

PATRONES DE MOVIMIENTO Y USO DEL ESPACIO EN LA DISPERSIÓN JUVENIL DEL BUITRE NEGRO (*Aegypius monachus*)

JOSÉ JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA¹ Y LUIS MARIANO GONZÁLEZ GARCÍA¹

RESUMEN

El estudio de las características de los movimientos y uso del espacio de buitres negros juveniles, permitió detectar la existencia de unos patrones de dispersión y de una selección activa del hábitat, en base a la cual se realiza un modelo predictivo de su distribución dispersiva. Se han utilizado 27.000 localizaciones GPS, producidas entre agosto de 2006 hasta marzo de 2009, procedentes de 9 ejemplares de buitre negro jóvenes del Parque Nacional de Cabañeros. La información fue tratada con el programa R. Utilizando ArcGIS 9.3 y R, a partir del modelo digital del terreno y CORINE, se hicieron análisis exploratorios y modelado de hábitat mediante Modelos Aditivos Generalizables (GAM). Se detectaron dos patrones de dispersión juvenil: uno temprano con abandono del área natal en otoño del primer año calendario y con retornos al núcleo de cría en la primavera del 2º año calendario y otro, tardío, con abandono del área natal en primavera del 2º año calendario y frecuentes retornos. En general se detectó una tendencia a movimientos de alejamiento del núcleo de cría en el periodo primavera-verano y a de aproximación en el periodo otoño-invierno, con ciclos anuales. En el periodo primavera-verano realizan desplazamientos de más largas distancias, y el área de campeo es mayor que en el periodo otoño-invierno. Las áreas forestales con vegetación esclerófila (monte mediterráneo) y zonas agroforestales (dehesas, fundamentalmente) son seleccionadas positivamente por los buitres negros. El uso del espacio parece estar relacionado por proximidad al núcleo de cría, la vegetación y usos del suelo y el grado de aislamiento del territorio. Los patrones de dispersión y el área de campeo se relacionan tanto con la conducta de los animales (fidelidad al núcleo de cría) como con variable tróficas, ecológicas y fisiográficas.

Palabras clave: *Aegypius monachus*, seguimiento, Argos GPS, movimientos, uso del espacio.

SUMMARY

The study of the characteristics of flight movements and land use of juvenile cinereous vultures showed the existence of dispersal flight patterns and an active habitat selection, based on which it is conducted a predictive model of their dispersal behaviour and distribution. A total amount of 27 000 GPS locations, registered from August 2006 until March 2009, from 9 juvenile cinereous vultures born in Cabañeros National Park were analysed. Data were processed using R programme.

¹ Dirección General de Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. c/ Ríos Rosas 24 - 28071 MADRID.

Recibido: 03/08/2010.

Aceptado: 17/02/2011.

From the digital landscape model and CORINE land cover, and using ArcGIS 9.3 and R, exploratory analysis and habitat modelling were developed through generalized additive models (GAM). Two dispersal patterns were detected: an early one including the departure from the birth area in the first autumn of the individual and sequential returns to the breeding colony during the next spring (in second calendar year of age of the bird), and other late dispersal pattern, with abandonment of the breeding colony during the spring after the birth of the bird (in its second calendar year of age) and frequent returns to the colony. A general trend of long distance movements were detected far away from the breeding nuclei during spring-summer period and closer flights to the colony in the autumn-winter, with annual cycles. In the spring-summer period movements are usually performed at longer distances, and the resulting home range is higher than during autumn-winter. Forested areas of *Quercus* vegetation (Mediterranean scrub) and agroforestry environments (mainly *dehesas*) are positively selected by cinereous vultures. Habitat selection seems to be related to the distance to the breeding area, to vegetation type, to anthropic land use and to the isolation degree of the territory. The dispersal pattern and home range are both related to the mate behaviour of the individuals (philopatry to the breeding area) as well as to trophic, ecological and physiographic variables.

