 40° 31' N, 3° 18' O). Este bosque fue plantado hace aproximadamente 40 años sobre terrenos agrícolas y actualmente es un terreno forestal que se encuentra rodeado de campos de cereales. La vegetación consiste en una mezcla de árboles caducifolios y perennes, incluyendo olmos (*Ulmus* sp.), álamos (*Populus* sp.), falsas acacias (*Robinia pseudoacacia*), cipreses (*Cupressus arizonica* y *C. sempervirens*), y pinos (*Pinus halepensis* y *P. pinea*). El sustrato arbustivo está escasamente desarrollado y lo componen arbustos de zarzamora (*Rubus* sp.), majuelos (*Crataegus monogyna*) y rosales silvestres (*Rosa* sp.). El bosque ha sido utilizado como área recreativa desde 2002, cuando fue iniciada una actividad educativa llamada “Explora el Encín”. Este programa consiste en tours guiados en los que los escolares pasean por los caminos acompañados por monitores que les muestran la

flora y fauna local, y se aseguran de que los visitantes permanezcan dentro de las áreas designadas. El tráfico motorizado por los caminos recreativos no está permitido, y la mayor parte de los caminos usados en la actividad (> 80%) están sin pavimentar, estando tan solo cubiertos con una mezcla de virutas de madera y cortezas para prevenir el crecimiento de vegetación. Aparte de los tours guiados, la presencia de gente está limitada a la de unos pocos trabajadores que realizan tareas forestales de mantenimiento cuando son necesarias.

La localidad CH es un área de terrenos de cultivo abandonados localizada dentro de una zona protegida (“Parque Regional del Sureste”, San Fernando de Henares, 40° 25’ N, 3° 28’ O). La restauración de antiguas explotaciones de grava a lo largo del río Henares ha dado lugar a la formación de unas pocas lagunas en el área, actualmente utilizadas para la observación de aves acuáticas. La vegetación se caracteriza por un mosaico de parches forestales dominados por tarayes (*Tamarix* sp.) y herbáceas con árboles caducifolios escasos y diseminados (sobre todo álamos *Populus* sp.). El área fue tradicionalmente utilizada para la ganadería, pero desde 1999 se dedica al uso recreativo. La actividad recreativa llevada a cabo en CH es similar a la de EE (tours guiados de escolares), y los caminos de uso recreativo están también sin pavimentar. Las principales diferencias entre ambas localidades son que en CH se permite de forma limitada el tráfico motorizado (aunque está restringido al guarda forestal y unos pocos propietarios) y que la frecuencia de visitas es mayor en EE (alrededor de 600 visitantes al mes) que en CH (alrededor de 300 visitantes al mes).

2.2. Seguimiento de las cajas nido

Seguimos 75 cajas nido en EE y 60 cajas nido en CH. Las cajas nido fueron colgadas en ramas a una altura de entre 2.5 y 4 metros, separadas entre sí aproximadamente 25 metros, y a diferentes distancias desde los caminos recreativos (Fig. 1). Determinamos la localización espacial de las cajas nido y los caminos usando dispositivos GPS y fotografías aéreas. Las distancias mínimas desde las cajas nido a los caminos de uso recreativo (a partir de ahora distancia a los caminos) fueron obtenidas utilizando la extensión Nearest Features (v.3.8a) para el software ArcView (Jenness, 2004) y variaron entre 0 y 190 m, aunque más del 80% de las cajas nido se localizaron en los primeros 100 m desde el camino (media \pm SD: EE 60.58 \pm 47.17 m, CH 54.12 \pm 45.97 m).

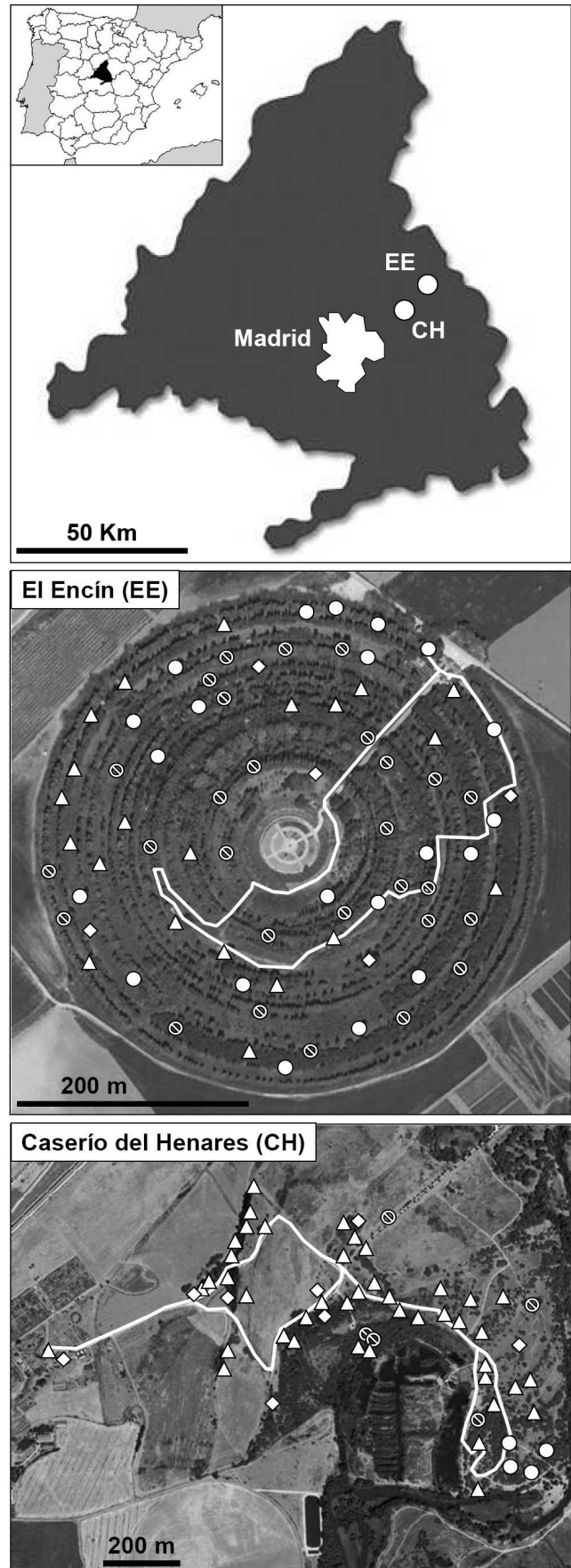


Figura 1. Localización de las dos áreas de estudio (El Encín y el Caserío del Henares) al noreste de la Comunidad de Madrid, en el centro de España (sombreado en negro en el mapa pequeño), y distribución espacial de las cajas nido en cada localidad. Los gráficos muestran las cajas nido ocupadas por los gorriones molineros, distinguiendo entre las cajas nido para las que se obtuvo el resultado reproductivo final (triángulos) y aquellas para las que sólo se pudo determinar la ocupación (rombos). También se muestran las cajas nido que fueron ocupadas por otras especies (círculos) o permanecieron sin ocupar (círculos con una línea oblicua). Las líneas blancas representan los caminos con uso recreativo.

Al comienzo de abril de 2005, inspeccionamos cada caja nido al menos una vez por semana para encontrar las ocupadas por gorrión molinero. Nuestro objetivo fue investigar si la proximidad a los caminos influye sobre el resultado reproductivo total de las cajas nido monitorizadas desde abril hasta julio. En los gorriones molineros, este resultado reproductivo total dependerá en primer lugar del número de puestas producidas. Las puestas dobles típicamente se producen en las cajas nido que son ocupadas al principio de la estación. Sin embargo, pueden encontrarse puestas únicas tanto en cajas nido tempranas (si la pareja reproductora no pone una segunda puesta en la caja) como en cajas tardías (cuando la pareja reproductora no tiene tiempo de producir una segunda puesta). Los adultos no fueron capturados, y por tanto no pudimos distinguir algunas posibles segundas puestas de primeras puestas tardías (algunas parejas reproductoras podrían haber puesto su primera puesta en una caja pero haberse movido a otra caja nido para producir segundas puestas o puestas de reposición; Sasvári y Hegyi, 1994). Por lo tanto, medimos el resultado reproductivo total en cada caja nido, considerando la suma de ambos intentos reproductivos en el caso de las dobles puestas. Aunque algunas parejas reproductoras podrían haber distribuido su resultado reproductivo total entre dos cajas nido, esto no suele ser frecuente, y por lo tanto creemos que la caja nido, más que la pareja reproductora o la puesta, es la unidad muestral apropiada para nuestro análisis del resultado reproductivo a diferentes distancias del camino.

Para cada caja nido, anotamos la fecha de inicio de cada puesta (1 de abril = 1), el número total de huevos puestos en la caja (sumando ambas puestas en el caso de las puestas dobles), el número total de pollos volantones (consideramos que un pollo se desarrolló con éxito si sobrevivió hasta los 11 días), y la productividad total (calculada como el número total de volantones dividido por el número total de huevos puestos). Algunas cajas nido ocupadas no pudieron ser seguidas durante todo el periodo reproductor. Para 12 cajas nido, obtuvimos datos del número total de huevos puestos pero no del número total de volantones, y para una caja nido no registramos ningún dato completo. Estas cajas nido fueron excluidas de los análisis de los parámetros reproductivos.

El fracaso total de la nidada es poco frecuente en nuestras poblaciones de estudio (solo el 13% de los intentos de cría acabaron sin producir descendencia). Por lo tanto, para analizar la variación en el éxito o fracaso del nido clasificamos las cajas nido como exitosas, si todas las nidadas de la caja nido produjeron al menos un volandero, o fracasadas, si al menos una nidada fracasó completamente. Somos conscientes de que las cajas con puestas dobles podrían tener mayor probabilidad de tener al menos un fracaso total que las cajas con puestas únicas. Sin embargo, este no fue el caso en nuestro estudio (5 de 28 en puestas únicas y 10 de 39 en

puestas dobles; test exacto de Fisher $P = 0.56$).

Para medir la calidad de la descendencia, pesamos a los pollos (error ± 0.01 g) y medimos su longitud de tarso (error ± 0.01 mm) a la edad de 11 días (Sánchez-Aguado, 1983). Por otra parte, usamos los residuos de una regresión lineal entre la masa de los pollos sobre la longitud del tarso ($R^2 = 0.26$; $F_{1,305} = 104.64$; $P < 0.001$) como índice de condición física (Brown, 1996).

2.3. Análisis estadísticos

En primer lugar, para valorar si los gorriones molineros utilizan la proximidad a los caminos como clave para seleccionar o evitar las cajas nido, analizamos el orden de ocupación de las cajas nido en relación con la proximidad a los caminos. Utilizamos la fecha de puesta del primer huevo como indicador del momento de ocupación de la caja nido, y dividimos el periodo de ocupación de las cajas nido en periodos más pequeños de cinco días (en adelante pentadas). Para cada pentada, promediamos las distancias observadas al camino de (1) las cajas nido ocupadas por los gorriones molineros y de (2) las cajas nido disponibles, aquellas que permanecen sin ocupar durante esa pentada (las cajas nido ocupadas por otras especies fueron consideradas como no disponibles). Después de esto, calculamos la diferencia entre las distancias a los caminos de las cajas nido ocupadas por gorrion molinero y las disponibles. Comparamos estas diferencias de distancia observadas con las obtenidas aleatoriamente mediante 1.000 simulaciones de Monte Carlo del patrón de ocupación de las cajas nido. En estas simulaciones, tanto el número de cajas nido disponibles como el número de cajas nido ocupadas por gorriones molineros durante cada pentada fueron iguales al observado. Determinamos si las diferencias en la distancia observada fueron estadísticamente diferentes de las esperadas por azar por medio del estadístico Z.

Analizamos el efecto de la proximidad a los caminos sobre el éxito reproductivo de las parejas, medido a través del número total de huevos puestos, el número total de pollos volantones producidos y la productividad, utilizando para ello modelos generales lineales (GLM). La distancia a los caminos y la fecha de puesta fueron transformadas a sus logaritmos para cumplir los requisitos de normalidad. Ambas variables fueron también estandarizadas (para que tuvieran media = 0 y desviación estándar = 1) para evitar que la escala de las covariables afectase a la estimación de los efectos principales. Analizamos la variación en el éxito de los nidos en relación con la distancia a los caminos utilizando modelos lineales

generalizados (GLZ) con una estructura del error binomial y una función de vínculo logit.

Usamos modelos generalizados mixtos (GLIMMIX macro en el programa SAS) para analizar la variación en la calidad de la descendencia (peso, longitud del tarso y condición física) en relación con la distancia de las cajas nido al camino recreativo. Controlamos los posibles efectos familiares incluyendo la caja nido y la identidad de la nidada (distinta para dos nidadas de la misma caja) como factores aleatorios. También controlamos los posibles efectos de la variación estacional y el número de hermanos sobre la calidad de los pollos incluyendo la fecha de puesta y el tamaño de la pollada como covariables cuando contribuían significativamente a explicar la variación en los índices de calidad de la descendencia. Los grados de libertad fueron calculados usando la aproximación de Satterthwaite (Littell *et al.*, 2006).

En todos los análisis del éxito reproductivo de las parejas y la calidad de los pollos, consideramos el efecto general de la localidad (incluyéndolo como factor fijo) así como la posible variación local de los efectos de la proximidad a los caminos (testando las interacciones entre localidad y distancia). Las interacciones no significativas fueron eliminadas del modelo. En cambio, cuando la interacción entre localidad y distancia al camino fue estadísticamente significativa, testamos los efectos de la distancia al camino dentro de localidades encajando el efecto de la covariable dentro del factor localidad, y observando posteriormente los efectos específicos de cada localidad en el modelo.

3. Resultados

3.1. Ocupación de las cajas nido

El gorrión molinero ocupó el 85% de las cajas nido en CH y el 35% en EE (Fig. 1). Dicha diferencia no fue debida a la saturación de las cajas nido por otras especies en EE, donde éstas solo ocuparon el 28% (principalmente por el gorrión común *Passer domesticus* y en menor frecuencia el carbonero común *Parus major* y el herrerillo común *Cyanistes caeruleus*; véase el capítulo II). En CH, otras especies (carboneros comunes y herrerillos comunes) tan solo ocuparon 4 cajas nido (Fig. 1).

En general, el patrón temporal de ocupación de las cajas nido en relación con la proximidad al camino no fue diferente de uno aleatorio. Solamente hacia el final del periodo de ocupación, algunas diferencias en las distancias entre las cajas nido ocupadas por gorrión molinero y las disponibles se desviaron significativamente de lo esperado de acuerdo con una

selección de cajas nido aleatoria con respecto a la distancia al camino. Sin embargo tales desviaciones fueron en direcciones opuestas en cada localidad de estudio y se detectaron con un tamaño muestral muy bajo. En EE, la última caja nido en ser ocupada por el gorrión molinero estuvo más lejos de los caminos de lo esperado (Fig. 2). En CH, las cuatro parejas reproductoras que pusieron huevos durante el penúltimo periodo de cinco días ocuparon cajas nido que estaban situadas en promedio más cerca del camino de lo esperado (Fig. 2).

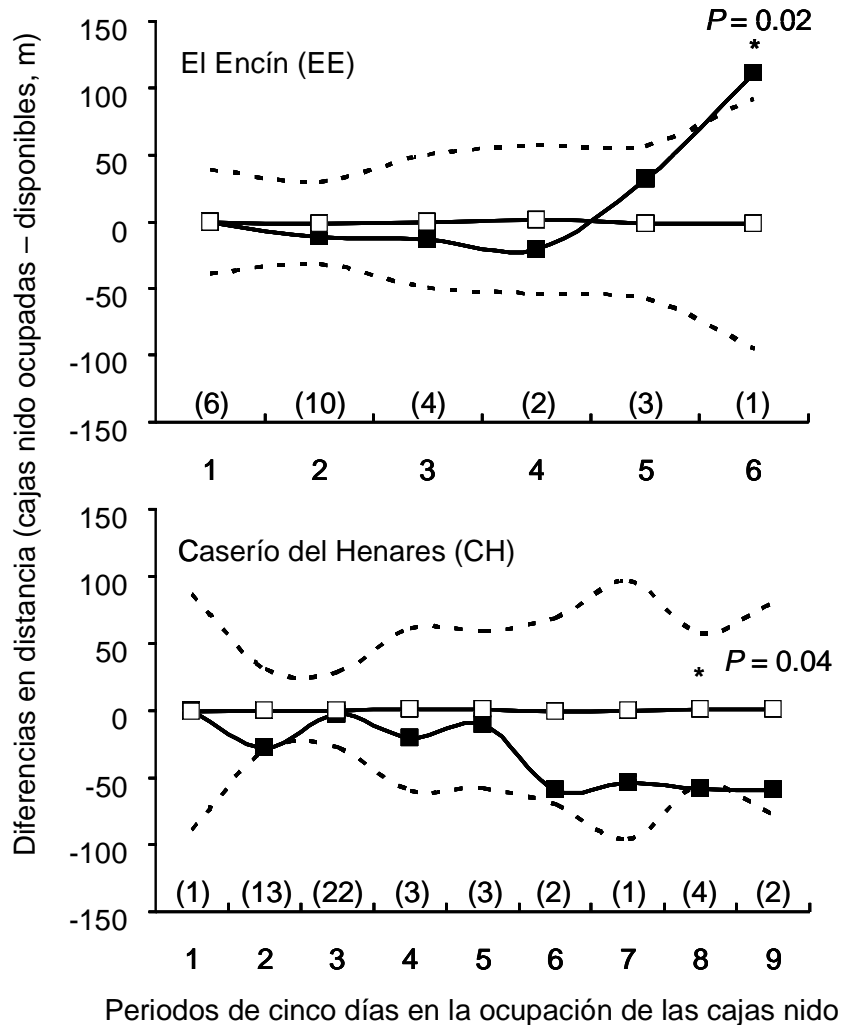


Figura 2. Diferencia promedio en la distancia al camino entre las cajas nido ocupadas por gorrión molinero y las disponibles durante cada pentada en el periodo de puestas (cuadrados negros y línea continua), comparado con la diferencia promedio en un proceso de selección aleatoria obtenida mediante 1.000 simulaciones de Monte Carlo de la ocupación de las cajas nido (cuadrados blancos y línea continua). Las líneas discontinuas indican el intervalo de confianza al 95% de las diferencias aleatorias, obtenidas de las simulaciones. Las desviaciones significativas de las expectativas aleatorias se indican con valores de P que provienen de estadísticos Z . El número de cajas nido ocupadas durante cada pentada se muestra entre paréntesis.

3.2. Efectos de la proximidad de los caminos sobre el éxito reproductivo

El número total de huevos puestos en cada caja disminuyó a medida que se retrasaron las fechas de puesta (Tabla 1). Este efecto estuvo obviamente asociado con la existencia de nidadas dobles solamente en las cajas nido que se ocuparon temprano (véase más abajo). Entre localidades no encontramos una variación significativa en el número total de huevos puestos en cada caja nido. Sin embargo, la proximidad de las cajas nido a los caminos contribuyó a explicar la variación en el número total de huevos, aunque este efecto cambió entre localidades (Tabla 1). El número total de huevos puestos en cada caja nido aumentó a medida que se incrementaba la distancia al camino en EE (efecto de la distancia: $\beta = 0.21$, $P = 0.048$), pero no encontramos ningún efecto en CH ($\beta = -0.11$, $P = 0.300$; Fig. 3). Por otro lado, el número total de huevos dependió en primer lugar del número de puestas (Regresión lineal: $R^2 = 0.73$; $F_{1,62} = 170.34$; $P < 0.001$) y también del tamaño medio de puesta ($R^2 = 0.28$; $F_{1,62} = 24.67$; $P < 0.001$). Sin embargo, en EE ni el tamaño promedio de puesta ($R^2 = 0.15$; $F_{1,19} = 3.30$; $\beta = 0.38$; $P = 0.085$) ni la probabilidad de hacer una segunda puesta (GLZ con error binomial: $\chi^2_{(1)} = 2.42$; $P = 0.120$ controlado el efecto de la fecha de puesta $\chi^2_{(1)} = 26.84$; $P < 0.001$) se vieron influidas por la proximidad a los caminos. Por lo tanto, la disminución del número total de huevos en las cajas ubicadas cerca de los caminos no pudo ser explicada solo por cambios en alguna de estas variables.

Tabla 1. Resultados de los modelos generales lineales para el análisis de la variación del número total de huevos puestos, el número total de pollos volantones y la proporción de huevos que produjeron volantones con éxito (productividad), en relación con la fecha de puesta del primer huevo, la localidad y la distancia mínima desde las cajas nido a los caminos recreativos. La interacción entre localidad y distancia a los caminos fue testada en todos los modelos.

	Número de huevos			Número de volantones			Productividad		
	β	$F_{1,59}$	P	β	$F_{1,59}$	P	β	$F_{1,59}$	P
Fecha de puesta del primer huevo (log)	-0.60	33.77	< 0.001	-0.58	34.67	< 0.001	-0.26	4.91	0.031
Localidad		0.14	0.706		0.08	0.780		2.59	0.113
Distancia al camino (log)		0.82	0.369	0.19	3.50	0.066		2.09	0.153
Localidad \times distancia		4.92	0.030		14.03	< 0.001		7.65	0.008

El número total de pollos volantones producidos en cada caja nido disminuyó en las puestas más tardías, y no varió significativamente entre localidades (Tabla 1). Registramos un efecto de la proximidad de las cajas nido al camino sobre el número total de volantones, aunque dicho efecto cambió entre localidades. De este modo, encontramos un efecto positivo

marginalmente significativo de la distancia a los caminos sobre el número de volantones, y una interacción significativa entre la localidad y la distancia a los caminos (Tabla 1). Las cajas nido produjeron más pollos volantones a medida que se alejaban del camino en EE (efecto de la distancia: $\beta = 0.35$, $P < 0.001$), pero no encontramos ninguna tendencia significativa en CH ($\beta = -0.15$, $P = 0.140$; Fig. 3).

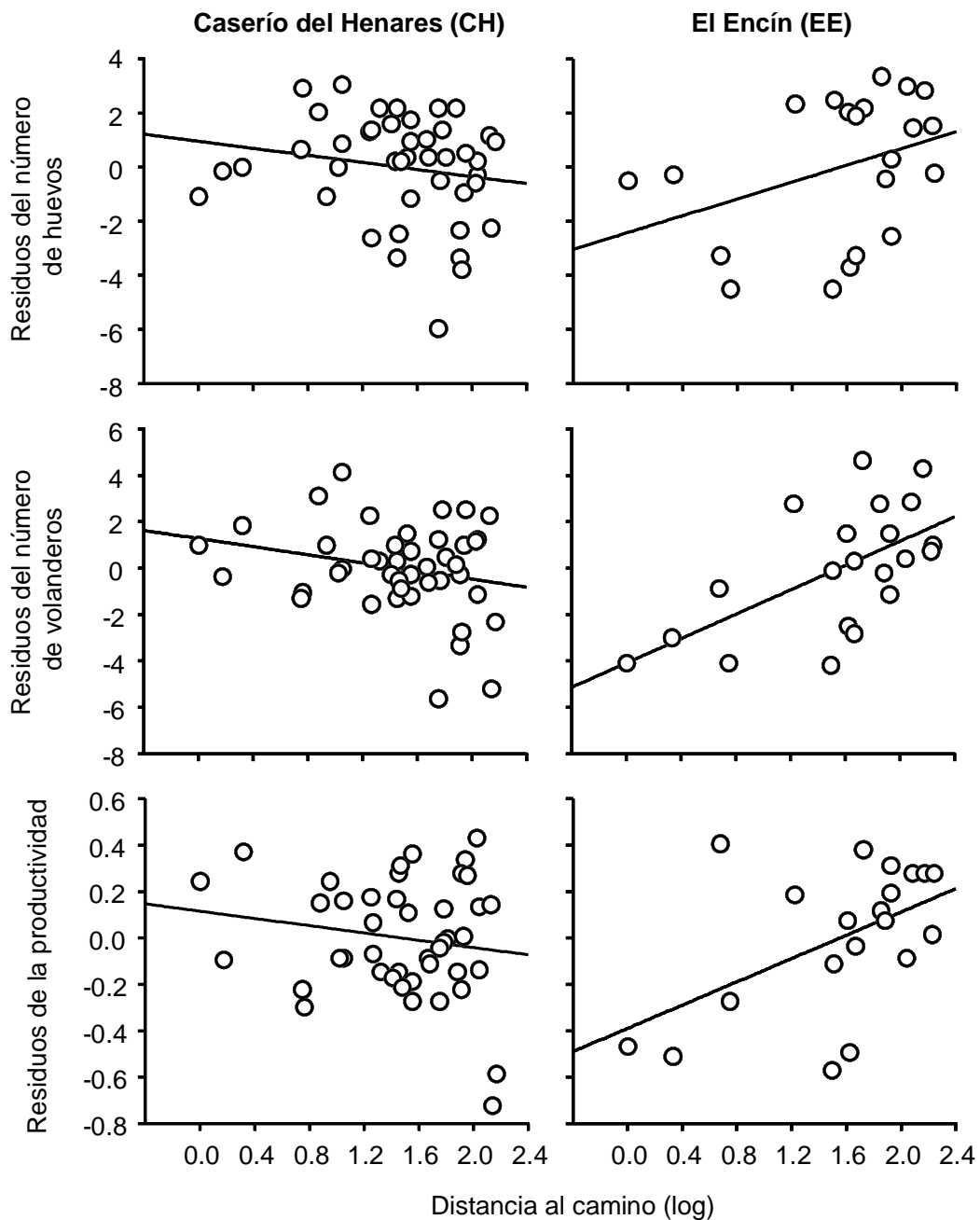


Figura 3. Relaciones entre la proximidad a los caminos y el número total de huevos puestos en la caja nido, el número total de pollos volantones (los que sobrevivieron hasta los 11 días) y la proporción de huevos que generaron volantones (productividad) en cada localidad. Para cada variable se muestran los valores residuales obtenidos al controlar los efectos de la localidad y la fecha de puesta del primer huevo en un GLM.

La productividad (la proporción de huevos puestos que produjeron pollos volantones) también disminuyó en las puestas más tardías, y no varió significativamente entre localidades (Tabla 1). De nuevo, encontramos un efecto de la proximidad de las cajas nido a los caminos en la productividad que cambió entre localidades, tal y como muestra una interacción significativa entre localidad y distancia al camino (Tabla 1). La productividad en las cajas nido aumentó a medida que éstas se ubicaban más lejos de los caminos en EE ($\beta = 0.32$, $P = 0.009$), pero no en CH ($\beta = -0.12$, $P = 0.296$; Fig. 3).

Encontramos un efecto de la proximidad de las cajas nido al camino sobre la probabilidad de registrar algún fracaso, aunque el efecto cambió entre localidades (interacción localidad por distancia: $\chi^2_{(1)} = 5.04$; $P = 0.024$). Las cajas nido tuvieron una mayor probabilidad de registrar al menos un fracaso a medida que disminuía su distancia a los caminos en EE ($\chi^2_{(1)} = 6.85$; $P = 0.009$), pero no encontramos ningún efecto en CH ($\chi^2_{(1)} = 0.35$; $P = 0.554$; Fig. 4).

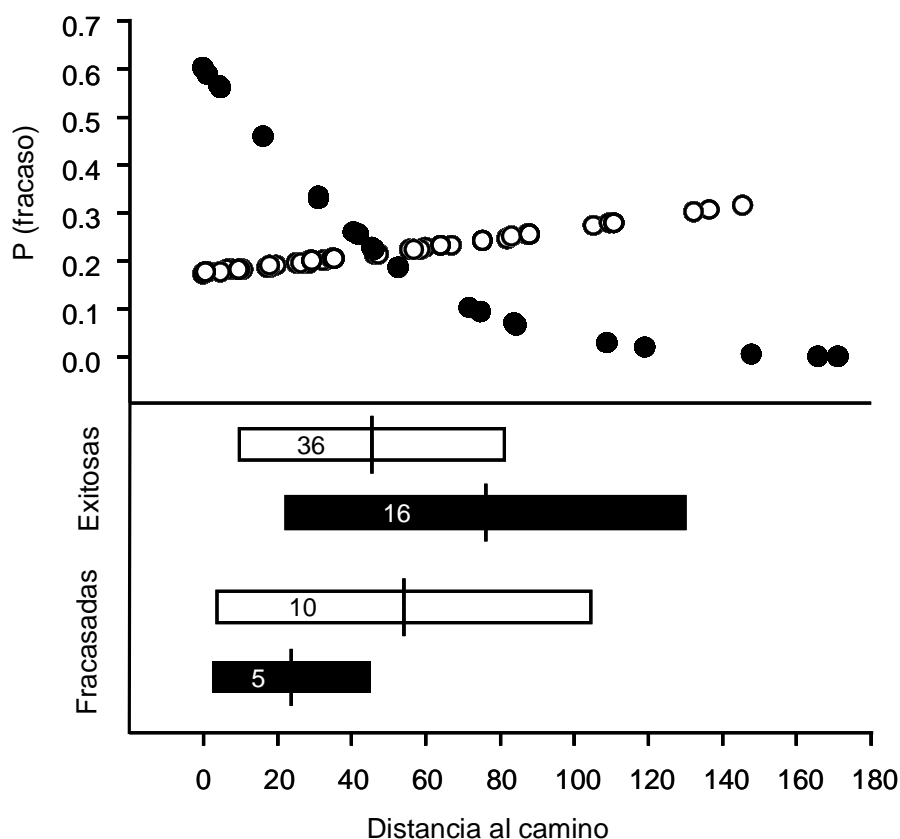


Figura 4. Probabilidad predicha de registrar algún fracaso reproductivo total en una caja nido en relación con su distancia al camino (en la parte superior). En la parte inferior se muestran las distancias observadas al camino (media \pm SD) para las cajas nido que fueron completamente exitosas y las que sufrieron algún fracaso. El número dentro de las barras representa los tamaños muestrales. Las dos zonas de estudio se diferencian con distintas tramas (Caserío del Henares: círculos y barras blancos; El Encín: círculos y barras negras).

3.3. Efectos de la proximidad de los caminos sobre la calidad de la descendencia

El peso corporal y la condición física de los pollos volantones disminuyeron a través de la estación reproductora y se correlacionaron negativamente con el tamaño de pollada. Sin embargo, el tamaño de los pollos volantones (medido como la longitud del tarso) no estuvo correlacionado con la fecha de puesta o el tamaño de pollada (Tabla 2). Tampoco encontramos ninguna asociación significativa entre la proximidad a los caminos y la calidad de la descendencia medida por el peso, la longitud de tarso y la condición física de los volantones (Tabla 2).

4. Discusión

Comúnmente se asume que la proximidad a los caminos recreativos puede afectar al resultado de la reproducción de los animales que habitan las áreas naturales sometidas a uso recreativo. Sin embargo, la manifestación y extensión de tales efectos generalmente resulta desconocida, si es que se investiga explícitamente. Nuestro estudio sobre la reproducción de gorriones molineros en dos áreas recreativas muestra que la proximidad a los caminos puede tener efectos negativos sobre la reproducción de las aves silvestres. Las parejas de gorrión molinero pusieron menos huevos, criaron en total menos pollos, tuvieron menor productividad y fueron más propensas a registrar algún fracaso a medida que criaron más cerca de los caminos. Sin embargo, tales efectos negativos pudieron ser identificados tan solo en una de las dos localidades.

No encontramos evidencias de que los gorriones molineros seleccionaran las cajas nido en función de su distancia a los caminos. Este resultado parece descartar la posibilidad de que el menor éxito reproductivo observado en nuestro estudio fuera causado porque ciertas parejas seleccionaran o se vieran forzadas a criar cerca de los caminos. Si la selección del hábitat tiene como finalidad maximizar la eficacia biológica, la elección de los lugares de nidificación debería estar fundamentada en claves que reflejaran con fiabilidad la calidad del hábitat (Fretwell y Lucas, 1970). Sin embargo, si las claves que utilizan las aves para valorar la calidad del hábitat apenas se encuentran disponibles durante el periodo de selección del hábitat, se puede producir una selección no ideal de los lugares de nidificación (Orians y Wittenberger, 1991). Esta selección de hábitat no ideal es típica de poblaciones naturales que se enfrentan con actividades humanas impredecibles en el momento de la selección de hábitat porque solo se manifiestan cuando ya se han asentado en sus territorios de cría (Arlt y Pärt, 2007), lo que puede ser un suceso común en áreas naturales recreativas.

Tabla 2. Resultados de Modelos Generalizados Mixtos (GLIMMIX macro de SAS) para el análisis de la variación en los índices de calidad de los volantones (peso, longitud del tarso y condición física) entre localidades y en relación con la distancia mínima de las cajas nido a los caminos. Los efectos familiares y de la caja nido fueron considerados en los análisis incluyendo la identidad de la pollada y de la caja nido como factores aleatorios. Los efectos de la fecha de puesta y el tamaño de pollada fueron también incluidos cuando contribuyeron significativamente.

	Peso			Longitud del tarso			Condición física				
	Estimador	g.l.	F	P	g.l.	F	P	Estimador	g.l.	F	P
Localidad		1, 58	0.31	0.579	1, 30.4	1.44	0.239		1, 63.8	0.02	0.876
Distancia al camino		1, 62.8	0.07	0.786	1, 32.2	0.72	0.403		1, 67.2	0.37	0.544
Localidad × distancia				n.s.			n.s.				n.s.
Fecha de puesta	-0.09	1, 60.4	74.5	< 0.001			n.s.	-0.06	1, 56	55.62	< 0.001
Tamaño de la pollada	-0.38	1, 84.3	6.04	0.016			n.s.	-0.49	1, 89.8	11.66	0.001

Criar cerca de los caminos afectó negativamente al éxito reproductivo de las parejas de gorrión molinero en EE. Este efecto fue parcialmente debido a un descenso en el número total de huevos puestos en las cajas nido más cercanas al camino, lo que limitó el número de pollos que podrían ser criados. Sin embargo, la variación en el número de huevos puestos en la caja no fue suficiente para explicar la disminución del éxito reproductivo en relación con la proximidad al camino. La reducción parcial de la nidada (como consecuencia tanto de fracasos en la eclosión como de la mortalidad de los pollos) también contribuyó a reducir el número total de pollos volantones, tal y como muestra el hecho de que una menor proporción de huevos produjeran pollos volantones cerca de los caminos. Además, el efecto negativo de la proximidad de las cajas nido al camino sobre el éxito reproductivo total fue agravado por una mayor probabilidad de registrar al menos un fracaso completo de reproducción en las cajas nido próximas al camino. Por otro lado, los gorriones adultos aparentemente no transfirieron los costes de criar cerca de los caminos a su descendencia criando pollos de menor calidad (Godfray, 1995).

Los impactos negativos de los caminos recreativos sobre la fauna pueden deberse tanto a la presencia humana como a la alteración del hábitat. Sin embargo, en nuestro estudio los patrones de ocupación de las cajas nido por los gorriones molineros no parecen indicar que las parejas perciban las áreas cercanas al camino como hábitats de peor calidad cuando seleccionan sus territorios de cría. Por lo tanto, el efecto de los caminos sobre el éxito reproductivo se podría explicar mejor como consecuencia de un impacto impredecible de la perturbación humana sobre las parejas reproductoras ya asentadas. Los caminos de uso recreativo pueden atraer depredadores generalistas (Hickman, 1990; Miller *et al.*, 1998), lo que unido a la presencia de personas en los caminos puede inducir frecuentes comportamientos antidepredatorios en las aves reproductoras. Si el riesgo de depredación percibido por los padres reduce las tareas de vigilancia y cuidado del nido, las aves podrían acabar sufriendo mayores tasas de depredación en sus nidos, así como mayores fracasos de eclosión o mortalidad de los pollos (Leseberg *et al.*, 2000; Yasué y Dearden, 2006b; Langston *et al.*, 2007; Murison *et al.*, 2007).

Resulta interesante resaltar que hemos encontrado efectos negativos cerca de los caminos en una especie como el gorrión molinero, que en principio se considera tolerante a la perturbación humana. El gorrión molinero demuestra un marcado carácter antrópico, gracias al cual ha llegado a ser una especie ampliamente distribuida por todo el mundo, generalmente asociada con los humanos (Summers-Smith, 1963; Vepsäläinen *et al.*, 2005). Además, las especies que anidan en cavidades probablemente perciben un menor riesgo de depredación

ante un mismo evento de perturbación humana que las que lo hacen en nidos abiertos, ya que sus nidos están menos expuestos a los depredadores (Martin, 1995; Fontaine *et al.*, 2007). Por lo tanto, nuestros resultados deberían alertar a los gestores sobre la posibilidad de que otras especies que son más sensibles a las actividades humanas puedan verse más afectadas si crían cerca de caminos recreativos (Fernández y Azkona, 1993; Fletcher *et al.*, 1999; González *et al.*, 2006; Bisson *et al.*, 2009), al tiempo que subrayan el interés que puede tener utilizar especies comunes y abundantes para documentar los efectos del uso recreativo sobre la fauna.

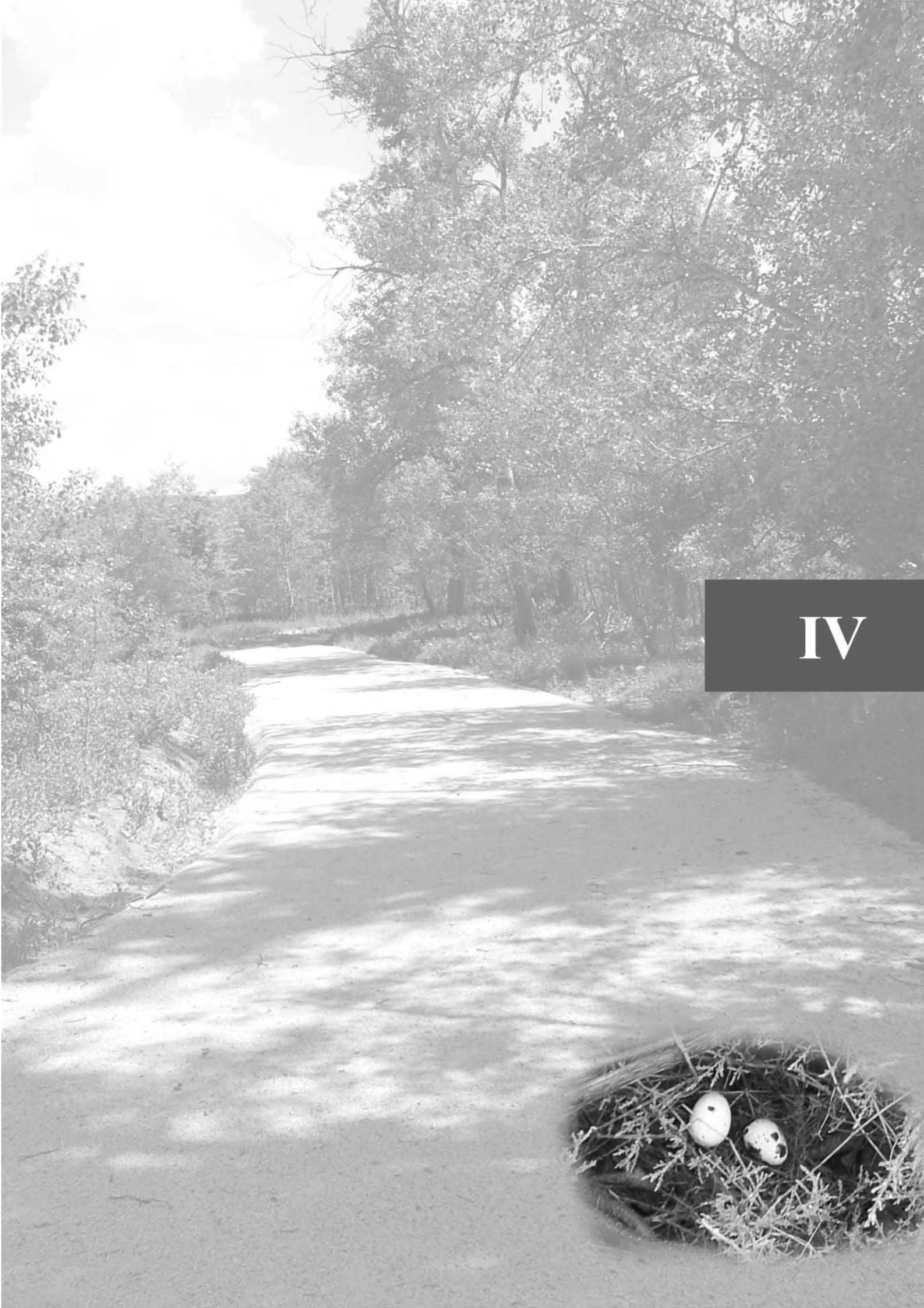
No conseguimos registrar ningún efecto de la proximidad de las cajas nido a los caminos sobre los parámetros reproductivos del gorrión molinero en una de nuestras dos zonas de estudio. Otros estudios similares no han encontrado tampoco efectos de la proximidad de los caminos sobre el éxito reproductivo (Lindsay *et al.*, 2008; Smith-Castro y Rodewald, 2010). Tales resultados negativos son a menudo interpretados como indicativos de elevados niveles de tolerancia a los humanos de las especies estudiadas (Beale y Monaghan, 2005; Blumstein *et al.*, 2005). Nuestro estudio de dos localidades muy próximas (tanto que puede considerarse que los gorriones implicados pertenecen a la misma población biológica) muestra que las diferencias entre sitios pueden jugar también un papel importante en la tolerancia de las especies, así como en determinar si los caminos recreativos impactan o no sobre la fauna. Estamos lejos de conocer cuáles son los factores ambientales que podrían explicar las diferentes respuestas de los gorriones molineros a la proximidad de los caminos en nuestras localidades de estudio. Sin embargo, se podría decir que el riesgo de depredación percibido puede variar entre ambas si las características del hábitat asociadas con la valoración del riesgo de depredación difieren (Medeiros *et al.*, 2007; Murison *et al.*, 2007) o si lo hacen los niveles de presencia humana asociados con cada localidad (Giese, 1996; Yasué y Dearden, 2006a). De hecho, en nuestro estudio encontramos efectos en la localidad con mayor uso recreativo, aunque no siempre mayores frecuencias de visitantes se relacionan con un menor éxito reproductivo de las aves afectadas (Bolduc y Guillemette, 2003). Además, es también posible que la comunidad de depredadores o competidores pueda variar entre las localidades alterando el comportamiento del gorrión molinero (Skagen *et al.*, 2001). Por ejemplo, los gorriones comunes ocuparon varias cajas nido en EE, donde prefirieron criar cerca de los edificios limitando aparentemente la selección de cajas nido llevada a cabo por los gorriones molineros (Remacha y Delgado, 2009; véase el capítulo II). Este suceso no tuvo lugar en CH, donde los gorriones comunes no ocuparon ninguna caja nido. Cualquiera que sea la explicación para las diferencias entre ambas localidades, nuestros resultados apoyan la idea de que la gestión recreativa requiere de estudios locales que puedan ayudar a identificar los

procesos que dirigen el impacto negativo del uso recreativo y sus patrones espaciales (Beale, 2007).