Key words: *Aegypius monachus*, Argos GPS, land use, monitoring, movements.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de los organismos es un componente fundamental en casi todos los procesos ecológicos y evolutivos, y está estrechamente ligado a los principales problemas ambientales actuales; fragmentación de hábitat, cambio global e invasiones biológicas (NEWTON 1979; PATTERSON 1980).

El buitre negro (*Aegypius monachus*) es una ave amenazada a nivel europeo albergando España, con unas 1.800 parejas, su población europea más importante (DEL MORAL & DE LA PUENTE 2005). Existe información disponible sobre los movimientos y el uso del territorio de los ejemplares adultos (CORBACHO *et al.* 2004; CARRETE & DONÁZAR 2005; COSTILLO *et al.* 2004; MORENO-OPO *et al.* 2010). Sin embargo la información existente sobre los jóvenes es muy escasa, la cual señala que las marismas del Guadalquivir, un área no reproductora, son observados jóvenes en otoño que permanecen hasta la primavera en que desaparecen (VALVERDE 1966; GARCÍA *et al.* 2000) y que jóvenes buitres negros radiomarcados con emisores VHF en nido en Madrid, se dispersaron a distancias de hasta 600 km (DEL MORAL & DE LA PUENTE 2005). También se

sabe que ejemplares jóvenes anillados o marcados en España han sido registrados en su primer año en países africanos como Malí, Senegal, y Mauritania (CANTOS & GÓMEZ-MANZANEQUE 1996, datos propios).

En el presente trabajo se exponen los primeros resultados utilizando emisores GPS, de los movimientos y uso del espacio de los jóvenes de Buitre negro con el objetivo de conocer: 1) como se desplazan y 2) si seleccionan el hábitat y cuál. Un conocimiento adecuado sobre los movimientos y dispersión juvenil del Buitre negro resulta importante para conocer las áreas de dispersión y su forma de uso, y mejorar su protección, además de permitir realizar predicciones para conocer las dinámicas de cambio, y evaluar a priori la eficacia teórica de las medidas de gestión (MORENO-OPO & GUIL 2007).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional de Cabañeros, localidad donde se estudiaron los buitres negros, se encuentra situada en los Montes de Toledo, entre

las provincias de Ciudad Real y Toledo, en el mototipo mesomediterráneo, con una cubierta vegetal cuyas cabezas de serie son los encinares y alcornoques luso-extremadurense. En el Parque se ubica una colonia de cría de 165 parejas buitres negros (datos propios), considerada una de las más importantes de España, (DEL MORAL & DE LA PUENTE 2005).

Obtención de los datos

Entre julio y agosto de 2006 nueve pollos de buitre negro de la colonia del Parque Nacional de Cabañeros, fueron provistos con transmisores de satélite (Solar Argos/GPS PTT-100s), de 70 g, suministrados por Microwave Telemetry, Inc (http://www.microwavetelemetry.com/Bird_PTTs/gps.php). Los transmisores se fijaron mediante arnés de teflón con un punto de sutura. La duración media de los emisores, ajustando sus valores a una binomial, fue de 939,39 ± 85,27 días (Tabla 1). Sólo uno de los ejemplares estudiados murió durante el periodo de estudio. El período de estudio comprende por tanto desde el mes de julio de 2006 hasta marzo de 2009.

El sexo de los ejemplares fue determinado utilizando muestras sanguíneas de los ejemplares por el Laboratorio de Genética Clínica de la Facultad de Veterinaria de la Universidad Complutense de Madrid, mediante la técnica molecular PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa) de amplificación de ADN.

Análisis de los datos

En el tratamiento de los datos se utilizaron como periodos de tiempo las estaciones climáticas: primavera, verano, otoño e invierno. La edad de los ejemplares fue indicada en base al año calendario (a.c.).