Los gestores de uso recreativo son cada vez más conscientes de la importancia de los efectos de la perturbación humana asociada con el ocio, aunque no existen suficientes estudios específicos sobre la extensión espacial del impacto de las actividades recreativas (Merkle, 2002). La distribución espacial de los visitantes puede no solo determinar la cantidad de hábitat que está realmente disponible para la fauna silvestre (Mallord *et al.*, 2007). De acuerdo con nuestros resultados, puede también crear heterogeneidad en la distribución local de los resultados reproductivos, lo que en nuestro estudio queda ilustrado por un menor éxito reproductivo cerca de los caminos de uso recreativo. Esta observación merece la atención de los gestores, que pueden encontrarla útil para corregir impactos de redes de caminos ya establecidas y mejorar el diseño de las actividades recreativas futuras en las áreas naturales. Por ejemplo, la colocación de setos a lo largo de los caminos puede ayudar tanto a ocultar a la gente de la fauna como a incrementar los refugios cerca de los caminos, dos efectos que combinados pueden reducir sustancialmente el riesgo de depredación percibido por los animales (Ikuta y Blumstein, 2003). Sin embargo, nuestros resultados también hacen énfasis en el hecho de que los impactos recreativos pueden variar mucho entre localidades. Por lo tanto, una gestión del uso recreativo efectiva requerirá de investigación específica dirigida a entender las causas y la extensión espacial de la perturbación a escala local, lo que permitirá que se adapten estrategias para corregir los posibles impactos de los caminos.

Agradecimientos

Nuestra investigación fue financiada por el Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (IMIDRA: proyecto FP06-DR4 a JD, y una beca a CR), por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (proyecto CGL2007-62937/BOS, a JP), y por la Universidad Complutense de Madrid (beca de colaboración a CS).



IV

Capítulo IV. Depredación de nidos artificiales en los alrededores de los senderos con uso recreativo: ¿efecto del camino o de su uso?

Carolina Remacha, Juan Antonio Delgado y Javier Pérez-Tris

Resumen

El uso recreativo de los espacios naturales está frecuentemente regulado por redes de caminos que, por otro lado, fragmentan el paisaje y pueden afectar a la distribución, reproducción y supervivencia de la fauna. Los bordes ecológicos se han asociado comúnmente con mayores tasas de depredación. Sin embargo, la presencia humana puede alterar estos patrones, ya que suele afectar al comportamiento tanto de las presas como de los depredadores. En este trabajo estudiamos si los patrones de depredación de nidos artificiales varían en relación con la distancia a los caminos y el uso recreativo de los mismos en dos espacios naturales cuyo uso recreativo está regulado. Durante la primavera de 2008, distribuimos en cada localidad 72 nidos artificiales, con dos huevos de codorniz cada uno, a diferentes distancias de caminos con o sin uso recreativo. Para identificar posibles cambios en la comunidad de depredadores en relación con la cercanía o el uso de los caminos, en 52 de los nidos sustituimos uno de los huevos por otro igual relleno de escayola. Analizamos la probabilidad de depredación y el tiempo de supervivencia de los nidos en función de la proximidad y el uso recreativo del camino, controlando el efecto de la localidad así como el de posibles variables confundidoras como el grado de camuflaje y la estructura de la vegetación alrededor del nido. Ni la probabilidad de depredación ni el tiempo de supervivencia variaron entre caminos con o sin uso recreativo, y tampoco variaron a diferentes distancias de cada tipo de camino. Sí detectamos, sin embargo, (1) una mayor probabilidad de depredación por aves lejos de los caminos, (2) un efecto positivo del camuflaje de los nidos sobre su supervivencia y (3) un efecto de la estructura de la vegetación alrededor del nido sobre los patrones de depredación. Nuestros resultados indican que la presencia de caminos puede alterar los patrones de depredación de nidos modificando la incidencia de distintos tipos de depredadores a distintas distancias del camino. Sin embargo, dicho resultado parece estar más relacionado con un efecto de borde del propio camino que con la influencia del uso recreativo de los caminos que, estando regulado e implicando una baja frecuencia de visitas (como ocurre en nuestro estudio), no parece modificar de modo relevante la exposición natural de los nidos a la depredación.

Abstract

Recreational use in natural areas is often regulated by trail networks that fragment the landscape and can affect the distribution, reproduction and survival of animals. For example, ecological edges have been commonly associated with higher predation rates. However, human presence can alter these patterns since it usually alters behaviour of both prey and predators. We analysed if predation patterns of artificial nests vary in relation to the distance and recreational use of trails in two natural areas with controlled recreational use. During the spring in 2008, we distributed in each locality 72 artificial nests, baited with two quail eggs, at different distances from trails that either were or were not used for recreation. To identify changes in the composition of the community of predators related to the proximity or the use of the trails, in 52 nests we replaced one of the eggs by an identical egg filled with clay. We analysed the probability of nest predation and the survival time of the nests in relation to the proximity and type of use of the trails. In these analyses, we controlled for the effects of the locality and other possible confounding variables, such as nest concealment and vegetation structure around the nest. Neither nest predation probability or nest survival time changed between trails with or without recreational use, nor they varied at different distances to the trail. Nevertheless, we found (1) a higher proportion of nests predated by birds farther from trails, (2) a positive effect of nest concealment on nest survival, and (3) an effect of vegetation structure on predation patterns. Our results show that trails can alter nest predation patterns by changing the activity of different types of predators at different distances from trails. However, such results seem to be caused by an edge effect of the trail rather than by the influence of recreational use of the trails. Therefore, controlled recreational use (such as the restricted access and low visitor frequency that managers applied in our study areas) seems not to alter the natural exposure of nests to predation.

Remacha, C., Delgado, J.A. & Pérez-Tris, J. 2010. Artificial nest predation around recreational trails ¿human presence or trail effect? Manuscrito.

1. Introducción

La mayoría de las actividades humanas llevan asociados cambios en el paisaje que fragmentan los hábitats y generan bordes (Lindenmayer y Fischer, 2006). Estos bordes son transiciones abruptas a lo largo de los gradientes ambientales, que pueden provocar cambios en la composición de especies y en los patrones ecológicos, cuya magnitud y tendencia dependerá de las características del hábitat y de las actividades que en él se desarrollan (Lahti, 2001; Batáry y Báldi, 2004).

El uso recreativo de áreas naturales es una actividad con una creciente demanda social, que requiere un seguimiento y control adecuado para evitar el deterioro ambiental de las zonas visitadas. Los gestores de uso público suelen utilizar redes de senderos para concentrar a los visitantes, intentando con ello minimizar el impacto que una presencia humana descontrolada tendría sobre la fauna y la flora (Vaske *et al.*, 1995; Finney *et al.*, 2005). Sin embargo los caminos modifican la estructura original del hábitat donde se localizan, generando bordes que en ocasiones atraen especies exóticas, generalistas o depredadoras (Hickman, 1990; Benninger-Truax *et al.*, 1992; Zegers *et al.*, 2000; Dickens *et al.*, 2005; Xiu-long *et al.*, 2009). Por otro lado, el tipo e intensidad del uso o las características de los caminos pueden influir en la manifestación y severidad de estos impactos (Pickering *et al.*, 2010). Actividades recreativas como las rutas a pie o en bicicleta se desarrollan habitualmente en las redes de caminos de los espacios naturales, donde pueden ocasionar tanto impactos directos (por erosión y compactación del terreno; Liddle, 1991; Gómez-Limón y De Lucio, 1995) como indirectos (por influencia de la presencia humana; Knight y Cole, 1995).

El uso recreativo de los caminos puede alterar la dinámica de las poblaciones animales también a través del efecto de los visitantes sobre la fauna. Muchos animales huyen de las personas porque nos consideran depredadores potenciales (Frid y Dill, 2002), mientras que otros son atraídos por las actividades humanas (Marzluff y Neatherlin, 2006). Así pues, la presencia humana en los caminos podría favorecer o perjudicar a diferentes especies o individuos en función de su tolerancia (Fernández-Juricic, 2000; Palomino y Carrascal, 2007; Sorace y Gustin, 2009). Por todo ello, la presencia de caminos con uso recreativo podría ejercer una notable influencia sobre los procesos ecológicos que se desarrollan en su entorno si modifica la distribución y abundancia de los depredadores, lo que influiría en la dinámica de las poblaciones animales (Winter *et al.*, 2000; Benson *et al.*, 2010). En líneas generales, los mamíferos se consideran menos tolerantes a las actividades humanas que las aves (Sauvajot *et al.*, 1998, Miller y Hobbs, 2000). Además, aves y mamíferos utilizan diferentes claves para la

búsqueda de sus presas (visuales y olfativas, respectivamente; Rangen *et al.*, 2000). Estas diferencias pueden provocar que respondan de distinta manera a la perturbación inducida por la presencia humana y a la alteración del hábitat (Nour *et al.*, 1993; Sauvajot *et al.*, 1998; Bolger *et al.*, 1997), o que su papel depredador se vea afectado por la presencia o el uso de los caminos.

Teniendo en cuenta que la depredación de los nidos es una de las principales causas de fracaso durante la reproducción en muchas especies de aves (Ricklefs, 1969), para poder realizar una gestión adecuada del uso recreativo se hace necesario profundizar en cómo el uso público de los caminos puede alterar los patrones naturales de depredación asociados al propio camino. Distintos estudios han encontrado tasas de depredación de nidos mayores (Miller *et al.*, 1998) o menores (Gering y Blair, 1999; Miller y Hobbs, 2000; Leightona, 2010) en la cercanía de caminos, una discrepancia que podría deberse en parte a la confusión de los efectos de borde causados por los caminos con los efectos debidos a su uso recreativo. En principio, los efectos de los caminos con uso recreativo podrían atribuirse a la presencia de los caminos (ya que alteran el hábitat generando bordes), a la presencia humana, o a la combinación de ambos efectos. Por ello, la separación de estos factores podría ayudarnos a aclarar la naturaleza de los patrones de depredación relacionados con las actividades recreativas.

En este trabajo utilizamos nidos artificiales para estudiar el efecto de la proximidad a los caminos sobre el riesgo de depredación, diferenciando caminos con y sin uso recreativo y controlando al mismo tiempo el efecto de la estructura de la vegetación y la visibilidad del nido. Aunque la utilización de nidos artificiales no permite estimar correctamente las tasas de depredación que soportan los nidos naturales en la misma región (Martin, 1987), sí consigue detectar las mismas tendencias en relación con variables que afectan a la tasa de depredación (Wilson *et al.*, 1998). Además, su uso permite manipular variables tan determinantes del patrón de depredación como la distribución espacial y temporal de los nidos, y también controlar la variación en su contenido (que puede determinar tanto su detectabilidad como su atractivo para los depredadores).

En primer lugar, esperamos que la presencia de los caminos altere las tasas de depredación de los nidos en sus proximidades a través de un efecto de borde. Sin embargo, también esperamos que la tendencia de este efecto sea diferente en caminos con y sin uso recreativo, ya que suponemos que la presencia de depredadores poco tolerantes a las actividades humanas será menor en las proximidades de los caminos con uso recreativo. Para analizar estos patrones, controlamos el efecto de factores que pueden influir en la depredación

de nidos, como la estructura de la vegetación (Díaz y Carrascal, 2006) y el grado de camuflaje del nido (Holway, 1991). También comprobamos si la magnitud del efecto de estos últimos factores varía con respecto a la distancia al camino o a su uso recreativo, ya que si todos los nidos se vuelven más vulnerables (por ejemplo cerca de los caminos o cuando éstos están sometidos a uso recreativo, debido a posibles cambios en la comunidad de depredadores) se espera que las variables ambientales pierdan influencia sobre la probabilidad de fracaso por depredación. Para comprender todos estos efectos, también exploramos los posibles cambios en la incidencia de diferentes tipos de depredadores sobre los nidos en relación con la presencia de caminos y con su uso recreativo.

Con el análisis conjunto de los efectos de la distancia y el tipo de uso del camino no solo nos proponemos comprobar si cada una de estas variables tiene un efecto independiente sobre los patrones de depredación de nidos (su probabilidad de depredación o su tiempo de supervivencia). Además, perseguimos comprobar si el uso recreativo de los caminos altera de alguna manera los efectos que la presencia de los propios caminos pueda tener sobre el proceso de depredación. En otras palabras, queremos investigar si la tendencia o la magnitud del efecto de borde de los caminos depende de si éstos están o no sometidos a uso recreativo.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Estudiamos dos zonas de ribera del centro de España, Soto del Henares (Alcalá de Henares, 40° 31' N, 3° 17' O, en adelante Alcalá) y soto de El Caserío del Henares (San Fernando de Henares, 40° 25' N, 3° 28' O, en adelante San Fernando). Ambas zonas tienen una estructura de vegetación similar, en la que predominan los bosques de ribera con tarayes (*Tamarix sp.*) y álamos (*Populus sp.*) como especies principales. El acceso público está controlado en ambas zonas, y su uso recreativo está regulado a través de visitas guiadas por los caminos, lo que genera un régimen de perturbación espacialmente controlado, localizado en ciertos caminos. Ambas zonas comparten una fauna variada de depredadores potenciales de nidos, entre los que destacan algunas aves como la urraca (*Pica pica*) y otros córvidos, y roedores como la rata común (*Rattus norvegicus*) o el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*), así como otros mamíferos (zorro, *Vulpes vulpes*, jabalí, *Sus scrofa*, comadreja, *Mustela nivalis*, mapache, *Procyon lotor*, etc.) y reptiles (como la culebra bastarda, *Malpolon monspessulanus* o el lagarto ocelado, *Timon lepidus*).

2.2. Distribución de los nidos.

Para analizar la influencia del uso recreativo de los caminos sobre la depredación de los nidos, seleccionamos dos tipos de caminos en cada una de las zonas: (1) caminos con uso recreativo, por los que se permite el tránsito y circulan las visitas guiadas, y (2) caminos sin uso recreativo, que no tienen visitantes de modo habitual. Para evaluar la extensión espacial del efecto de borde asociado con el camino, tuvimos en cuenta que la mayoría de los efectos de borde sobre la tasa de depredación de nidos se detectan en un radio de 50 metros desde el borde, perdiéndose más allá de esa distancia (Paton, 1994). Por esta razón, colocamos los nidos a lo largo de tres transectos paralelos a los caminos (Fig. 1), ubicados (1) entre la vegetación del borde del camino (distancia media final desde el camino \pm SD = 2.69 ± 2.08 m), (2) a una distancia intermedia (aproximadamente a 30 m del camino, distancia media final = 32.13 ± 12.15 m), y (3) lejos de los caminos (aproximadamente a 60 m, distancia media final = 59.55 ± 17.35 m).

Entre el 12 y el 13 de mayo de 2008, distribuimos 72 nidos artificiales en cada localidad, intentando mantener el mismo número de nidos en cada transecto (aproximadamente 12 nidos por transecto) y guardando una distancia mínima entre nidos de 25 metros (Fig. 1). Cada nido contuvo dos huevos frescos de codorniz japonesa *Coturnix japonica* de origen comercial. Colocamos cada nido en el campo directamente sobre el suelo, en una pequeña depresión hecha en el terreno. Para evitar dejar rastros que pudieran alterar la detectabilidad o el atractivo de los nidos para los depredadores, siempre utilizamos guantes de látex al manipular los huevos, e identificamos la ubicación de los nidos con etiquetas situadas en la vegetación al menos a un metro de distancia. Durante la colocación y revisión de los nidos seguimos rutas alternativas, para evitar generar caminos artificiales por el tránsito repetido que pudieran guiar a los depredadores hasta los nidos.

Para identificar a los principales tipos de depredadores implicados en nuestro estudio, en 52 de los nidos (distribuidos uniformemente con respecto a los tratamientos) sustituimos uno de los huevos frescos por otro igual relleno de escayola. Este método permite identificar si los huevos han sido manipulados por aves (que dejan marcas de sus picos) o por mamíferos (que dejan huellas de mordeduras). Para evitar que los depredadores retiraran los huevos de escayola, los atamos a la vegetación con cuerda de rafia. Dado que la presencia de la cuerda podría alterar la detectabilidad de los nidos con huevos de escayola, colocamos trozos de cuerda del mismo tipo en los nidos que solo contenían huevos frescos. La sustitución de un huevo fresco por otro de escayola no afectó a la probabilidad de depredación de los nidos ($\chi^2_{(1)}$

= 0.21, $P = 0.65$), por lo que agrupamos todos los nidos en nuestros análisis.



Figura 1. Distribución de los nidos artificiales en cada localidad. El transecto de la izquierda está separado del más próximo de la derecha alrededor de 1.000 metros en Alcalá y 370 metros en San Fernando. La línea blanca continua indica los caminos con uso recreativo (nidos artificiales representados con triángulos) y las líneas discontinuas los caminos sin uso recreativo (nidos artificiales representados con círculos blancos).

2.3. Características de los nidos y de su entorno

Tanto las características de los nidos como las de su entorno inmediato podrían afectar a la tasa de depredación de los nidos, por ejemplo si los distintos tipos de depredadores tienen diferentes preferencias de hábitat o estrategias de búsqueda de presas dependientes de la estructura del medio. Para controlar estos efectos, medimos el grado de camuflaje de los nidos (una variable inversamente proporcional a su visibilidad entre la vegetación circundante) y la cobertura de la vegetación en un radio de 10 m alrededor de cada nido. Para determinar el grado de camuflaje total de los nidos, consideramos tanto la visibilidad vertical del nido

(estimada por un observador situado sobre el nido a una altura aproximada de 150 cm) como su visibilidad horizontal (evaluada desde las cuatro direcciones cardinales a una distancia también de 150 cm). Para ello, asignamos un valor entre 1 y 4 a cada una de las cinco perspectivas del nido, en función del porcentaje de la superficie del nido oculta por la vegetación en cada caso (1: 0-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; y 4: 76-100%). Finalmente, utilizamos el promedio de los cinco valores (Tabla 1) como medida del grado de camuflaje del nido (Moorman *et al.*, 2002). Para medir la estructura de la vegetación, estimamos visualmente la cobertura y altura media de árboles y arbustos, y contamos el número de troncos con distinto diámetro a la altura del pecho, distinguiendo tres categorías de tamaño (5-10 cm, 10-30 cm y > 30 cm; Tabla 1).

Tabla 1. Variables utilizadas para caracterizar la estructura de la vegetación y el grado de camuflaje de los nidos artificiales. Se muestran los valores medios (\pm SD) observados en cada localidad.

	Alcalá	San Fernando
Cobertura de árboles (%)	10.47 \pm 11.13	20.20 \pm 19.08
Cobertura de arbustos (%)	9.26 \pm 8.14	14.41 \pm 14.33
Altura media arbórea (m)	3.59 \pm 1.81	3.68 \pm 2.51
Altura media arbustiva (m)	1.73 \pm 0.49	1.60 \pm 0.69
Número de troncos con diámetro = 5-10 cm	7.17 \pm 5.52	11.56 \pm 9.89
Número de troncos con diámetro = 10-30 cm	5.03 \pm 4.39	9.14 \pm 8.79
Número de troncos con diámetro >30 cm	1.82 \pm 3.30	2.28 \pm 2.94
Grado de camuflaje del nido	2.03 \pm 0.56	1.94 \pm 0.60

2.4. Seguimiento de los nidos artificiales

Realizamos un seguimiento del estado de depredación de los nidos durante un periodo máximo de exposición de 14 días, equivalente a la duración media de la incubación de la mayoría de las especies de pequeñas aves (Cramp, 1998). El tiempo de supervivencia de los nidos está relacionado con los patrones de actividad de los depredadores, por lo que para obtener una estimación precisa del momento de la depredación, revisamos los nidos cinco veces, con un intervalo de tres días entre las cuatro primeras visitas y un intervalo de dos días

antes de la última visita. Calculamos el tiempo de supervivencia de cada nido considerando el punto medio entre la fecha en la que fue encontrado intacto por última vez y la fecha en la que se determinó que había sido depredado (consideramos que un nido había sido depredado cuando al menos uno de los huevos había sido destruido o retirado del nido). La frecuencia de visitas utilizada también nos permitió disminuir el riesgo de localizar huellas de diferentes tipos de depredadores en un mismo huevo de escayola, como consecuencia de la incidencia de distintos eventos de depredación a lo largo del periodo de exposición del nido.

2.5. Análisis estadísticos

Realizamos un análisis de componentes principales (ACP) con rotación varimax normalizada para reducir el número de variables que caracterizan la estructura de la vegetación alrededor de los nidos artificiales. Retuvimos las componentes principales con valores propios (*eigenvalues*) mayores que uno, y utilizamos los valores para cada factor (*factor scores*) en el resto de los análisis como medidas sintéticas de la estructura de la vegetación. Utilizamos modelos generales lineales (GLM) para examinar la variación de la estructura de la vegetación y el grado de camuflaje de los nidos entre localidades, en relación con la distancia al camino, su uso recreativo, o la interacción de estas dos últimas variables.

Para analizar si la probabilidad de que un nido fuese depredado variaba en función de la distancia y el uso del camino, utilizamos modelos lineales generalizados (GLZ) con función de vínculo logit y estructura binomial del término error. Por otra parte, utilizamos GLM para analizar el tiempo de supervivencia de los nidos en función de la distancia y el uso del camino. En ambos casos controlamos el efecto de la localidad e incluimos todas las interacciones entre los factores categóricos. También controlamos los posibles efectos de la estructura de la vegetación y el grado de camuflaje de los nidos, incluyéndolos en los modelos como covariables cuando su efecto fue significativo. Posteriormente, a fin de analizar si el efecto del camino o la presencia humana altera el efecto de las características de los nidos o su entorno inmediato sobre su exposición a la depredación, testamos las interacciones entre las covariables con efecto significativo en el modelo final y las variables categóricas de nuestro interés (tipo de uso del camino y distancia al camino). Cuando fue necesario para cumplir los supuestos de normalidad, sometimos las variables a transformación angular, logarítmica o raíz cuadrada.

3. Resultados

3.1. Características de los nidos y de su entorno

El ACP de las variables de estructura de la vegetación alrededor de los nidos extrajo dos factores, que en conjunto explicaron el 74.8% de la varianza en la matriz de correlaciones entre las variables consideradas. La primera componente explicó el 39.9% de la varianza y se relacionó con el desarrollo del estrato arbustivo, tomando mayores valores cuanto mayor fue la cobertura y altura de arbustos y la abundancia de los troncos más finos (5-10 cm; Tabla 2). La segunda componente explicó el 34.8% de la varianza y se relacionó con el desarrollo del estrato arbóreo, tomando mayores valores cuanto mayor fue la cobertura y la altura de árboles y la abundancia de los troncos más gruesos (> 30 cm; Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) tras una rotación varimax normalizada. Para cada componente de la estructura de la vegetación (CP1 y CP2) se muestra el porcentaje de varianza explicada y su correlación con cada variable de vegetación medida alrededor de los nidos. Algunas de las variables han sido sometidas a transformación angular (a), de Box-Cox (b) o logarítmica (l). Se han resaltado en negrita los factores de carga más significativos, superiores a 0.7.

	CP1	CP2
Cobertura arbórea ^a	0.50	0.73
Cobertura arbustiva ^a	0.86	0.10
Altura arbórea ^b	0.22	0.84
Altura arbustiva	0.73	0.21
Nº troncos de 5-10 cm ^l	0.90	0.01
Nº troncos de 10-30 cm ^l	0.61	0.56
Nº troncos de >30 cm	-0.15	0.92
Varianza explicada (%)	39.9	34.8

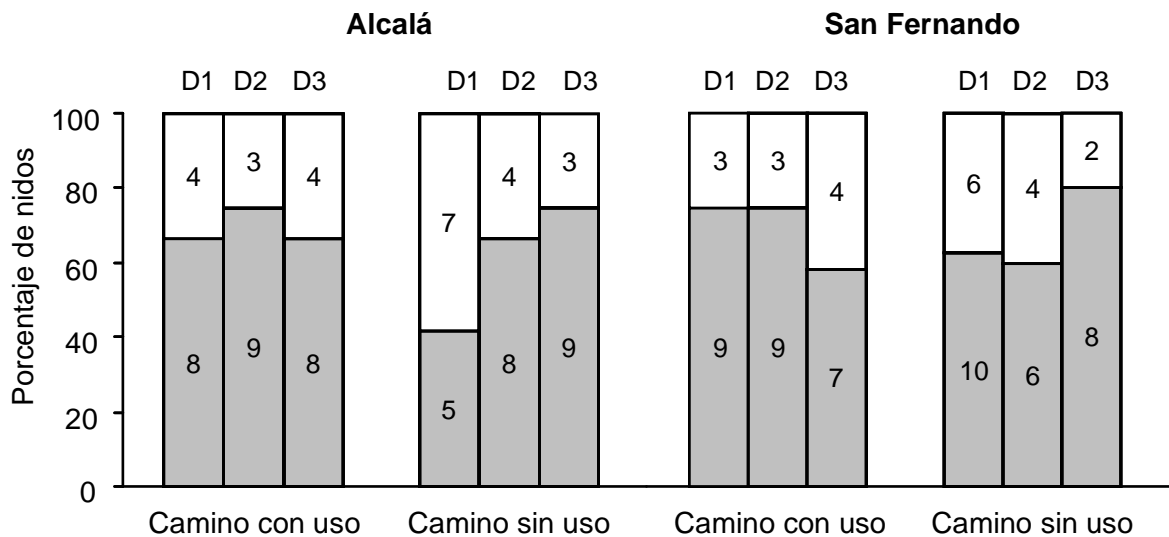
Ni el grado de camuflaje ni el desarrollo del estrato arbustivo alrededor de los nidos variaron entre localidades, en función del uso recreativo o en relación con la distancia al camino (Tabla 3). Sin embargo, el estrato arbóreo estuvo más desarrollado en los caminos sin uso recreativo (media \pm SD = 0.35 ± 1.19) que en los caminos con uso recreativo (-0.35 ± 0.58). Además, el desarrollo del estrato arbóreo fue también mayor cerca de los caminos (0.29 ± 1.09) que a distancias intermedias (-0.24 ± 0.89) o lejos de los caminos (-0.09 ± 0.93 ; Tabla 3).

Tabla 3. Variación del grado de camuflaje del nido y la estructura de la vegetación en su entorno inmediato entre localidades, caminos con diferente tipo de uso, y distancias desde el camino.

	Camuflaje			Estrato arbustivo (CP1)		Estrato arbóreo (CP2)	
	g.l.	F	P	F _{1,136}	P	F _{1,136}	P
Localidad	1,136	0.90	0.345	1.45	0.231	1.50	0.222
Uso del camino	1,136	1.00	0.320	0.01	0.905	19.10	< 0.001
Distancia al camino	2,136	0.39	0.678	0.09	0.911	3.36	0.038
Uso × Distancia	2,136	0.29	0.748	0.77	0.467	0.76	0.471

3.2. Probabilidad de depredación de los nidos

Al final del periodo de exposición máxima de los nidos (14 días) un total de 96 nidos (67.1%) habían sido depredados (Fig. 2). Excluimos de los análisis un nido con huevo de escayola que fue destruido accidentalmente.

**Figura 2.** Frecuencia de depredación de los nidos en cada localidad (barras grises: nidos depredados; barras blancas: nidos intactos al final del periodo de exposición), en función del tipo de uso del camino y de la distancia al mismo (D1: cerca del camino; D2: distancia intermedia; D3: lejos del camino). El número de nidos en cada caso se indica dentro de las barras.

La probabilidad de que un nido fuera depredado dependió de su grado de camuflaje y de la estructura del estrato arbustivo en su entorno inmediato, siendo más frecuentemente depredados los nidos más visibles y los situados en zonas con un estrato arbustivo más denso (Tabla 4). Sin embargo, la probabilidad de depredación de los nidos no varió en relación con el uso del camino ni en relación con la distancia de los nidos al camino (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados de la regresión logística que relaciona la probabilidad de depredación de los nidos con el uso recreativo del camino y la distancia de los nidos al camino, controlando el efecto de la localidad, el grado de camuflaje de los nidos y el desarrollo arbustivo alrededor de los nidos.

	Estimador	g.l.	χ^2	<i>P</i>
Estructura del estrato arbustivo	2.12	1	5.15	0.023
Grado de camuflaje del nido*	-0.46	1	4.34	0.037
Localidad		1	0.03	0.875
Uso del camino		1	0.16	0.693
Distancia al camino		2	0.84	0.659
Localidad × Uso		1	0.01	0.942
Localidad × Distancia		2	0.23	0.891
Uso × Distancia		2	1.61	0.447
Localidad × Uso × Distancia		2	0.02	0.991

*Transformación raíz cuadrada

El desarrollo del estrato arbustivo alrededor de los nidos y su grado de camuflaje influyeron en la probabilidad de depredación de los nidos independientemente de su localización cerca o lejos de los caminos (interacción entre el desarrollo arbustivo y la distancia al camino: $\chi^2_{(2)} = 0.05$; $P = 0.976$; interacción entre el camuflaje y la distancia al camino: $\chi^2_{(2)} = 1.97$; $P = 0.373$) o del uso de los caminos (interacción entre el desarrollo arbustivo y el uso de los caminos: $\chi^2_{(1)} = 0.14$; $P = 0.708$; interacción entre el camuflaje y el uso de los caminos: $\chi^2_{(1)} = 0.40$; $P = 0.524$).

3.3. Tiempo de supervivencia de los nidos

El tiempo de supervivencia de los nidos fue mayor cuanto mayor fue su grado de camuflaje y el desarrollo del estrato arbóreo en su entorno inmediato (Tabla 5). Sin embargo el tiempo de supervivencia no varió entre caminos con diferente uso ni en relación con la distancia de los nidos al camino (Tabla 5).

Por otro lado, el efecto del grado de camuflaje de los nidos y del desarrollo del estrato arbóreo a su alrededor sobre su tiempo de supervivencia fue independiente de la distancia al camino (interacción entre camuflaje y distancia: $F_{1,123} = 1.36$; $P = 0.260$; interacción entre el desarrollo arbóreo y la distancia: $F_{1,123} = 0.79$; $P = 0.454$) o del uso recreativo de los caminos (interacción entre camuflaje y uso del camino: $F_{1,123} = 0.55$; $P = 0.460$; interacción entre el desarrollo arbóreo y el uso del camino: $F_{1,123} = 2.54$; $P = 0.113$).

Tabla 5. Resultados de un GLM que relaciona el tiempo de supervivencia de los nidos (transformado a su logaritmo) con el uso de los caminos y la distancia de los nidos al camino, controlando el efecto de la localidad, el grado de camuflaje de los nidos y el desarrollo del estrato arbóreo a su alrededor.

	β	g.l.	F	P
Grado de camuflaje del nido*	0.26	1,129	9.30	0.003
Estructura del estrato arbóreo	0.19	1,129	4.28	0.041
Localidad		1,129	0.07	0.785
Uso del camino		1,129	0.15	0.697
Distancia al camino		2,129	0.28	0.759
Localidad \times Uso		1,129	1.62	0.206
Localidad \times Distancia		2,129	2.18	0.118
Uso \times Distancia		2,129	0.95	0.389
Localidad \times Uso \times Distancia		2,129	1.29	0.280

*Transformación raíz cuadrada

3.4. Comunidad de depredadores

De 51 nidos con huevos de escayola analizados 33 fueron depredados. De los 33 huevos de escayola situados en nidos depredados, dos desaparecieron completamente, y 18 no mostraron marcas que permitieran identificar a los depredadores sin ambigüedades (17 no mostraron ninguna marca, y uno mostró marcas no identificables). De los 13 huevos de escayola depredados con marcas identificables, uno había sido depredado por un mamífero (mostraba marcas de dientes) y 12 habían sido depredados por aves (mostraban marcas triangulares de picos).

El hecho de que prácticamente todos los huevos de escayola con marcas identificables hubieran sido depredados por aves nos lleva a pensar que los nidos depredados cuyos huevos de escayola no mostraban marcas habían sido manipulados por otros depredadores. Así pues, para analizar si la comunidad de depredadores varió en relación con el uso recreativo o la distancia a los caminos, distinguimos los nidos inequívocamente depredados por aves de los depredados por mamíferos o por animales no identificados (posiblemente mamíferos o reptiles, en adelante otros depredadores). Debido al pequeño tamaño muestral, agrupamos los datos de ambas localidades. Utilizamos GLZ con error binomial para examinar si la probabilidad de encontrar un nido depredado por aves u otros depredadores varió con respecto a nuestras variables de interés. La probabilidad de que un nido presentase marcas de aves no varió alrededor de caminos con o sin uso recreativo ($\chi^2_{(1)} = 0.49$; $P = 0.49$), pero sí que varió en función de la distancia al camino: encontramos una proporción creciente de nidos con marcas de haber sido depredados por aves a medida que aumentó la distancia desde el camino

($\chi^2_{(2)} = 8.37, P = 0.015$; Fig. 3). Este efecto de la distancia no cambió en relación con el uso recreativo del camino (interacción uso \times distancia: $\chi^2_{(2)} = 3.45, P = 0.178$).

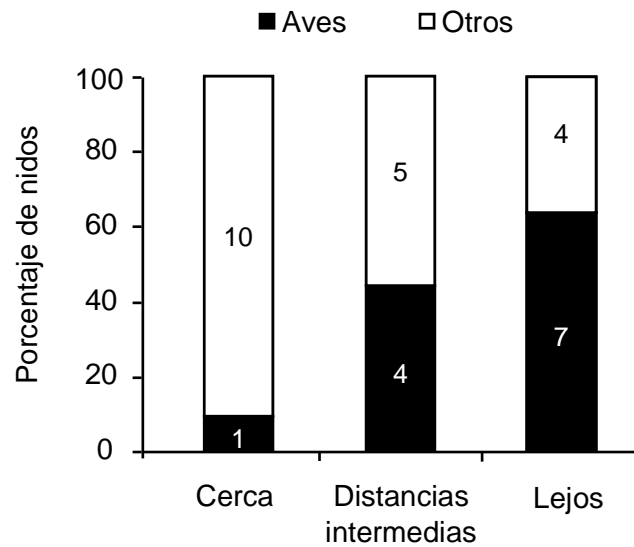


Figura 3. Distribución de los nidos depredados con huevos de escayola en relación con la distancia al camino y el tipo de depredador que los había consumido. Las barras negras representan nidos con huevos de escayola con marcas inequívocas de haber sido atacados por aves, y las blancas nidos con huevos de escayola sin marcas identificables o con marcas de mamíferos, agrupados bajo la categoría “otros depredadores”. El número de nidos en cada caso se indica dentro de las barras.

4. Discusión

Los bordes ecológicos se han asociado generalmente con mayores tasas de depredación de nidos de aves (Paton, 1994). Sin embargo, también se ha sugerido que en los bordes humanizados esta tendencia se puede invertir, prediciéndose una mayor supervivencia de los nidos en las zonas próximas al borde como consecuencia de la menor incidencia de depredadores poco tolerantes a la presencia humana (Sinclair *et al.*, 2005; Ibáñez-Álamo y Soler, 2010; Leightona, 2010). En nuestro estudio de depredación de nidos artificiales próximos a caminos con o sin uso recreativo regulado, la probabilidad de depredación y el tiempo de supervivencia de los nidos no se relacionó ni con la distancia ni con el uso de los caminos, sino que dependió principalmente de factores asociados con las particularidades de cada nido, como la estructura de la vegetación en su entorno inmediato o su grado de camuflaje entre la vegetación circundante.

La depredación de los nidos no se vio afectada por su proximidad al camino, independientemente de si éste estaba o no sometido a uso recreativo. Es decir, la probabilidad de depredación y los tiempos de supervivencia de los nidos situados junto al camino fueron similares a los observados a mayor distancia del camino, tanto en caminos con uso como en

caminos sin uso recreativo. Esta aparente ausencia de efectos de borde concuerda con los resultados encontrados en otros estudios similares, donde el riesgo de depredación tampoco se vio afectado por la proximidad a los caminos (D'Eon, 1997; Smith-Castro y Rodewald, 2010). Aunque algunos trabajos han sugerido que los caminos pueden facilitar el desplazamiento de las especies depredadoras, sobre todo de mamíferos (Sinclair *et al.*, 2005), otros factores más directamente asociados con la detectabilidad de las presas, o la distribución de sus densidades, parecen ser más importantes durante la búsqueda de alimento (Larivière, 2003; Eglinton *et al.*, 2009; Harmsen *et al.*, 2010). En nuestro estudio, la probabilidad de depredación de los nidos dependió sobre todo de factores como la estructura del estrato arbustivo y el grado de camuflaje de los nidos, que no variaron en relación con la cercanía de los caminos, lo que podría explicar la ausencia de efectos.

Por otro lado, el uso recreativo no afectó a la actividad depredadora detectada en los alrededores de los caminos. En ocasiones, la distribución temporal de los visitantes en las áreas recreativas puede llegar a ser más importante que la carga de visitantes total, ya que las agrupaciones reducen el número de eventos de perturbación, lo que puede reducir los impactos sobre la fauna (Lafferty, 2001; Murison *et al.*, 2007). La frecuencia de visitas en nuestras áreas de estudio fue muy reducida, ya que los accesos estuvieron limitados a grupos guiados (generalmente dos o tres) concentrados en momentos puntuales del día. Este patrón de perturbación permitió que la fauna disfrutara de largos periodos sin molestias entre visitas. Además, es posible que la presencia humana no afectara a la actividad de los depredadores nocturnos (mamíferos), dado que la mayoría de las visitas se realizaron preferentemente mediada la mañana. Este último aspecto es importante ya que los eventos de depredación nocturnos pueden llegar a constituir una gran proporción del total, sobre todo si los nidos están ubicados en el suelo (Picman y Schriml, 1994; Söderström *et al.*, 1998; Larivière y Messier, 2001; Carter *et al.*, 2007).

De acuerdo con nuestras observaciones de huevos con marcas identificables, las aves son un elemento de la comunidad de depredadores importante en nuestras dos áreas de estudio, siendo mayor su actividad depredadora lejos que cerca de cualquier tipo de camino. Este patrón no se opone necesariamente a la idea generalizada de que las aves aumentan su incidencia como depredadoras de nidos cerca de los bordes (tal y como ocurre, por ejemplo, en hábitats fragmentados; Chalfoun *et al.*, 2002). Los patrones de depredación son muy dependientes del contexto local y de la composición de la comunidad de depredadores (Chalfoun *et al.*, 2002), y en nuestro estudio la menor actividad de las aves cerca de los caminos estuvo acompañada por una mayor actividad de otros tipos de depredadores, que no

podimos identificar por no haber dejado marcas reconocibles en los huevos de escayola. Estos depredadores, posiblemente mamíferos o reptiles, podrían mostrar preferencia por los caminos en sus rutinas de búsqueda de alimento, aumentando su incidencia con respecto a la de las aves cerca de los caminos. En cualquier caso, nuestros resultados sugieren que la ausencia de efectos de los caminos sobre la probabilidad de depredación de los nidos no implica necesariamente una ausencia de efectos sobre el proceso de depredación. En nuestro caso, los caminos afectan a la distribución espacial de los distintos componentes de la comunidad de depredadores. Sin embargo, debemos ser cautos con estas conclusiones, dado que no hemos conseguido identificar a todos los depredadores implicados. En ocasiones puede ser difícil identificar a todos los depredadores examinando únicamente las marcas que dejan en huevos de escayola. Por ejemplo, depredadores como las serpientes apenas dejan marcas en los huevos, mientras que un tamaño excesivo de los huevos (medianos en nuestro estudio) puede dificultar su manipulación por parte de los pequeños roedores (Thompson *et al.*, 1999; Niehaus *et al.*, 2003). Por todo ello, en futuros estudios sería más conveniente utilizar sistemas de identificación inequívoca de los depredadores (cámaras o similares), con los que poder interpretar correctamente los patrones encontrados en todos los taxones.

Nuestros resultados muestran que las características del entorno del nido, y sobre todo su grado de camuflaje, pueden ser importantes determinantes del riesgo de depredación en un experimento con nidos artificiales. Los efectos de la estructura de la vegetación sobre la tasa de depredación están probablemente relacionados con las claves que utilizan los depredadores para encontrar sus presas. En las aves, la exposición de los nidos a la depredación supone una importante presión de selección natural, que ha guiado la evolución de comportamientos de ocultación de los nidos cuyas ventajas adaptativas son evidentes. Nuestros resultados corroboran la idea de que un mayor camuflaje favorece la supervivencia del nido al dificultar su localización por los depredadores, sobre todo en ambientes donde las aves (que se basan en la vista para localizar sus presas) constituyen una fracción importante de la comunidad de depredadores de nidos (Clark y Nudds, 1991; Weidinger, 2002; Chalfoun y Martin, 2009). Del mismo modo, los estratos de vegetación arbustiva más densa suelen albergar una mayor abundancia de aves nidificantes, lo que puede atraer un mayor número de depredadores (MacArthur *et al.*, 1962; Martin, 1993). En cualquier caso, resulta interesante comprobar que las ventajas relacionadas con el camuflaje de los nidos no se vieran afectadas por la proximidad de los caminos, dado el patrón espacial de los huevos depredados por aves. Esto podría explicarse en cierto modo porque las presiones de depredación fueron similares entre las distintas distancias al camino y por el hecho de que los mamíferos (así como otros

depredadores) también utilizan en ocasiones claves visuales (Blanco & Bertelotti, 2002).

El análisis de los efectos de borde asociados a los caminos de uso recreativo es de vital importancia en la gestión local del uso público, ya que nos puede ayudar a delimitar las áreas de influencia de los caminos (Beale, 2007; Langston *et al.*, 2007; Mallord *et al.*, 2007). Nuestros resultados sugieren que ni la presencia de los caminos ni su uso recreativo regulado afectan a la probabilidad de depredación de los nidos artificiales en dos localidades donde el acceso de público está restringido y el uso recreativo está regulado, una circunstancia que facilita la interpretación de nuestros resultados (en términos de la separación de los efectos de borde de los caminos de los de la influencia humana). De acuerdo con nuestro estudio, los efectos de borde relacionados con la presencia de caminos pueden alterar los resultados del proceso de depredación de nidos, al modificar la incidencia de distintos tipos de depredadores a diferentes distancias desde el camino, un hecho constatado por una menor incidencia de la depredación por aves en las inmediaciones de los caminos. Aunque en nuestro estudio con nidos artificiales este fenómeno no tuvo consecuencias en cuanto a la depredación finalmente observada, no podemos descartar que este tipo de efectos de borde pueda jugar un papel relevante en circunstancias naturales, en las que diferentes especies pueden tener nidos con diferente detectabilidad o atractivo para distintos tipos de depredadores.

En cualquier caso, no fuimos capaces de detectar ningún efecto del uso recreativo sobre los patrones generales de depredación, la comunidad de depredadores o las relaciones existentes entre las características del nido o su entorno inmediato y su riesgo de depredación. De acuerdo con esto, y a efectos de manejo de espacios naturales, podemos concluir que un uso recreativo controlado de los caminos no parece ser desaconsejable en nuestras zonas de estudio, ya que no supone mayor impacto que la mera presencia de los caminos en lo relativo a la alteración de los patrones de depredación de nidos de aves.

Agradecimientos

Nuestra investigación fue financiada por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (proyecto CGL2007-62937/BOS, a JP). A Mariló por ayudar en el trabajo de campo. A Naturalcalá y a El Caserío del Henares por darnos permisos para acceder a sus instalaciones.