Utilizamos el test de muestras pareadas de Wilcoxon para la comparación de muestras entre categorías de sexo y edad (SOKAL & ROHLF 1995).

a) Localizaciones y movimientos

Se utilizaron 27.000 localizaciones referenciadas geográficamente, con una frecuencia de 5 lecturas diarias (9, 12, 15, 18 y 21h) mediante ARGOS (CLS América 2007) y tratadas para su

Identificación del ejemplar / Individual identification code	65955	65956	65957	65958	67252	67253	67256	67257	67258
Sexo / Sex	Macho / Male	Macho / Male	Macho / Male	Macho / Male	Macho / Male	Macho / Male	Macho / Male	Hembra / Female	Hembra / Female
Días de seguimiento / Monitoring days	769	984	979	428	983	983	619	469	453*
Nº de localizaciones / Number of locations	2.470	4.352	2.903	1.909	3.270	3.150	3.613	3.261	2.074
Distancia media diaria / Daily mean distance	29.396	16.738	27.873	23.518	27.507	18.311	25.227	25.921	28.016
Desviación estándar de la distancia media diaria / Standard deviation of daily mean distance	38.949	21.631	31.526	38.300	29.507	20.665	35.735	30.216	34.110
Linealidad / Linearity	0.009110	0.000296	0.000298	0.007216	0.001358	0.000860	0.004011	0.001209	0.000482

* Muerto / Dead

Tabla 1. Numero de días de seguimiento, localizaciones, distancia media diaria en m y su desviación estándar y linealidad de los buitres negros equipados con radiotransmisores en el Parque Nacional de Cabañeros (2006-2009).

Table 1. Number of days of monitoring, number of locations, average distances of the movements in m and its standard deviation and linearity of the gps-tracked cinereous vultures in Cabañeros the National Park (2006-2009).

lectura en ArcGIS 9.3 y R (versión 2.9.2; R Development Core Team 2008) previamente filtradas para eliminar los datos 2D.

Los datos fueron analizados con el programa estadístico R y el Sistema de Información Geográfica ArcGIS 9.3, y sus extensiones Home Range (RODGERS *et al.* 2005), Spatial Analyst, XTools 3.2 y Hawth's Analysis Tools for ArcGIS (BEYER 2004). Un elemento fundamental de este análisis fue el modelo digital del terreno (MDT), obtenido a partir de los datos SRTM (con un tamaño de píxel de 90x90) que se descargaron de internet (<http://www2.jpl.nasa.gov/srtm/cbanddataproducts.html>). Los ráster se unieron mediante ArcGIS, y se refinó la información, rellenando los huecos de datos faltantes.

Para visualizar las localizaciones, correlación, simetría y los valores anómalos en un conjunto de datos bivariados independientemente de su distribución y del sistema de coordenadas elegido, se generó un gráfico de caja bidimensional (*bagplot*) de las localizaciones (ROUSSEEUW *et al.* 1999; WOLF 2005).

Los movimientos de los individuos se han calculado mediante R y *adehabitat* (CALENGE 2006). Las diferencias de las localizaciones con las lecturas directas con el GPS se deben a que se utilizaron medias entre localizaciones. La evolución de las ubicaciones fue estudiada calculando las distancias de cada una de las localizaciones al núcleo de cría mediante un análisis ráster de distancias utilizando ArcGIS (RODGERS *et al.* 2005).

La altitud de vuelo se obtuvo de la altura absoluta suministrada por el GPS restando el valor *z* correspondiente a la coordenada (*x*, *y*) donde se encontraba, utilizando para ello el modelo digital del terreno. Aunque el sistema GPS proporciona una mayor precisión horizontal que vertical, el elevado número de muestras nos permitió asumir como válidos los resultados.

Las distancias recorridas (trayectorias) se han regularizando para 24 h. A partir de ello, la estructura espacio-temporal del movimiento se

analizó en primer lugar segmentando la trayectoria previamente regularizada utilizando la estadística bayesiana aplicando cadenas de Markov (GIMÉNEZ *et al.*, 2008), de forma que la distancia correspondiente a cada tramo se generará por una distribución normal con diferentes medias para diferentes comportamientos del ejemplar. Se asumió a la vista de los análisis exploratorios previos, que las medias de la distribución normal están en el rango 0-130,0 km, con una desviación estándar de 5,0 km.