V

Capítulo V. El precio de nacer en día festivo: costes fenotípicos de iniciar el desarrollo bajo intensa perturbación humana en el herrerillo común

Cyanistes caeruleus

Carolina Remacha, Juan Antonio Delgado, Mateja Bulaic y Javier Pérez-Tris

Resumen

Actualmente existe una gran demanda social de áreas recreativas al aire libre, por lo que las zonas de merendero en espacios naturales están proliferando rápidamente. Estos lugares se caracterizan por un patrón de uso discontinuo, con máximos de visitas estacionales durante la primavera y semanales durante los fines de semana y días festivos. Sin embargo, la afluencia descontrolada de gente a estos lugares puede afectar al comportamiento de los animales que crían en ellos, comprometiendo su éxito reproductivo o su capacidad de criar descendientes de calidad. Por ejemplo, una excesiva perturbación en las etapas iniciales del desarrollo de los individuos puede significar un mal comienzo en la vida, con consecuencias negativas a más largo plazo. En este estudio analizamos las consecuencias que tiene iniciar el desarrollo bajo intensa perturbación humana para los pollos de herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*). Para ello, estudiamos un área de merendero (cuyo uso es especialmente intenso durante los fines de semana y días festivos) y en el bosque circundante (como una zona control, donde la perturbación humana es mucho menor y varía poco durante la semana). Registramos el éxito reproductivo de cada pareja y seguimos el crecimiento de los pollos midiendo su peso y tamaño cuando éstos tenían 2, 5, 8, 11 y 15 días. Con independencia de su sexo, los pollos del merendero que iniciaron su desarrollo coincidiendo con días festivos crecieron más lentamente, alcanzaron menor peso, tamaño y condición física, y mostraron mayor variabilidad en el peso entre hermanos que los pollos no sometidos a la misma perturbación (aquellos que, siendo del merendero, no solaparon el inicio de su desarrollo con festivos, o los nacidos cualquier día en el bosque control). Sin embargo, el número de pollos criados con éxito por cada pareja no se vio afectado por la perturbación de los días festivos en el merendero. Estos resultados demuestran que incluso cortos periodos de perturbación pueden perjudicar seriamente a las aves si ocurren durante etapas cruciales del ciclo reproductivo, ya que un mal comienzo en la vida puede comprometer la eficacia biológica a largo plazo.

Abstract

The public demand of areas suited for outdoor leisure is increasing, and nowadays picnic facilities located in natural areas are rapidly proliferating. These areas are characterised by a pattern of discontinuous use, that peaks seasonally in spring and weekly in weekends and holiday days. However, uncontrolled use of these areas by people may influence the behaviour of breeding animals, which may compromise their breeding success or offspring quality. For example, excessive disturbance during initial stages of development may lead to a bad start in life with long-term negative consequences. We analysed the implications of overlapping early development with high human disturbance levels in blue tit nestlings (*Cyanistes caeruleus*). We studied a picnic area (with intense use during weekends and holiday days) and the surrounding forest (a control area where disturbance is less intense and remains similar during the week). We scored the breeding success of each pair and monitored the development of nestlings by measuring body size and mass at age 2, 5, 8, 11 and 15 days. Nestlings of both sexes that were born in the picnic and overlapped their initial development with holidays grew up more slowly, reached lower body mass, size and condition, and showed greater within-nest variation in body mass than nestlings that remained unaffected by strong disturbance (those that were born outside holidays in the picnic or any day in the control forest). However, the number of fledglings of each pair remained unaffected by holiday disturbance in the picnic. Our results demonstrate that even short disturbance periods may greatly affect birds when they take place during critical stages of the breeding cycle, because a bad start in life may compromise fitness in the long run.

Remacha, C., Delgado, J.A., Bulaic, M & Pérez-Tris, J. 2010. The price to be born on holidays: phenotypic costs of early post-hatch development in high human disturbance environment for blue tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. Manuscrito

1. Introducción

El uso recreativo de los espacios naturales ha proliferado durante las últimas décadas de modo drástico, ya que estas zonas ofrecen al público la posibilidad de desarrollar múltiples actividades durante su tiempo libre como caminar, observar la naturaleza o descansar en las áreas de merendero (Atauri *et al.*, 2000; Balmford *et al.*, 2009). Aunque muchas de estas actividades recreativas no implican un efecto letal directo sobre la fauna, la simple presencia humana puede alterar el riesgo de depredación percibido por los animales induciendo respuestas comportamentales y fisiológicas costosas que disminuyen su estado físico (Frid y Dill, 2002; Cresswell, 2008; Civantos *et al.*, 2010). La presencia humana puede impactar sobre la fauna fomentando cambios en la composición de especies de las comunidades (Fernández-Juricic, 2000), reduciendo el hábitat disponible para criar o alimentarse (Mallord *et al.*, 2007), o disminuyendo el éxito reproductivo de algunas especies (Giese, 1996; Yasué y Dearden, 2006a). Los gestores de uso público de las áreas recreativas intentan encontrar un equilibrio entre mantener los objetivos de la conservación y las expectativas de los visitantes. Para lograrlo es crucial una correcta caracterización del uso recreativo y la valoración de los impactos que diferentes actividades tienen sobre la fauna.

Las áreas recreativas, particularmente las zonas de merendero, se caracterizan por un patrón de uso discontinuo en el tiempo, con picos de visitas estacionales y semanales concentrados durante la primavera y los fines de semana y días festivos (Dwyer, 1988). Debido a estas características, las actividades recreativas tienen el potencial de interferir en el ciclo reproductivo de muchos animales. Fuera del periodo de cría, los animales pueden adaptar más fácilmente sus respuestas a estas fluctuaciones temporales del número de visitantes, alterando por ejemplo sus patrones de uso del hábitat. Algunas especies evitan alimentarse en ciertos sitios durante los días en que la afluencia humana es alta (Stalmaster y Kaiser, 1998; Bautista *et al.*, 2004; Cardoni *et al.*, 2008). Sin embargo, durante la estación reproductiva, la respuesta de las parejas ya asentadas en territorios afectados por el uso recreativo está limitada por la localización del nido y las exigencias del cuidado parental.

Por otro lado, el patrón temporal de visitas afecta a la mayoría de las especies varias veces durante su periodo reproductivo, pero los costes de esta perturbación pueden depender, entre otros factores, de la fase del ciclo reproductivo que se solape con los días de perturbación más intensa (Wilson y Osbourn, 1960; Schew y Ricklefs, 1998). Se ha sugerido que una perturbación que se produzca en fases tempranas del desarrollo juvenil puede manifestar sus efectos a largo plazo (Lindström, 1999). Además, en aves nidícolas, la

incubación y nutrición durante los primeros días tras la eclosión son críticas para el crecimiento posterior, supervivencia y desarrollo final, porque en ese estado de desarrollo los pollos no son capaces todavía de termorregular y su capacidad digestiva es mínima (Dunn, 1975; Caviades-Vidal y Karasov 2001; Mock *et al.*, 2009).

Los paseriformes han sido poco estudiados en este contexto a pesar de su amplia representación en la mayoría de las áreas naturales sujetas a uso recreativo. En este estudio valoramos si los niveles elevados de perturbación asociados a la mayor afluencia humana en las áreas de merendero durante los fines de semana o días festivos afectan al éxito reproductivo de las parejas o al desarrollo final de los pollos de un pequeño paseriforme, el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*). En principio, es esperable que este tipo de perturbación, limitada generalmente a periodos de dos días separados por varios días de calma, tenga efectos si se solapa con etapas críticas del ciclo reproductivo, como el inicio del desarrollo postnatal en el caso de los pequeños paseriformes. Diferencias en las condiciones ambientales durante el desarrollo inicial de los pollos pueden reflejarse en patrones de crecimiento variables (Kunz y Ekman, 2000). Por ello, comparamos el crecimiento y desarrollo final de varios caracteres fenotípicos (peso, longitud del tarso, condición física y variación dentro del nido de todos esos parámetros) entre pollos cuyo desarrollo inicial se solapó con días festivos o laborables. También comparamos los índices de productividad de los adultos y la probabilidad de supervivencia de los pollos en relación con dicha perturbación. Para ello, registramos el crecimiento y supervivencia de los pollos en (1) un área de merendero con una frecuencia de uso temporal con máximos en días festivos y (2) el bosque adyacente, cuya perturbación es mucho menor y permanece relativamente constante durante la semana. El bosque se utilizó como control del efecto de la perturbación en el merendero, ya que en el bosque no cabe esperar efectos de los días festivos, dada su diferente dinámica de utilización. Teniendo en cuenta que la perturbación debida al uso descontrolado del merendero puede afectar al desarrollo de los pollos, predecimos que los pollos que inicien su desarrollo en el merendero durante días de alta afluencia de público tendrán menores tasas de crecimiento y menor probabilidad de sobrevivir que los pollos menos perturbados, es decir, aquellos que, siendo del merendero, no solapen el inicio de su desarrollo con días festivos, o los nacidos cualquier día de la semana en el bosque control.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en una zona forestal localizada al noroeste de la Comunidad de Madrid (La Herrería: 40° 34' N, 4° 9' O). La zona se caracteriza por una vegetación arbórea que consiste principalmente en roble melojo (*Quercus pyrenaica*) con árboles mezclados de otras especies tales como arces de Montpellier (*Acer monspessulanus*), cerezos (*Prunus avium*), castaños (*Castanea sativa*) o fresnos (*Fraxinus angustifolia*) y una vegetación arbustiva concentrada que incluye zarzamoras (*Rubus* sp.), majuelos (*Crataegus monogyna*) y jaras (*Cistus ladanifer*).

La Herrería es una zona muy popular durante los días festivos debido a diferentes características: contiene un área de merendero, tiene en la cumbre (lejos de nuestra zona de estudio) vistas panorámicas excelentes de toda la región y presenta una red de caminos para poder realizar senderismo. El merendero se caracteriza por un uso recreativo concentrado e intenso sobre todo durante los días festivos (fines de semana y festivos entre semana) de primavera. En estas ocasiones se pueden llegar a concentrar más de 700 personas en un solo día, que suelen permanecer en la zona desde por la mañana hasta la puesta del sol. Por ello consideramos estos días festivos como de alta perturbación. Durante el resto de la semana, sin embargo, la zona permanece la mayor parte del día sin perturbar, ya que tan solo es visitada por grupos organizados de escolares que utilizan el merendero principalmente al mediodía para comer. Por esta razón, consideramos los días entre semana como días de baja perturbación. Considerando este uso temporal es posible valorar conjuntamente dentro del merendero los efectos de niveles altos y bajos de perturbación humana, mientras que siguiendo al mismo tiempo cajas nido en el área forestal adyacente (donde la carga de visitantes se mantiene baja y estable durante toda la semana) controlamos el efecto de otras variaciones temporales no asociadas con la presencia humana, como por ejemplo las asociadas con la meteorología y la fluctuación temporal de la disponibilidad de alimento.

2.2. Seguimiento de las cajas nido

En 2009 muestreamos desde abril hasta julio 65 cajas nido localizadas en el área de merendero y 73 cajas nido situadas en la zona control (éstas últimas accesibles desde caminos poco visitados). A principios de abril visitamos las cajas nido al menos una vez a la semana

para detectar los nidos activos de herrerillo común. Debido a la importancia en nuestro estudio de la determinación exacta de la fecha de eclosión de cada nido, necesaria para poder asignar cada intento de reproducción a cada nivel de perturbación (festivo o laborable), una vez que se documentó en la caja la puesta completa, establecimos la siguiente visita uno o dos días antes de la finalización del periodo medio de incubación observado en la población en años anteriores (14 días, datos no publicados). Consideramos que el desarrollo inicial de los pollos coincidió con días de perturbación intensa en el área de estudio cuando al menos uno de los dos días posteriores al de la eclosión coincidió con días festivos.

Para cada caja nido registramos la fecha de puesta, el tamaño de puesta, la fecha de eclosión y el número de pollos volantones (consideramos exitosos los pollos que alcanzaron la edad de 15 días). Calculamos la productividad de la pareja como el número de pollos volantones dividido por el número de huevos puestos. Con el fin de analizar la variación en el éxito o fracaso reproductivo se clasificó cada nidada como exitosa (número de volantones > 0) o fracasada (número de volantones = 0).

En los días 2, 5, 8, 11 y 15 (día de eclosión = 0) los pollos fueron pesados (error ± 0.01 g), y en los días 8, 11 y 15 se les midió la longitud del tarso (error ± 0.01 mm). En una de las cajas nido de la zona control no pudimos medir el crecimiento de los pollos, por lo que esta caja nido fue excluida de estos análisis. Estimamos la condición física de los pollos volantones mediante los residuos de la regresión lineal del peso sobre la longitud del tarso a los 15 días de edad (Brown, 1996; $F_{1,189} = 73.34$; $P < 0.001$). Hasta el día 8 de edad, los pollos fueron identificados mediante códigos de color individuales hechos con un rotulador indeleble inocuo a la edad de 2 días. A los 8 días, se marcaron definitivamente con anillas metálicas. Para controlar el efecto de la calidad parental sobre el crecimiento de los pollos, se capturó a ambos miembros de la pareja usando trampas colocadas dentro de las cajas nido cuando los pollos tenían entre 7 y 9 días. Los individuos reproductores fueron sexados de acuerdo con la presencia de placa incubatriz (hembras) o protuberancia cloacal (machos), y fueron datados como jóvenes (aves en su primer año de vida) o adultos (aves de dos o más años) de acuerdo con su plumaje (Jenni y Winkler, 1994). Todos los reproductores capturados fueron medidos (longitud del tarso y peso), marcados con anillas metálicas y liberados en las inmediaciones de su nido.

Cuando los pollos alcanzaron la edad de 15 días se les tomó una muestra de sangre para poder determinar su sexo usando técnicas moleculares. En aves con dimorfismo sexual en el tamaño, las perturbaciones ambientales que ocurren durante el desarrollo de los pollos en el nido pueden tener un efecto diferente en los individuos de cada sexo (Dubiec *et al.*,

2006; Arnold *et al.*, 2007). La identificación del sexo de los pollos se realizó siguiendo el protocolo de Griffiths *et al.* (1998) que se basa en la amplificación a través de PCR de fragmentos del gen CHD (proteína cromo-helicasa de unión a DNA). Para comprobar la fiabilidad de la técnica, todos los adultos se sexaron también usando este método (en ningún caso obtuvimos discrepancias entre el sexado molecular y el realizado a base de caracteres fenotípicos).

Los herrerillos comienzan a incubar antes de completar la puesta, generalmente cuando ponen el penúltimo huevo. Este comportamiento puede causar que algunos huevos eclosionen con uno, o raramente con dos días de retraso con respecto al primer huevo eclosionado, lo que provoca diferentes grados de asincronía en la eclosión. En estas circunstancias, la variación de las características fenotípicas entre pollos hermanos depende sobre todo de la disponibilidad de recursos, de modo que condiciones de cría desfavorables están generalmente asociadas con una mayor variación dentro de la nidada (Szép y Møller, 2000; Martínez-Padilla *et al.*, 2004). Para analizar la variación en las características fenotípicas dentro de la nidada, calculamos en cada nido el coeficiente de variación del peso y la longitud del tarso medidos el día 15. Solo consideramos para esta medida nidos con más de un pollo volandero.

Finalmente, registramos durante los dos primeros días tras la eclosión de cada nido la temperatura y nivel de precipitación ambiental a través de una estación meteorológica situada dentro de nuestra zona de estudio (Estación Meteorológica de Patrimonio Nacional: 40° 34' 21'' N, 4° 9' 26'' O).

2.3. Análisis estadísticos

Valoramos el efecto de una perturbación humana temprana (en los dos primeros días de vida de los pollos) comparando el éxito reproductivo de los adultos y las características fenotípicas de los pollos entre nidos en los que alguno de estos días tras la eclosión coincidió con días festivos (sábado, domingo u otro tipo de fiesta) y el resto de nidos (aquellos en los que el momento inicial de desarrollo de los pollos coincidió con días laborables). Dado que únicamente en la zona de merendero existe una elevada variación en la afluencia de visitantes entre días festivos y laborables, esperamos encontrar efectos sobre la reproducción de las aves solamente en esta zona. En nuestros análisis, dicho efecto quedaría ilustrado por una interacción significativa entre los factores “zona” (merendero o bosque control) y “festividad” (festivo o laborable).

En primer lugar, comprobamos si la fecha de eclosión y la temperatura y precipitación durante los dos primeros días de vida de los pollos estuvieron distribuidas aleatoriamente entre días festivos y laborables dentro de cada zona, ya que las condiciones meteorológicas y la fenología de las puestas podrían condicionar los patrones observados (Elkins, 1983). La fecha de eclosión y la temperatura fueron valoradas a través de modelos generales lineales (GLM). Sin embargo, los eventos de precipitación fueron escasos durante la primavera de 2009, ajustándose mejor a una distribución binomial con valores 1 (días con precipitación) y 0 (días sin precipitación), por lo que fueron analizados a través de modelos lineales generalizados (GLZ) con una función de vínculo logit y un error binomial.

Dado que la calidad de los padres puede afectar el crecimiento de los pollos, comprobamos que sus características no variaron entre zonas o entre tipos de nidadas (nacidas en días festivos o laborables) y su interacción. Separando los reproductores de cada sexo, utilizamos GLM para analizar el peso y la longitud del tarso, y modelos log-lineales para examinar variaciones en las proporciones de edades observadas en cada situación.

Valoramos el efecto de la perturbación humana sobre distintas componentes del éxito reproductivo de las parejas (el número final de pollos volantones, la productividad y la variación fenotípica dentro del nido en el día 15), para lo cual utilizamos GLM. Por otro lado utilizamos modelos generalizados lineales o mixtos (macro GLIMMIX de SAS) con un error binomial y una función de vínculo logit para valorar el efecto de la perturbación sobre (1) el éxito o fracaso del nido y (2) la supervivencia de cada pollo, respectivamente. Se incluyó la fecha de puesta o el tamaño de la pollada (esta última solo para los valores fenotípicos de los pollos) como covariables cuando contribuyeron significativamente al modelo.

Analizamos el efecto de la perturbación humana sobre las características fenotípicas (peso y longitud del tarso) de los pollos a distintas edades durante su crecimiento utilizando modelos mixtos de medidas repetidas (función PROC MIXED del sistema SAS). En este tipo de análisis, que incorporan varias medidas de los mismos sujetos a lo largo del tiempo, es importante la selección de una estructura de covarianza apropiada, ya que dicha elección puede influir en la estimación de los efectos fijos. De acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC), decidimos utilizar modelos con covarianza no estructurada, ya que fue ésta la que mejor se ajustó a nuestros datos (Littell *et al.*, 2000; 2006). Incluimos la identidad de cada pollo como efecto de medidas repetidas para analizar el crecimiento de los pollos en el nido. Cada modelo incorporó la festividad, la zona, la edad en días y el sexo, así como todas sus interacciones, como efectos fijos. Una interacción triple entre la edad, la festividad y la zona significaría que iniciar el desarrollo durante días festivos tiene un efecto distinto entre

los pollos del merendero y del bosque control, así como que con la edad varía la magnitud de esas diferencias. Cuando detectamos ese tipo de interacciones, realizamos el mismo análisis para cada edad por separado, utilizando modelos generalizados mixtos (macro GLIMMIX de SAS), con los que determinamos a partir de qué momento los efectos de la perturbación inicial se hacen patentes en el crecimiento de los pollos, y si dichos efectos se mantienen durante el resto del desarrollo en el nido. Por otro lado, el valor reproductivo de los pollos a los 15 días de edad representa mejor su eficacia biológica futura que el que tuvieron en edades más tempranas (Nur, 1984; Tinbergen y Boerlijst, 1990). Por esta razón, siempre analizamos los efectos de la perturbación humana sobre los pollos de esta edad, independientemente del resultado de la interacción en los análisis de medidas repetidas (incluyendo también el índice de condición física). El tamaño de pollada o la fecha de puesta fueron incluidos como covariables solo cuando contribuyeron significativamente en los modelos anteriores. Testamos tanto el efecto lineal como el cuadrático de la fecha de puesta, ya que diversos factores relacionados con la fecha, como la temperatura, la disponibilidad de orugas o la carga de parásitos, pueden dar lugar a una relación no lineal entre la fecha y el crecimiento de los pollos (Naef-Daenzer y Keller, 1999). Solo incluimos los datos de los pollos que sobrevivieron hasta el día 15. En todos los modelos mixtos incluimos el nido como factor aleatorio para controlar posibles efectos familiares. Cuando fue necesario para cumplir los supuestos de normalidad, sometimos las variables a transformación logarítmica.

3. Resultados

3.1. Fechas de eclosión y factores meteorológicos

Los herrerillos ocuparon 55 cajas nido en total, 21 dentro del picnic y 34 en el bosque control (Fig. 1; tan solo uno de los nidos del merendero no llegó a eclosionar). La fecha de eclosión y las características meteorológicas promedio durante los dos primeros días tras la eclosión no variaron entre días festivos y laborables dentro de cada zona ($P > 0.110$ para todas las interacciones festividad del día \times zona; Fig. 1). Sin embargo la fecha de eclosión fue más temprana en el bosque que en el merendero ($F_{1,50} = 11.91$; $P = 0.001$) y la temperatura promedio durante los dos primeros días tras la eclosión fue mayor en los días laborables que en los días festivos en ambas zonas ($F_{1,50} = 7.89$; $P = 0.007$; Fig. 1).

3.2. Calidad parental

Capturamos 34 parejas completas, y en 8 cajas nido solo pudimos capturar un miembro de la pareja (7 hembras y 1 macho). De esta muestra, 32 hembras y 29 machos consiguieron criar al menos un pollo volantón. La proporción de edades, el peso y las medidas de tamaño corporal (longitud del tarso) de las hembras y los machos reproductores no difirieron significativamente, ni entre zonas ni en relación con el tipo de día en que eclosionaron sus huevos (festivo o laborable; ambos efectos y su interacción con $P > 0.09$).

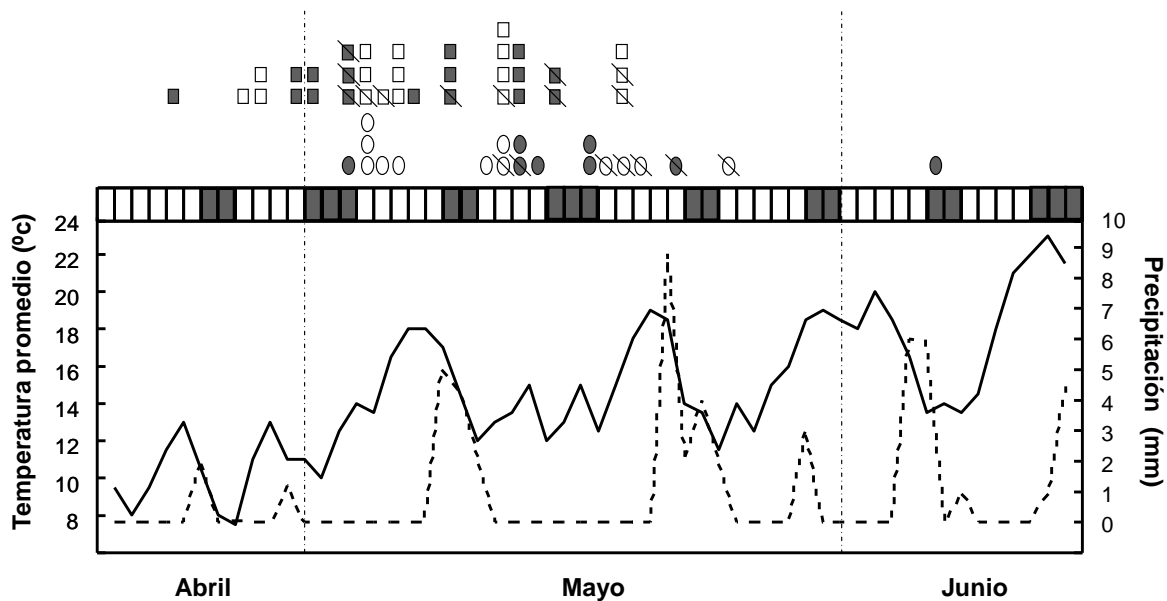


Figura 1. Fenología de la eclosión de los nidos de herrerillo común en el merendero (óvalos) y en el bosque control (cuadrados). Los símbolos grises representan polladas inicialmente desarrolladas en días festivos mientras que los símbolos blancos indican polladas inicialmente desarrolladas en días laborables. Los días festivos se han marcado en el calendario (barra cuadrículada) en gris. En la parte inferior, se muestra con líneas continuas y discontinuas la variación de la temperatura y la precipitación (respectivamente) en La Herrería durante el periodo de eclosiones.

3.3. Éxito reproductivo

Sobrevivieron 195 pollos (distribuidos en 36 cajas nido) de 366 huevos eclosionados en total. Tanto el número de pollos criados con éxito (medias ajustadas \pm SE; merendero = 4.52 ± 0.60 volantones; bosque control = 2.81 ± 0.46 volantones) como la productividad de las nidadas (merendero = 0.57 ± 0.08 volantones/huevo; control = 0.37 ± 0.06 volantones/huevo) fueron menores en la zona control que en el merendero, pero no variaron entre días festivos y laborables tras controlar el efecto de la fecha de puesta (Tabla 1). La variación entre zonas en

ambas variables no dependió de la festividad (resultados de la interacción en la Tabla 1).

Tabla 1. Diferencias en el número de pollos volantones, productividad, éxito o fracaso del nido y supervivencia de cada pollo entre días festivos y laborables y tipos de zona controlando el efecto de la fecha de puesta y la interacción entre zona y festividad. El estimador indica la tendencia de la relación lineal entre la fecha de puesta y las variables predictoras.

	Número de volantones (GLM)			Productividad (GLM)		
	Estimador	F _{1,49}	P	Estimador	F _{1,49}	P
Festividad		0.16	0.692		0.04	0.842
Zona		4.90	0.031		3.86	0.055
Festividad × Zona		3.17	0.081		1.94	0.170
Fecha de puesta (log)	-0.71	38.74	< 0.001	-0.62	25.33	< 0.001

	Éxito o fracaso del nido (GLZ)			Supervivencia de los pollos (GLIMMIX)			
	Estimador	$\chi^2_{(1)}$	P	Estimador	g.l.	F	P
Festividad		0.43	0.513		1,44.2	0.02	0.884
Zona		1.15	0.283		1,46.4	4.56	0.038
Festividad × Zona		2.39	0.122		1,46.2	2.34	0.133
Fecha de puesta (log)	-4.84	10.06	0.002	-12.75	1,64.7	18.28	< 0.001

GLM: modelos generales lineales, GLZ: modelo generalizado lineal; GLIMMIX: modelo generalizado mixto.

La probabilidad de que una caja nido tuviera éxito no varió entre zonas, ni entre días festivos y laborables, y la interacción entre ambas tampoco fue significativa tras controlar el efecto negativo de la fecha de puesta (Tabla 1; Fig. 1). Por otro lado, la probabilidad de que cada pollo eclosionado sobreviviera hasta el día 15 varió entre zonas pero no varió en relación con el inicio del desarrollo de los pollos (festivos o laborables; Tabla 1). Los pollos del merendero tuvieron una mayor probabilidad de sobrevivir que los situados en el bosque control, independientemente de la festividad del día (resultados de la interacción en la Tabla 1) y tras controlar el efecto negativo de la fecha de puesta (Tabla 1).

3.4. Características fenotípicas de los pollos

Controlamos el crecimiento desde el día 2 hasta el día 15 de 191 pollos distribuidos en 34 cajas nido, de los cuales 90 fueron machos y 101 hembras.

El efecto de la perturbación sobre el peso y tamaño de los pollos varió con la edad (véase el resultado de la triple interacción zona × festividad × edad en la Tabla 2), tras controlar el efecto de la fecha de puesta o el tamaño de la pollada. Las diferencias de peso entre los pollos de días festivos y laborables fueron detectables en el merendero, pero no en el bosque control, desde los 11 días (interacción zona × festividad; a los 11 días $F_{1,29} = 8.39$, $P = 0.007$; a los 15 días véase Tabla 3; efectos de la interacción en el resto de las edades: $P >$

0.30). Los pollos desarrollados inicialmente durante días festivos en el merendero alcanzaron un menor peso que el resto de los pollos, es decir, que los del merendero de días laborables y los de la zona control nacidos de cualquier día de la semana, que no se diferenciaron de los anteriores (Fig. 2).

Tabla 2. Modelo mixto con la identidad del pollo como factor de medidas repetidas para el análisis del crecimiento del peso y la longitud del tarso en relación con el tipo de zona, festividad y sexo del pollo como efectos fijos, y la fecha de puesta y el tamaño de pollada como covariables cuando contribuyeron significativamente al modelo. También se incluyeron todas las interacciones entre los efectos fijos. El tamaño de la pollada y la fecha de puesta (efectos lineal y cuadrático) se incluyeron en los modelos cuando contribuyeron significativamente.

	Peso			Longitud del tarso		
	g.l.	F	<i>P</i>	g.l.	F	<i>P</i>
Efectos estimados entre-sujetos:						
Festividad	1,41.3	1.09	0.302	1,39.1	0.41	0.528
Zona	1,41.6	14.87	<0.001	1,40.8	6.30	0.016
Sexo	1,141	13.65	<0.001	1,137	12.89	<0.001
Festividad × Zona	1,41.3	0.86	0.360	1,39.2	5.44	0.025
Zona × Sexo	1,141	0.07	0.795	1,137	0.17	0.678
Festividad × Sexo	1,141	0.11	0.740	1,137	1.42	0.236
Festividad × Zona × Sexo	1,141	0.36	0.552	1,137	0.41	0.521
Fecha de puesta ²	1,49.8	8.46	0.005			
Fecha de puesta				1,45.1	14.39	<0.001
Tamaño de la pollada	1,402	5.30	0.022	1,204	17.48	<0.001
Efectos estimados dentro de sujetos:						
Edad	4,185	7640	<0.001	2,177	1211.2	<0.001
Festividad × Edad	4,182	4.99	<0.001	2,177	3.37	0.037
Zona × Edad	4,189	20.20	<0.001	2,189	3.49	0.032
Sexo × Edad	4,183	8.68	<0.001	2,181	7.69	<0.001
Festividad × Zona × Edad	4,184	12.94	<0.001	2,182	7.51	<0.001
Zona × Sexo × Edad	4,183	1.73	0.145	2,180	1.65	0.194
Festividad × Sexo × Edad	4,180	2.41	0.051	2,177	0.69	0.501
Festividad × Zona × Sexo × Edad	4,180	1.97	0.102	2,178	1.51	0.223
(Fecha de puesta) ² × Edad	4,201	6.30	<0.001			
Fecha de puesta × Edad				2,196	3.02	0.051
Tamaño de la pollada × Edad	4,241	7.01	<0.001	2,228	1.35	0.262

El tamaño de los pollos (medido como longitud del tarso) varió entre zonas desde el día 11 (todas las $P < 0.025$). Además, encontramos diferencias significativas entre pollos inicialmente desarrollados en días festivos o laborables en el merendero, pero no en el bosque control (interacción zona × festividad; a los 11 días: $F_{1,25.5} = 7.83$; $P = 0.010$; a los 15 días

véase Tabla 3). Los pollos desarrollados inicialmente durante festivos en el merendero fueron más pequeños que los demás, es decir, que los del merendero de días laborables y los de la zona control nacidos de cualquier día de la semana, que no se diferenciaron de los anteriores (Fig. 2).

Por otro lado, la condición física de los pollos volantones (medida a los 15 días de edad) varió entre zonas, y mostró diferencias entre días festivos y laborables sólo en el merendero (Tabla 3). Los pollos inicialmente desarrollados durante días festivos en el merendero tuvieron una condición física menor que los que lo hicieron durante días laborables en el merendero o durante cualquier día en la zona control, mientras que estos pollos no se diferenciaron entre sí.

Tabla 3. Modelo mixto generalizado (GLIMMIX) del peso, tarso y condición física de los pollos en el día 15 en relación a la festividad controlando el efecto de la zona y el sexo de los pollos. Se han incluido todas las interacciones entre los factores, así como la fecha de puesta (forma lineal y cuadrática) y el tamaño de pollada como covariables cuando contribuyeron significativamente a los modelos. Los grados de libertad hacen referencia al denominador (el numerador siempre fue 1).

	Peso			Longitud del tarso			Condición física		
	g.l.	F	<i>P</i>	g.l.	F	<i>P</i>	g.l.	F	<i>P</i>
Festividad	29.1	5.51	0.026	25.8	2.61	0.118	25.9	3.68	0.066
Zona	29.1	19.57	<0.001	25.8	6.00	0.021	26	17.62	<0.001
Sexo	164	68.66	<0.001	168	82.35	<0.001	165	8.59	0.004
Festividad × Zona	29.1	8.10	0.008	25.3	9.27	0.005	26	4.69	0.040
Zona × Sexo	164	3.29	0.071	168	0.77	0.381	165	2.15	0.144
Festividad × Sexo	164	0.80	0.372	168	2.47	0.118	165	4.32	0.040
Festividad × Zona × Sexo	164	3.52	0.062	168	2.15	0.145	165	1.25	0.265
Fecha de puesta				24.6	8.40	0.008			
Tamaño de pollada				29.1	10.54	0.003	29.8	6.12	0.019

El sexo de los pollos no afectó significativamente a la manifestación del efecto de la perturbación (interacciones sexo × zona × festividad para todas las edades: $P > 0.062$). Por otro lado, a partir del día 8 empezó a ser evidente el dimorfismo sexual a favor de los machos en el peso ($F_{1,169} = 10.35$; $P = 0.002$) y el tamaño ($F_{1,166} = 6.92$; $P = 0.009$), manteniéndose dichas diferencias hasta la edad de 15 días (todas las $P < 0.003$). Además de ser mayores y más pesados, los pollos machos volaron con mejor condición física que las hembras (Tabla 3). Por último, las hembras que se desarrollaron inicialmente durante los días festivos tuvieron una menor condición física que las hembras que se desarrollaron inicialmente en días

laborables ($t_{1,33.6} = 2.60$, $P = 0.014$), mientras que en los machos no encontramos estas diferencias ($t_{1,36.3} = 0.97$, $P = 0.339$). Sin embargo, este efecto no fue diferente entre zonas (interacción sexo \times zona \times festividad no significativa; Tabla 3).

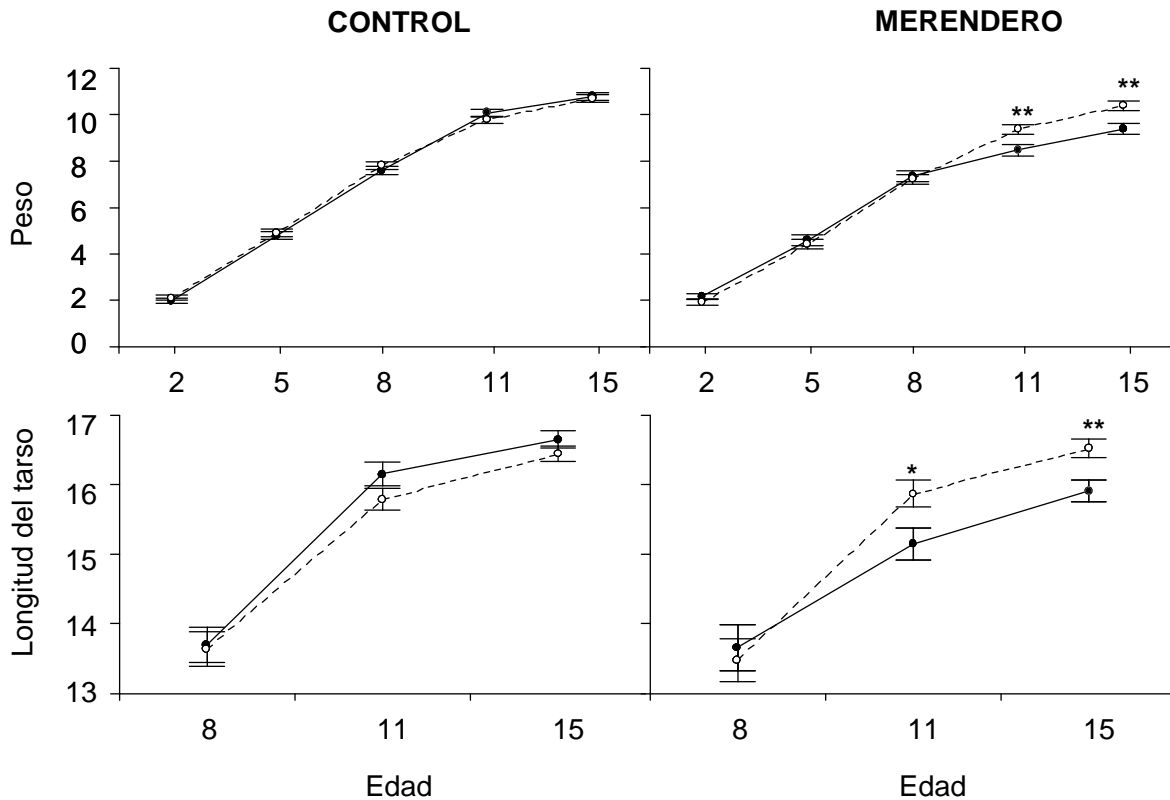


Figura 2. Peso y longitud del tarso de los pollos de herrerillo común a diferentes edades en el bosque control y en el merendero (medias de mínimos cuadrados \pm SE obtenidas para cada edad de los modelos generalizados mixtos). Los círculos en negro y las líneas continuas representan pollos con un desarrollo inicial en días festivos, mientras que los círculos blancos y las líneas discontinuas representan pollos con un desarrollo inicial en días laborables. Los asteriscos indican la edad en la que las diferencias fueron significativas en el merendero (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$). Las comparaciones entre pollos de la misma edad no perturbados (todos los del bosque control y los del merendero de días laborables) fueron todas no significativas ($P > 0.10$)

3.5. Variación de las características fenotípicas de los pollos dentro del nido

El coeficiente de variación del peso dentro del nido fue diferente entre zonas ($F_{1,28} = 14.31$; $P < 0.001$) y entre días festivos o laborables ($F_{1,28} = 4.82$; $P = 0.037$). Sin embargo, también encontramos una interacción significativa entre zona y festividad ($F_{1,28} = 8.31$; $P = 0.007$). Las polladas inicialmente desarrolladas durante festivos en el merendero tuvieron mayor variación en el peso dentro del nido que el resto, es decir que las polladas de días laborables del merendero (tests *a posteriori* HSD; $P = 0.016$) y que las polladas de cualquier día de la

zona control ($P < 0.005$ para ambos tipos). El resto de las nidadas no variaron entre sí (HSD; $P > 0.75$). El coeficiente de variación de la longitud del tarso dentro del nido no varió entre zonas ($F_{1,28} = 0.02$; $P = 0.881$) ni entre días festivos o laborables ($F_{1,28} = 3.81$; $P = 0.061$), y tampoco fue significativa su interacción ($F_{1,28} = 0.02$; $P = 0.891$).

4. Discusión

Este estudio muestra que una perturbación humana intensa durante los primeros días tras la eclosión puede tener consecuencias a más largo plazo en el desarrollo final de pollos de herrerillo común. Con nuestra aproximación semi-experimental podemos concluir que las deficiencias fenotípicas (peso, tamaño y condición física) de los pollos que iniciaron su desarrollo en el merendero coincidiendo con días festivos fueron debidas a los elevados niveles de perturbación humana experimentados por dichos pollos, y no a diferencias en la calidad del hábitat. De hecho, los pollos del merendero que iniciaron su desarrollo durante días laborables alcanzaron un desarrollo fenotípico igual al de todos los pollos nacidos en la zona control, una zona donde, además, nacer en fin de semana no implicó ningún tipo de consecuencia para los pollos de herrerillo.

En contra de nuestras suposiciones iniciales, la supervivencia de los pollos y el éxito reproductivo de las parejas variaron entre zonas independientemente de la perturbación existente en el merendero en el momento de la eclosión. Detectamos un mayor número de pollos, productividad y supervivencia de cada pollo en el merendero con respecto a la zona control tras controlar el efecto de la fecha de puesta. Esta mayor fecundidad en el merendero no parece ser atribuible a la calidad de las parejas de herrerillo que nidificaron en dicha zona, ya que tanto la edad como la condición de los reproductores fueron similares en ambas zonas. Este resultado, por otra parte, sugiere que los adultos no encontraron diferencias en la calidad ambiental de ambos hábitats cuando seleccionaron sus territorios de cría, ni pudieron probablemente anticipar los eventos de perturbación humana posteriormente ocurridos en una de esas zonas solamente. Por otro lado, dado que la probabilidad de fracaso total de los nidos no varió entre zonas, los resultados observados para el éxito reproductivo de las parejas se debieron a un efecto combinado de fracasos totales de los nidos y de reducción parcial de la nidada. Otros estudios han encontrado para varias especies un mayor éxito reproductivo en áreas humanizadas, sugiriendo que la mayor abundancia de recursos alimenticios junto con menores tasas de depredación podrían mediar estos resultados (Hörak y Lebreton, 1998; Isaksson y Andersson, 2007; Newhouse *et al.*, 2008). En nuestro estudio, el 36.4% de los

fracasos fuera del merendero fueron debidos a la depredación por pico picapinos (más un nido en el que la depredación fue parcial) mientras que dentro del merendero no identificamos ningún caso de depredación de nidos.

Aunque los pollos sometidos a una perturbación humana intensa durante los primeros días tras la eclosión no tuvieron una mortalidad mayor que el resto, sí acabaron desarrollando peores características fenotípicas: un menor tamaño y peso final, y una peor condición física. La presencia humana puede inducir en los adultos comportamientos antidepredatorios que disminuyan el cuidado de los pollos (Fernández y Azkona, 1993; Verhulst *et al.*, 2001). Por lo tanto, una menor atención de los adultos en los días con elevada presencia humana podría haber causado el peor desarrollo de los pollos, bien por una peor alimentación, si a los padres se les hace más difícil alimentar a los pollos, o por unas condiciones térmicas adversas, si las hembras dedican menos tiempo a empollar a los pollos, y éstos tienen que asignar energía a su propia termorregulación en lugar de crecer (Dawson *et al.*, 2005). La falta de alimento es uno de los principales determinantes ambientales de las tasas de crecimiento de las aves, sin embargo sus efectos suelen ser inmediatos (Gebhardt-Henrich y Richner, 1998; Mugabo *et al.*, 2010). En nuestro estudio, en cambio, los efectos negativos en el crecimiento no se manifestaron inmediatamente, sino que comenzaron a ser evidentes a partir de los 11 días. Se ha demostrado que, durante periodos adversos en el crecimiento, los individuos pueden invertir sus reservas en desarrollar aquellas estructuras que garantizan su supervivencia inmediata en detrimento de otros órganos, una decisión cuyas consecuencias negativas pueden manifestarse más adelante (Metcalfé y Monaghan, 2001; Krause *et al.*, 2009). Por ejemplo, McCarty (2001) encontró que aunque los pollos de golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) sometidos a un corto periodo de carencia de alimento en las fases iniciales del crecimiento eran capaces de alcanzar un peso final similar al de los pollos no sometidos a restricciones de alimento, no fueron sin embargo capaces de compensar sus tamaños estructurales. Independientemente de las causas fisiológicas que intervengan en el peor crecimiento de los pollos inicialmente perturbados, sus consecuencias son importantes porque las características fenotípicas con las que los pollos salen del nido se relacionan con su eficacia biológica, a través de su supervivencia y fecundidad futuras (Gustafsson y Sutherland, 1988; Magrath, 1991; van de Pol *et al.*, 2006).

En nuestro estudio, la perturbación humana máxima tiene una frecuencia semanal, y la estancia media de los pollos en el nido supera las dos semanas, por lo que todos los pollos del merendero sufrieron al menos otro evento de perturbación intensa en edades más avanzadas. Sin embargo, la ausencia de diferencias fenotípicas entre los pollos que inicialmente se

desarrollaron en el merendero sin elevada perturbación con respecto a los pollos de la zona control sugiere que la edad a la que se produzca la perturbación es relevante para la manifestación de sus efectos perjudiciales, siendo críticos estos primeros días tras la eclosión. Además, la defensa y cuidado parental del nido se incrementa en función de la edad de los pollos, lo que puede contribuir a explicar que los eventos de perturbación tengan consecuencias especialmente importantes cuando se producen en los primeros días de desarrollo (Pavel y Bureš, 2001; Campobello y Sealy, 2010).

En biología de la conservación, comprender cuándo y cómo ciertos eventos de perturbación humana interfieren con la reproducción de los animales es crucial para discriminar periodos críticos y anticipar consecuencias negativas a largo plazo. Desde una perspectiva de gestión, nuestros resultados sugieren que limitar la carga visitantes en los merenderos durante los fines de semana durante la época de reproducción de las aves podría reducir el impacto del uso de estas infraestructuras, ya que la perturbación que pudiera existir entre semana parece no tener efecto. Sin embargo, hay que sopesar que, por un lado, esta limitación solo beneficiaría a una proporción pequeña de la población y que, por otro lado, demasiada restricción podría desagradar a la gente y reducir los beneficios de la educación y concienciación del público que genera estar en contacto con la naturaleza, lo que eventualmente puede inducir un menor apoyo público para la conservación (Bogner, 1999; Taylor y Knight, 2003). Por último, la colocación de cajas nido en áreas de merenderos podría suponer a los herrerillos ciertos beneficios positivos en cuanto al éxito reproductivo de las parejas (posiblemente mediados por una aparente mayor protección frente a los depredadores y abundancia de alimento), sin embargo los elevados niveles de afluencia de visitantes de los días festivos puede implicar efectos negativos a largo plazo si afecta a los pollos al inicio de su crecimiento.

Agradecimientos

A Ana Bermejo, Javier de la Puente, Marta Quitián y Emilio Escudero por su ayuda en el trabajo de campo. A Patrimonio Nacional y su guardería forestal en San Lorenzo del Escorial por cedernos los datos de su estación meteorológica. Nuestra investigación fue financiada por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (proyecto CGL2007-62937/BOS, a JP).

BIBLIOGRAFÍA

Bibliografía

- Abrams, P.A. 1993. Why predation rate should not be proportional to predator density. *Ecology*, 74: 726-733.
- Albores-Barajas, Y.V. 2007. *The effects of human disturbance and climatic conditions on breeding Cassin's auklets*. Tesis Doctoral. University of Glasgow.
- Albores-Barajas, Y.V., Soldatini, C. & Furness, R.W. 2009. Are burrow nesting seabird chicks affected by human disturbance? *Waterbirds*, 32: 572-578.
- Andersson, M., Wiklund, C.G. & Rundgren, H. 1980. Parental defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour*, 28: 536-542.
- Arlt, D. & Pärt, T. 2007. Nonideal breeding habitat selection: a mismatch between preference and fitness. *Ecology*, 88: 792-801.
- Arnold, K., Blount, J., Metcalfe, N., Orr, K., Adam, A., Houston, D. & Monaghan, P. 2007. Sex-specific differences in compensation for poor neonatal nutrition in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology*, 38: 356-366.
- Arroyo, B. & Razin, M. 2006. Effect of human activities on bearded vulture behaviour and breeding success in the French Pyrenees. *Biological Conservation*, 128: 276-284.
- Atauri, J.A., Bravo, M.B. & Ruiz, A. 2000. Visitors' landscape preferences as a tool for management of recreational use in natural areas: A case study in Sierra de Guadarama (Madrid, Spain). *Landscape Research*, 25: 49-62.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96: 373-382.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. 1995. *The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 p/a matrices*. Chicago: AICS Research Inc. University Park, NM and The Field Museum.
- Baines, D. & Richardson, M. 2007. An experimental assessment of the potential effects of human disturbance on Black Grouse *Tetrao tetrix* in the North Pennines, England. *Ibis*, 149: 56-64.
- Balmford, A., Beresford, J., Green, J., Naidoo, R., Walpole, M. & Manica, A. 2009. A global perspective on trends in nature-based tourism. *PLoS Biology* 7: e1000144.
- Barba, E. & Gil-Delgado, J.A. 1990. Competition for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves. *Ecography*, 13: 183-186.
- Batary, P. & Baldi, A. 2004. Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology*, 18: 389-400.

- Baudains, T.P. & Lloyd, P. 2007. Habituation and habitat changes can moderate the impacts of human disturbance on shorebird breeding performance. *Animal Conservation*, 10: 400-407.
- Bautista, L.M., García, J.T., Calmaestra, R.G., Palacín, C., Martín, C., Morales, M.B., Bonal, R. & Viñuela, J. 2004. Effect of weekend road traffic on the use of space by raptors. *Conservation Biology*, 18: 726-732.
- Beale, C.M. 2007. Managing visitor access to seabird colonies: a spatial simulation and empirical observations. *Ibis*, 149: 102-111.
- Beale, C.M. & Monaghan, P. 2004a. Human disturbance: people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology*, 41: 335-343.
- Beale, C.M. & Monaghan, P. 2004b. Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? *Animal Behaviour*, 68: 1065-1069.
- Beale, C.M. & Monaghan, P. 2005. Modelling the effects of limiting the number of visitors on failure rates of seabird nests. *Conservation Biology*, 19: 2015-2019.
- Benninger-Truax, M., Vankat, J.L. & Schaefer, R.L. 1992. Trail corridors as habitat and conduits for movement of plant species in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Landscape Ecology*, 6: 269-278.
- Benson, T.J., Brown, J.D. & Bednarz, J.C. 2010. Identifying predators clarifies predictors of nest success in a temperate passerine. *Journal of Animal Ecology*, 79: 225-234.
- Birke, L. 2002. Effects of browse, human visitors and noise on the behaviour of captive orang utans. *Animal Welfare*, 11: 189-202.
- Bisson, I.A., Butler, L.K., Hayden, T.J., Romero, L.M. & Wikelski, M.C. 2009. No energetic cost of anthropogenic disturbance in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 961-969.
- Bisson, I.A., Ferrer, M. & Bird, D.M. 2002. Factors influencing nest-site selection by Spanish Imperial Eagles. *Journal of Field Ornithology*, 73: 298-302.
- Blanco, G. & Bertelotti, M. 2002. Differential predation by mammals and birds: implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 137-146.
- Blumstein, D.T. 2006. Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour*, 71: 389-399.
- Blumstein, D.T., Anthony, L.L., Harcourt, R. & Ross, G. 2003. Testing a key assumption of wildlife buffer zones: is flight initiation distance a species-specific trait? *Biological*

- Conservation*, 110: 97-100.
- Blumstein, D.T., Fernández-Juricic, E., Zollner, P.A. & Garity, S.C. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology*, 42: 943-953.
- Bogner, F.X. 1998. The influence of short-term outdoor ecology education on long-term variables of environmental perception. *Journal of Environmental Education*, 29: 17-29.
- Bogner, F.X. 1999. Empirical evaluation of an educational conservation programme introduced in Swiss secondary schools. *International Journal of Science Education*, 21: 1169-1185.
- Bolduc, F. & Guillemette, M. 2003. Human disturbance and nesting success of Common Eiders: interaction between visitors and gulls. *Biological Conservation* 110: 77-83.
- Bolger, D.T., Alberts, A.C., Sauvajot, R.M., Potenza, P., McCalvin, C., Tran, D., Mazzoni, S. & Soulé, M.E. 1997. Response of rodents to habitat fragmentation in coastal southern California. *Ecological Applications*, 7: 552-563.
- Bonier, F., Martin, P.R. & Wingfield, J.C. 2007. Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters*, 3: 670-673.
- Bouton, S.N., Frederick, P.C., Rocha, C.D., Barbosa dos Santos, A.T. & Bouton, T.C. 2005. Effect of tourist disturbance on wood stork nesting success and breeding behavior in the Brazilian Pantanal. *Waterbirds*, 28: 487-497.
- Brown, M.E. 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67-135.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1991. Human distance and birds: tolerance and response distances of resident and migrant species in India. *Environmental Conservation*, 18: 158-165.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1998. Effects of ecotourists on bird behaviour at Loxahatchee National Wildlife Refuge, Florida. *Environmental Conservation*, 25: 13-21.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information theoretic approach (2nd ed.)*. New York: Springer-Verlag.
- Butler, R.W. 1980. The concept of a tourist area cycle of evolution: implications for management of resources. *Canadian Geographer*, 24: 5-12.
- Campobello, D. & Sealy, S.G. 2010. Enemy recognition of reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*): threats and reproductive value act independently in nest defence modulation. *Ethology*, 116: 498-508.
- Cardoni, D.A., Favero, M. & Isacch, J.P. 2008. Recreational activities affecting the habitat use by birds in Pampa's wetlands, Argentina: implications for waterbird conservation.

- Biological Conservation*, 141: 797-806.
- Carney, K.M. & Sydesman, W.J. 1999. A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. *Waterbirds*, 22: 68-79.
- Carter, G.M., Legare, M.L., Breininger, D.R. & Oddy, D.M. 2007. Nocturnal nest predation: a potential obstacle to recovery of a Florida Scrub-Jay population. *Journal of Field Ornithology*, 78: 390-394.
- Caviedes-Vidal, E. & Karasov, W.H. 2001. Developmental changes in digestive physiology of nestling house sparrows. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 769-782.
- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. 2009. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. *Journal of Animal Ecology*, 78: 497-503.
- Chalfoun, A.D., Thompson III, F.R. & Ratnaswamy, M.J. 2002. Nest predators and fragmentation: A review and meta-analysis. *Conservation Biology*, 16: 306-318.
- Civantos E., López P. & Martín, J. 2010. Non-lethal effects of predators on body growth and health state of juvenile lizards, *Psammodromus algirus*. *Physiology & Behavior*, 100: 332-339.
- Clark, R.G. & Nudds, T.D. 1991. Habitat patch size and duck nesting success: the crucial experiments have not been performed. *Wildlife Society Bulletin*, 19: 534-543.
- Cleary, D.F.R., Genner, M.J., Boyle, T.J.B., Setyawati, T., Angraeti, C.D. & Menken, S.B.J. 2005. Associations of bird species richness and community composition with local- and landscape-scale environmental factors in Borneo. *Landscape and Urban Planning*, 20: 989-1001.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.L. & Dinetti, M. 2006. Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127: 336-344.
- Cody M.L. (ed.). 1985. *Habitat selection in birds*. New York : Academic Press.
- Cooke, A.S. 1980. Observations on how close certain passerine species will tolerate an approaching human in rural and suburban areas. *Biological Conservation*, 18: 85-88.
- Cordell, H.K., Green, G.T., Leeworthy, V.R., Stephens, R., Fly, M.J. & Betz, C.J. 2005. United States of America: outdoor recreation. Pp 245-264, en G. Cushman, A.J. Veal & J. Zuzanek (eds.). *Free time and leisure participation: international perspectives*. Wallingford (U.K): CABI Publishing.
- Cordero, P.J. & Rodríguez-Teijeiro J.D. 1990. Spatial segregation and interaction between House Sparrows and Tree Sparrows (*Passer* spp.) in relation to nest site. *Ekologia*

- Polska*, 38: 443-452.
- Cramp, S. 1998. *The complete birds of the western palaeartic on CD-ROM*. Oxford: Oxford University Press.
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis*, 150: 3-17.
- D'Eon, R.G. 1997. Vegetative concealment, proximity to trails, and predator activity as relative factors affecting nest success and egg loss in spruce grouse, *Dendragapus canadensis*. *Canadian Field-Naturalist*, 111: 399-402.
- Datta, A. & Rawat, G.S. 2004. Nest-site selection and nesting success of three hornbill species in Arunachal Pradesh, north-east India: *Buceros bicornis*, *Aceros undulatus* and *Anthracoceros albirostris*. *Bird Conservation International*, 14: 249-262.
- Dawson, R.D., Lawrie, C.C. & O'Brien, E.L. 2005. The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*, 144: 499-507.
- Díaz, L. & Carrascal, L.M. 2006. Influence of habitat structure and nest site features on predation pressure of artificial nests in Mediterranean oak forests. *Ardeola*, 53: 69-81.
- Dickens, S.J.M., Gerhardt, F. & Collinge, S.K. 2005. Recreational portage trails as corridors facilitating non-native plant invasions of the Boundary Waters Canoe Area Wilderness (USA). *Conservation Biology*, 19: 1653-1657.
- Dubiec, A., Cichon, M. & Deptuch, K. 2006. Sex-specific development of cell-mediated immunity under experimentally altered rearing conditions in blue tit nestlings. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 1759-1764.
- Dunn, E.H. 1975 The timing of endothermy in the development of altricial birds. *The Condor*, 77: 288-293.
- Dwyer, J.F. 1988. Predicting daily use of urban forest recreation sites. *Landscape and Urban Planning*, 15: 127-138.
- Eason, P.K., Sherman, P.T., Rankin, O. & Coleman, B. 2006. Factors affecting flight initiation distance in American Robins. *Journal of Wildlife Management*, 70: 1796-1800.
- Eglington, S.M., Gill, J.A., Smart, M.A., Sutherland, W.J., Watkinson, A.R. & Bolton, M. 2009. Habitat management and patterns of predation of Northern Lapwings on wet grasslands: The influence of linear habitat structures at different spatial scales. *Biological Conservation*, 142: 314-324.
- Elkins, N. 1983. *Weather and Bird Behaviour*. Calton: T. & A.D. Poyser Ltd.
- Ellenberg, U., Mattern, T., Seddon, P.J. & Jorquera, G.L. 2006. Physiological and

- reproductive consequences of human disturbance in Humboldt penguins: The need for species-specific visitor management. *Biological Conservation*, 133: 95-106.
- Engqvist, L. 2005. The mistreatment of covariate interaction terms in linear model analyses of behavioural and evolutionary ecology studies. *Animal Behaviour*, 70: 967-971.
- Fargallo, J.A. 2004. Latitudinal trends of reproductive traits in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Ardeola*, 51: 177-190.
- Fernández, C. & Azkona, P. 1993. Human disturbance affects parental care of marsh harriers and nutritional status of nestlings. *Journal of Wildlife Management*, 57: 602-608.
- Fernández-Juricic, E. 2000. Local and regional effects of pedestrians on forest birds in a fragmented landscape. *Condor*, 102: 247-255.
- Fernández-Juricic, E. 2001. Avian spatial segregation at edges and interiors of urban parks in Madrid, Spain. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1303-1316.
- Fernández-Juricic, E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with breeding birds in urban habitat fragments. *Oecologia*, 131: 269-278.
- Fernández-Juricic, E., Jimenez, M.D. & Lucas, E. 2001. Bird tolerance to human disturbance in urban parks of Madrid (Spain). Management implications. Pp. 259-273, en J.M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly (eds.). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Dordrecht (The Netherlands): Kluwer Academic Press.
- Fernández-Juricic, E., Sallent, A., Sanz, R. & Rodriguez-Prieto, I. 2003. Testing the risk-disturbance hypothesis in a fragmented landscape: nonlinear responses of house sparrows to humans. *Condor*, 105: 316-326.
- Fernández-Juricic, E. & Tellería, J.L. 2000. Effects of human disturbance on blackbird (*Turdus merula*) spatial and temporal feeding patterns in urban parks of Madrid (Spain). *Bird Study*, 47: 13-21.
- Field, R.H., Anderson, G.Q.A. & Gruar, D.J. 2008. Land-use correlates of breeding performance and diet in Tree Sparrows *Passer montanus*. *Bird Study*, 55: 280-289.
- Finch, D.M. 1989. Relationships of surrounding riparian habitat to nest-box use and reproductive outcome in house wrens. *Condor*, 91: 848-859.
- Finney, S.K., Pearce-Higgins, J.W. & Yalden, D.W. 2005. The effect of recreational disturbance on an upland breeding bird, the golden plover *Pluvialis apricaria*. *Biological Conservation*, 121: 53-63.
- Fletcher, R.J., McKinney, S.T. & Bock, C.E. 1999. Effects of recreational trails on wintering diurnal raptors along riparian corridors in a Colorado grassland. *Journal of Raptor Research*, 33: 233-239.

- Fontaine, J.J., Martel, M., Markland, H.M., Niklison, A.M., Decker, K.L. & Martin, T.E. 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos*, 116: 1887-1894.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.
- Frid, A. & Dill, L.M. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6: 11.
- Gauthier, G. & Smith, J.N.M. 1987. Territorial behaviour, nest site availability, and breeding density in Buffleheads. *Journal of Animal Ecology*, 56: 171-184.
- Gebhardt-Henrich, S. & H. Richner. 1998. Causes of growth variation and its consequences for fitness. Pp. 324-339 En J.M. Starck & R.E. Ricklefs (eds.). *Avian growth and development*. Oxford (U.K): Oxford University Press.
- Geist, C., Liao, J., Libby, S. & Blumstein, D.T. 2005. Does intruder group size and orientation affect flight initiation distance in birds? *Animal Biodiversity and Conservation*, 28: 69-73.
- Geneletti, D. & van Duren, I. 2008. Protected area zoning for conservation and use: A combination of spatial multicriteria and multiobjective evaluation. *Landscape and Urban Planning*, 85: 97-110.
- Gering, J.C. & Blair, R.B. 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography*, 22: 532-541.
- Giese, M. 1996. Effects of human activity on Adelie penguin *Pygoscelis adeliae* breeding success. *Biological Conservation*, 75: 157-164.
- Gill, J.A., Norris, K. & Sutherland, W.J. 2001. Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, 97: 265-268.
- Godfray, H.C.J. 1995. Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature*, 376: 133-138.
- Gómez-Limón, F.J. 1996. *Usos recreativos en los espacios naturales: Frecuentación, factores explicativos e impactos asociados. El caso de la Comunidad de Madrid*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Gómez-Limón, F.J. & de Lucio, J.V. 1995. Recreational activities and loss of diversity in grasslands in Alta Manzanares Natural Park, Spain. *Biological Conservation*, 74: 99-105.
- González, L.M., Arroyo, B.E., Margalida, A., Sánchez, R. & Oria, J. 2006. Effect of human activities on the behaviour of breeding Spanish imperial eagles (*Aquila adalberti*):

- management implications for the conservation of a threatened species. *Animal Conservation*, 9: 85-93.
- Griffiths, R., Double, M., Orr, K. & Dawson, R.J.G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7: 1071-1076.
- Grossberg, R., Treves, A. & Naughton-Treves, L. 2003. The incidental ecotourist: Measuring visitor impacts on endangered howler monkeys at a Belizean archaeological site. *Environmental Conservation*, 30: 40-51.
- Gustafsson, L & Sutherland, W.J. 1988. The cost of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335: 813-815.
- Hadwen, W.L., Hill, W. & Pickering, C.M. 2007. Icons under threat: Why monitoring visitors and their ecological impacts in protected areas matters. *Ecological Management and Restoration*, 8: 177-181.
- Harmsen, B.J., Foster, R.J., Silver, S., Ostro, L. & Doncaster, C.P. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: A case study from Belize. *Biotropica*, 42: 126-133.
- Hawrot, R.Y. & Niemi, G.J. 1996. Effects of edge type and patch shape on avian communities in a mixed conifer-hardwood forest. *Auk*, 113: 586-598.
- Hayward, L.S. & Wingfield, J.C. 2004. Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *General and Comparative Endocrinology*, 135: 365-71.
- Heij, C.J. & Moeliker, C.W. 1990. Population dynamics of Dutch House Sparrows in urban, suburban and rural habitats. Pp 59-86, en J. Pinowski & J.D. Summers-Smith (eds.). *Granivorous Birds in the Agricultural Landscape*. Warsaw: Polish Scientific Publishers.
- Heil, L., Fernández-Juricic, E., Renison, D., Nguyen, V., Cingolani, A.M. & Blumstein, D.T. 2007. Avian responses to tourism in the biogeographically isolated high Córdoba Mountains, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1009-1026.
- Hickman, S. 1990. Evidence of edge species attraction to nature trails within deciduous forest. *Natural Areas Journal*, 10: 3-5.
- Holway, D.A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Black-throated Blue Warbler. *Condor*, 93: 575-581.
- Hörak, P. & Lebreton, J-D. 1998. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat: a comparison of urban and rural populations. *Ibis*, 140: 205-209.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 1989. *Applied logistic regression*. New York: John Wiley &

Sons.

- Ibáñez-Álamo, J.D. & Soler, M. 2010. Investigator activities reduce nest predation in blackbirds. *Journal of Avian Biology*, 41: 208-212.
- Ikuta, L.A. & Blumstein, D.T. 2003. Do fences protect birds from human disturbance? *Biological Conservation*, 112: 447-452.
- Isaksson, C. & Andersson, S. 2007. Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38: 564-572.
- Jacobson, S.K. & Robles, R. 1992. Ecotourism, sustainable development, and conservation education: Development of a tour guide-training program in Tortuguero, Costa Rica. *Environmental Management*, 16: 701-13.
- Jarvis, P.J. 2005 Reaction of animals to human disturbance, with particular reference to flight initiation distance. *Recent Research Developments in Ecology*, 3: 1-20.
- Jarvis, P.J. 2008. *The reaction of animals to human disturbance: an annotated bibliography*. Revised edition. Birmingham: Urban Environment.
- Jenness, J. 2004. Nearest features (nearfeat.avx) extension for ArcView 3.x, v. 3.8a. Jenness Enterprises. Available at: http://www.jennessent.com/arcview/nearest_features.htm Último acceso: 29/11/2010.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. London (UK): Academic Press.
- Johnson, J. & Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 101-108.
- Johnston, R.D. 1993. Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the House Martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology*, 7: 255-266.
- Kangas, K., Luoto, M., Ihantola, A., Tomppo, E. & Siikamäki, P. 2010. Recreation-induced changes in boreal bird communities in protected areas. *Ecological Applications*, 20: 1775-1786.
- Kight, C.R. & Swaddle, J.P. 2007. Associations of anthropogenic activity and disturbance with fitness metrics of eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Biological Conservation*, 138: 189-197.
- Kleindorfer, S., Fessl, B. & Hoi, H. 2005. Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour*, 69: 307-313.
- Knight, R.L. & Cole, D.N. 1995. Wildlife responses to recreationists. Pp. 51-69, en R.L. Knight & K.J. Gutzwiller (eds.). *Wildlife and recreationists: Coexistence through management and research*. Washington, DC: Island Press.

- Knight, R.L. & Fitzner, R.E. 1985. Human disturbance and nest site placement in Black-billed Magpies. *Journal of Field Ornithology*, 56: 153-157.
- Knight, R.L. & Gutzwiller, K.J. (eds.). 1995. *Wildlife and recreationists: Coexistence through management and research*. Washington, DC: Island Press.
- Kolbe, J.J. & Janzen, F.J. 2002. Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology*, 83: 269-281.
- Krause, E.T., Honarmand, M., Wetzel, J. & Naguib, M. 2009. Early fasting is long lasting: Differences in early nutritional conditions reappear under stressful conditions in adult female zebra finches. *PLoS ONE*, 4: e5015.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology*, 52: 2-22.
- Krüger, O. 2002. Analysis of nest occupancy and nest reproduction in two sympatric raptors: common buzzard *Buteo buteo* and goshawk *Accipiter gentilis*. *Ecography*, 25: 523-532.
- Kuhar, C.W. 2008. Group differences in captive gorillas' reaction to large crowds. *Applied Animal Behaviour Science*, 110: 377-385.
- Kunz, C. & Ekman, J. 2000 Genetic and environmental components of growth in nestling blue tits (*Parus caeruleus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 199-212.
- Lafferty, K.D. 2001. Birds at a Southern California beach: seasonality, habitat use and disturbance by human activity. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1949-1962.
- Lahti, D.C. 2001. The 'edge effect on nest predation' hypothesis after twenty years. *Biological Conservation*, 99: 365-374.
- Langston, R.H.W., Liley, D., Murison, G., Woodfield, E. & Clarke, R.T. 2007. What effects do walkers and dogs have on the distribution and productivity of breeding European Nightjar *Caprimulgus europaeus*? *Ibis*, 149: 27-36.
- Larivière, S. 2003. Edge effects, predator movements, and the travel-lane paradox. *Wildlife Society Bulletin*, 31: 315-320.
- Larivière, S. & Messier, F. 2001. Temporal patterns of predation of duck nests in the Canadian prairies. *American Midland Naturalist*, 146: 339-344.
- Leightona, P.A. 2010. Conservation and the scarecrow effect: Can human activity benefit threatened species by displacing predators? *Biological Conservation*, 143: 2156-2163.
- Leseberg, A., Hockey, P.A.R. & Loewenthal, D. 2000. Human disturbance and the chick-rearing ability of African black oystercatchers (*Haematopus moquini*): a geographical perspective. *Biological Conservation*, 96: 379-385.

- Liddle, M.J. 1991. Recreation ecology: Effects of trampling on plants and corals. *Trends in Ecology & Evolution*, 6: 13-17.
- Liddle, M.J. 1997. *Recreation Ecology: The ecological impact of outdoor recreation and ecotourism*. London: Chapman and Hall.
- Liley, D. & Sutherland, W.J. 2007. Predicting the population consequences of human disturbance for Ringed Plovers *Charadrius hiaticula*: a game theory approach. *Ibis*, 149: 82-94.
- Lima, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84: 485-513.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- Lindenmayer, D.B. & Fischer, J. 2006. *Habitat fragmentation and landscape change: An ecological and conservation synthesis*. Washington, DC: Island Press.
- Lindsay, K., Craig, J. & Low, M. 2008. Tourism and conservation: the effects of track proximity on avian reproductive success and nest selection in an open sanctuary. *Tourism Management*, 29: 730-739.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 343-348.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., Wolfinger, R.D. & Schabenberger, O. 2006. *SAS for mixed models*. 2nd ed. Cary: SAS Institute Inc.
- Littell, R.C., Pendergast, J. & Natarajan, R. 2000. Modelling covariance structure in the analysis of repeated measures data. *Statistics in Medicine*, 19: 1793-1819.
- López-Flores, V., MacGregor-Fors, I. & Schondube, J.E. 2009. Artificial nest predation along a Neotropical urban gradient. *Landscape and Urban Planning*, 92: 90-95.
- MacArthur, R.H., MacArthur, J.W. & Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist*, 96: 167-174.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 183-186.
- Magrath, R.D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*, 60: 335-351.
- Mallord, J.W., Dolman, P.M., Brown, A.F. & Sutherland, W.J. 2007. Linking recreational disturbance to population size in a ground-nesting passerine. *Journal of Applied Ecology*, 44: 185-195.
- Manor, R. & Saltz, D. 2003. Impact of human nuisance disturbance on vigilance and group

- size of a social ungulate. *Ecological Applications*, 13: 1830-1834.
- Martin, T.E. 1987. Artificial nest experiments: Effects of nest appearance and type of predator. *Condor*, 89: 925-928.
- Martin, T.E. 1993. Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns. *BioScience*, 43: 523-532.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs*, 65: 101-127.
- Martínez-Abraín, A., Oro, D., Conesa, D. & Jiménez, J. 2008. Compromise between seabird enjoyment and disturbance: the role of observed and observers. *Environmental Conservation*, 35: 104-108.
- Martínez-Padilla, J., Martínez, J., Dávila, J.A., Merino, S., Moreno, J. & Millán, J. 2004. Within-brood size differences, sex and parasites determine blood stress protein levels in Eurasian Kestrel nestlings. *Functional Ecology*, 18: 426-434.
- Marzluff, J.M. & Neatherlin, E. 2006. Corvid response to human settlements and campgrounds: Causes, consequences, and challenges for conservation. *Biological Conservation*, 130: 301-314.
- Mason, J.H., Moorman, C.E., Hess, G.R. & Sinclair, K.E. 2007. Designing suburban greenways to provide habitat for forest-breeding birds. *Landscape and Urban Planning*, 80: 153-164.
- McCarty, J.P. 2001. Variation in growth of tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *Auk*, 118: 176-190.
- McCollin, D. 1998. Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography*, 21: 247-260.
- McGowan, C.P. & Simons, T.R. 2006. Effects of human recreation on the incubation behavior of American Oystercatchers. *Wilson Journal of Ornithology*, 118: 485-493.
- McKinney, M.L. 2002. Urbanization, biodiversity and conservation. *BioScience*, 52: 883-890.
- McKinney, M.L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127: 247-260.
- Medeiros, R., Ramos, J.A., Paiva, V.H., Almeida, A., Pedro, P. & Antunes, S. 2007. Signage reduces the impact of human disturbance on little tern nesting success in Portugal. *Biological Conservation*, 135: 99-106.
- Merkle, W.W. 2002. *Recreational trail-use effects on American Robin (Turdus migratorius) and Yellow Warbler (Dendroica petechia)*. Nesting ecology and behavior. Tesis Doctoral. University of Colorado.

- Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 254-260.
- Miller, J.R. & Hobbs, N.T. 2000. Recreational trails, human activity and nest predation in lowland riparian areas. *Landscape and Urban Planning*, 50: 227-236.
- Miller, S.G., Knight, R.L. & Miller, C.K. 1998. Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecological Applications*, 8: 162-169.
- Miller, S.G., Knight, R.L. & Miller, C.K. 2001. Wildlife responses to pedestrians and dogs. *Wildlife Society Bulletin*, 29: 124-132.
- Minot, E.O. & M. Perrins, C. 1986. Interspecific interference competition – nest sites for blue and great tits. *Journal of Animal Ecology*, 55: 331-350.
- Mock, D.W., Schwagmeyer, P.L. & Dugas, M.B. 2009. Parental provisioning and nestling mortality in house sparrows. *Animal Behaviour*, 78: 677-684.
- Møller, A.P. 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 63-75.
- Montgomerie, R.D. & Weatherhead, P.J. 1988. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *The Quarterly Review of Biology*, 63: 167-187.
- Monz, C., Roggenbuck, J., Cole, D., Brame, R. & Yoder, A. 2000. Wilderness party size regulations: Implications for management and a decisionmaking framework. Pp. 265-273, en D.N. Cole, S.F. McCool, W.T. Borrie & J. O'Loughlin (eds.). *Wilderness science in a time of change conference, volume 4: Wilderness visitors, experiences, and visitor management*. Ogden, U.S. Department of Agriculture.
- Moorman, C.E., Guynn Jr., D.C. & Kilgo, J.C. 2002. Hooded warbler nesting success adjacent to group-selection and clearcut edges in a southeastern bottomland forest. *Condor*, 104: 366-377.
- Mori, Y., Sodhi, N.S., Kawanishi, S. & Yamagishi, S. 2001. The effect of human disturbance and flock composition on the flight distances of waterfowl species. *Journal of Ethology*, 19: 115-119.
- Morse, J.A., Powell, A.N. & Tetreau, M.D. 2006. Productivity of black oystercatchers: Effects of recreational disturbance in a national park. *Condor*, 108: 623-633.
- Mugabo, M., Marquis, O., Perret, S. & Le Galliard, J.F. 2010. Immediate and delayed life history effects caused by food deprivation early in life in a short-lived lizard. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1886-1898.
- Müllner, A., Linsenmair, K.E. & Wikelski, M. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological*

- Conservation*, 118: 549-558.
- Munro, H.L. & Rounds, R.C. 1985. Selection of artificial nest sites by five sympatric passerines. *Journal of Wildlife Management*, 49: 264-276.
- Murison, G., Bullock, J.M., Underhill-Day, J., Langston, R., Brown, A.F. & Sutherland, W.J. 2007. Habitat type determines the effects of disturbance on the breeding productivity of the Dartford Warbler *Sylvia undata*. *Ibis* 149: 16-26.
- Naef-Daenzer, B. 2000. Patch time allocation and patch sampling by foraging great tits and blue tits. *Animal behaviour*, 59: 989-999.
- Naef-Daenzer, B. & Keller, L.K. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology*, 68: 708-718.
- Naylor, L.M., Wisdom, M.J. & Anthony, R.G. 2009. Behavioral responses of North American Elk to recreational activity. *Journal of Wildlife Management*, 73: 328-338.
- Newhouse, M.J., Marra, P.P. & Johnson, L.S. 2008. Reproductive success of house wrens in suburban and rural landscapes. *Wilson Journal of Ornithology*, 120: 99-104.
- Niehaus A.C., Heard S.B., Hendrix S.D. & Hillis S.L. 2003. Measuring edge effects on nest predation in forest fragments: Do finch and quail eggs tell different stories? *American Midland Naturalist*, 149: 335-343.
- Nour, N., Matthysen, E. & Dhondt, A.A. 1993. Artificial nest predation and fragmentation: different trends in bird and mammal predators. *Ecography*, 16: 111-116.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. *Journal of Animal Ecology*, 53: 497-517.
- Orians, G.H. & Wittenberger, J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, 137: S29-S49.
- Palomino, D. & Carrascal, L.M. 2006. Urban influence on birds at a regional escale. A case study with the avifauna of northern Madrid province. *Landscape and Urban Planning*, 77: 276-290.
- Palomino, D. & Carrascal, L.M. 2007. Impact of recreation on forest bird communities: non-detrimental effects of trails and picnic areas. *Acta Zoologica Sinica*, 53: 54-63.
- Paton, P.W.C. 1994. The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conservation Biology*, 8: 17-26.
- Pavel, V. & Bureš, S. 2001. Offspring age and nest defence: test of the feedback hypothesis in the meadow pipit. *Animal Behaviour*, 61: 297-303.

- Pearce-Higgins, J.W., Finney, S.K., Yalden, D.W. & Langston, R.H.W. 2007. Testing the effects of recreational disturbance on two upland breeding waders. *Ibis*, 149: 45-55.
- Pickering, C.M., Hill, W., Newsome, D. & Leung, Y. 2010. Comparing hiking, mountain biking and horse riding impacts on vegetation and soils in Australia and the United States of America. *Journal of Environmental Management*, 91: 551-562.
- Picman, J. & Schriml, L.M. 1994. A camera study of temporal patterns of nest predation in different habitats. *Wilson Bulletin*, 106: 456-465.
- Piper, S.D. & Catterall, C.P. 2006. Impacts of picnic areas on bird assemblages and nest predation activity within Australian eucalypt forests. *Landscape and Urban Planning*, 78: 251-262.
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., DeSante, D.F. & Milá, B. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Gen.Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany (USA): U.S. Department of Agriculture.
- Rangen, S.A., Clark, R.G. & Hobson, K.A. 2000. Visual and olfactory attributes of artificial nests. *Auk*, 117: 136-146.
- Reed, S.E. & Merenlender, A.M. 2008. Quiet, nonconsumptive recreation reduces protected area effectiveness. *Conservation Letters*, 1: 146-154.
- Remacha, C. & Delgado, J.A. 2009. Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird species in response to proximity to recreational infrastructures. *Landscape and Urban Planning*, 93: 46-53.
- Rendell, W.B. & Robertson, R.J. 1989. Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for Tree Swallows breeding in natural cavities. *Condor*, 91: 875-885.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9: 1-48.
- Rodríguez-Prieto, I., Fernández-Juricic, E., Martín, J. & Regis, Y. 2009. Anti-predator behavior in blackbirds: habituation complements risk allocation. *Behavioral Ecology*, 20: 371-377.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories. Theory and analysis*. New York: Chapman & Hall.
- Ruhlen, T.D., Abbot, S., Stenzel, L.E. & Page, G.W. 2003. Evidence that human disturbance reduces snowy plover chick survival. *Journal of Field Ornithology*, 74: 300-304.
- Runyan, A. & Blumstein, D.T. 2004. Do individual differences influence flight initiation distance? *Journal of Wildlife Management*, 68: 1124-1129.

- Sánchez-Aguado, F.J. 1983. *Biología del Gorrión Molinero, Passer montanus L., en el valle del río Henares*. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá de Henares.
- Sasvári, L. & Hegyi, Z. 1994. Colonial and solitary nesting choice as alternative breeding tactics in tree sparrow *Passer montanus*. *Journal of Animal Ecology*, 63: 265-274.
- Sauvajot, R.M., Buechner, M., Kamradt, D. & Schonewald, C. 1998. Patterns of human disturbance and response by small mammals and birds in chaparral near urban development. *Urban Ecosystems*, 2: 279-297.
- Schew, W.A. & Ricklefs, R.E. 1998. Developmental plasticity. Pp. 288-304, en J.M. Starck & R.E. Ricklefs (eds.). *Avian growth and development*. New York: Oxford University Press.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 474-480.
- Sekercioglu, C.H. 2002. Impacts of birdwatching on human and avian communities. *Environmental Conservation*, 29: 282-289.
- Shrestha, R.K., Stein, T.V. & Clark, J. 2007. Valuing nature-based recreation in public natural areas of the Apalachicola River region, Florida. *Journal of Environmental Management*, 85: 977-985.
- Sinclair, K.E., Hess, G.R., Moorman, C.E. & Mason, J.H. 2005. Mammalian nest predators respond to greenway width, landscape context and habitat structure. *Landscape and Urban Planning*, 71: 277-293.
- Skagen, S.K., Knight, R.L. & Orians, G.H. 1991. Human disturbances of an avian scavenging guild. *Ecological Applications*, 1: 213-225.
- Skagen, S.K., Melchur, C.P. & Muths, E., 2001. The interplay of habitat change, human disturbance and species interaction in a waterbird colony. *American Midland Naturalist*, 145: 18-28.
- Smith, C.C. & Fretwell, S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108: 499-506.
- Smith-Castro, J.R. & Rodewald, A.D. 2010. Effects of recreational trails on Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*) in forested urban parks. *Natural Areas Journal*, 30: 328-337.
- Söderström, B., Pärt, T. & Rydén, J. 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia*, 117: 108-118.
- Solonen, T. 2001. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in

- southern Finland. *Ornis Fennica*, 78: 49-60.
- Sorace, A. & Gustin, M. 2009. Distribution of generalist and specialist predators along urban gradients. *Landscape and Urban Planning*, 90: 111-118.
- Spencer, R.J. 2002. Experimentally testing nest site selection: fitness trade-offs and predation risk in turtles. *Ecology*, 83: 2136-2144.
- Stalmaster, M.V. & Kaiser, J.L. 1998. Effects of recreational activity on wintering bald eagles. *Wildlife Monographs*, 137.
- Stankowich, T. & Blumstein, D.T. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 2627-2634.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. New York: Oxford University Press.
- Summers-Smith, J.D. 1963. *The House Sparrow*. London: Collins.
- Summers-Smith, J.D. 1988. *The sparrows: A study of the genus Passer*. Calton: T. & A.D. Poyser.
- Summers-Smith, J.D. 1995. *The Tree Sparrow*. Guisborough: J.D. Summers-Smith.
- Sutherland, W.J. 2007. Future directions in disturbance research. *Ibis*, 149: 120-124.
- Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M. & Knight, T.M. 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 305-308.
- Szép, T. & Møller, A.P. 2000. Exposure to ectoparasites increases within-brood variability in size and body mass in the sand martin. *Oecologia*, 125: 201-207.
- Tarlow, E.M. & Blumstein, D.T. 2007. Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 102: 429-451.
- Taylor, A. & Knight, R.L. 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecological Applications*, 13: 951-963.
- Tellería, J.L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Madrid: Editorial Raíces.
- Thompson III, F.R., Dijak, W. & Burhans, D.E. 1999. Video identification of predators at songbird nests in old fields. *Auk*, 116: 259-264.
- Tilghman, N.G. 1987. Characteristics of urban woodlands affecting breeding bird diversity and abundance. *Landscape and Urban Planning*, 14: 481-495.
- Tinbergen, J.M. & Boerlijst, M.C. 1990. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, 59: 1113-1127.
- van de Pol, M., Bruinzeel, L.W., Heg, D., Van der Jeugd, H.P. & Verhulst, S. 2006. A silver spoon for a golden future: Long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology*, 75: 616-626.

- van der Zande, A.N., Berkhuizen, J.C., van Latesteijn, H.C., ter Keurs, W.J. & Poppelaars, A.J. 1984. Impact of outdoor recreation on the density of a number of breeding bird species in woods adjacent to urban residential areas. *Biological Conservation*, 30: 1-39.
- Vaske, J.J., Decker, D.J. & Manfredi, M.J. 1995. Human dimensions of wildlife management: An integrated framework for coexistence. Pp. 33-51, en R.L. Knight & K.J. Gutzwiller (eds.). *Wildlife and recreationists: Coexistence through management and research*. Washington, DC: Island Press.
- Vennesland, R.G. 2010. Risk perception of nesting Great Blue Herons: experimental evidence of habituation. *Canadian Journal of Zoology*, 88: 81-89.
- Vepsäläinen, V., Pakkala, T. & Tiainen, J. 2005. Population increase and aspects of colonization of the Tree Sparrow *Passer montanus*, and its relationships with the House Sparrow *Passer domesticus*, in the agricultural landscapes of Southern Finland. *Ornis Fennica*, 82: 117-128.
- Verhulst, S., Oosterbeek, K. & Ens, B.J. 2001. Experimental evidence for effects of human disturbance on foraging and parental care in oystercatchers. *Biological Conservation*, 101: 375-380.
- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology*, 71: 424-437.
- Westmoreland, D. & Best, L.B. 1985. The effect of disturbance on mourning dove nest success. *Auk*, 102: 774-780.
- Whitfield, D.P., Ruddock, M. & Bullman, R. 2008. Expert opinion as a tool for quantifying bird tolerance to human disturbance. *Biological Conservation*, 141: 2708-2717.
- Wilson, G.R., Brittingham, M.C. & Goodrich, L.J. 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor*, 100: 357-321.
- Wilson, P.N. & Osbourn, D.F. 1960. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biological Reviews*, 35: 325-363.
- Winter, M., Johnson, D.H. & Faaborg, J. 2000. Evidence of edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *Condor*, 102: 256-266.
- Xiu-long, J., Lin, L., Jie, G. & Yong-heng, Z. 2009. Effects of tourism and recreation on soil macrofauna community in Zheshan scenic area. *Journal of Natural Resources*, 24: 691-699.
- Yahner, R.H. & Mahan, C.G. 1997. Effects of logging roads on depredation of artificial ground nests in a forested landscape. *Wildlife Society Bulletin*, 25: 158-162.

-
- Yasué, M. 2005. The effects of human presence, flock size and prey density on shorebird foraging rates. *Journal of Ethology*, 23: 199-204.
- Yasué, M. & Dearden, P. 2006a. The potential impact of tourism development on habitat availability and productivity of Malaysian plovers *Charadrius peronii*. *Journal of Applied Ecology*, 43: 978-989.
- Yasué, M. & Dearden, P. 2006b. The effects of heat stress, predation risk and parental investment on Malaysian plover nest return times after a human disturbance. *Biological Conservation*, 132: 472-480.
- Ydenberg, R.C. & Dill, L.M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16: 229-249.
- Zaradic, P.A., Pergams, O.R.W. & Kareiva, P. 2009. The impact of nature experience on willingness to support conservation. *PLoS ONE*, 4: e7367.
- Zegers, D.A., May, S. & Goodrich, L.J. 2000. Identification of nest predators at farm/forest edge and forest interior sites. *Journal of Field Ornithology*, 71: 207-216.

Ecología del ocio: Efectos del uso recreativo de los espacios naturales sobre las aves reproductoras

- I. Reducir el tamaño de los grupos de visitantes incrementa el número de aves observadas durante las actividades educativas: implicaciones para la gestión del uso recreativo de espacios naturales
- II. Selección espacial de cajas nido por aves que anidan en cavidades como respuesta a su proximidad a infraestructuras recreativas
- III. Efectos de la proximidad de caminos con uso recreativo sobre los parámetros reproductivos del gorrión molinero *Passer montanus*
- IV. Depredación de nidos artificiales en los alrededores de los senderos con uso recreativo: ¿efecto del camino o de su uso?
- V. El precio de nacer en día festivo: costes fenotípicos de iniciar el desarrollo bajo intensa perturbación humana en el herrerillo común *Cyanistes caeruleus*