La evolución de la forma de movimiento se determinó mediante el suavizado de las curvas de distancia entre localizaciones aplicando una media móvil con una ventana de 10 días. En segundo lugar se analizaron los movimientos a lo largo del tiempo mediante análisis wavelet, que está especialmente indicado para señales con pulsos o intermitencias. Éste nos suministra simultáneamente información temporal y de frecuencias, y nos muestra formas de autocorrelación temporal, así como los ciclos van evolucionando a lo largo del período de estudio. Esta metodología ha sido recientemente utilizada y descrita por varios autores (WITTEMYER *et al.* 2005; WITTEMYER *et al.* 2008; POLANSKY *et al.* 2010; POLANSKY & WITTEMYER 2010). Para el análisis wavelet se ha modificado un script de la librería *dplr* (BUNN 2008) de R. Finalmente se ha comparado la distribución de los parámetros descriptivos de los movimientos con la distribución esperada según modelos teóricos utilizando para ello la simulación del movimiento browniano y la utilidad *hbrown* de *adehabitat* en R (CALENGE 2006; HORNE *et al.* 2007). El resultado es un factor de escala *h*, que, de forma general, a mayor valor nos señala un movimiento que más se aleja del esperable al azar. El movimiento con una dirección determinada realizada el ejemplar fuera del núcleo de cría, entendido este como el polígono de los nidos de la colonia, y sin retorno posterior, fue considerado como movimiento dispersivo y su inicio se determinó mediante la utilidad *trajdyn* de *adehabitat* en R (CALENGE 2006). Se consideraron retornos las localizaciones determinadas mediante ArcGIS en el buffer de 10 Km desde el centro del núcleo de cría del Parque

Nacional de Cabañeros. Finalmente consideramos como movimiento de campeo aquel de alto factor de escala h en su asimilación al movimiento browniano, y de dispersión a aquel de bajo factor de escala.

b) *Áreas de campeo*

Las áreas de campeo se calcularon mediante el kernel al 90% del puente browniano incluido en el paquete *adehabitat* (CALENGE 2006; HORNE *et al.* 2007). La aproximación del puente browniano estima la distribución del uso de un territorio como una serie de auto correlaciones de las localizaciones, en vez de un simple ajuste y suavizado de un determinado modelo creado por las localizaciones, pues tiene en cuenta el hecho de que entre dos localizaciones sucesivas, el animal se ha movido a través de un camino continuo, que no tiene porqué ser necesariamente lineal. El puente browniano incorpora la variable *tiempo* para la elaboración del área de campeo, y así tiene en cuenta la forma de conexión entre localizaciones (BULLARD 1991; HORNE *et al.* 2007).

No se utilizó el área de campeo kernel por la imposibilidad de convergencia en el cálculo de validación cruzada mínimo-cuadrática (LSCV). Esta circunstancia ocurre cuando hay superposición de localizaciones sobre un mismo punto como sería el uso frecuente de los mismos posaderos, lo que impide su ajuste en situaciones en que puede tener una trascendencia biológica. Además, el uso del kernel del puente browniano genera modelos más ajustados a una situación como la de nuestro estudio en la que existe una alta movilidad de los ejemplares. Las áreas de campeo fueron agrupadas mediante análisis cluster en función de las distancias entre sus centroides, para analizar su situación relativa.

El solapamiento del área de campeo de los individuos entendido este como la proporción del área de campeo de un animal cubierto por el área de campeo de otro, fue obtenido utilizando el índice de superposición de las distribuciones de utilización entre ejemplares (FIEBERG & KOCHANNY 2005).

c) *Selección de habitat*

Para estudiar la selección de hábitat se ha realizado en primer lugar un análisis exploratorio de nicho, midiendo la relación entre los recursos disponibles y su uso. Para ello se ha medido la distribución general de un conjunto de predictores genéricos en toda el área de estudio (recursos disponibles) y por otro, la distribución de uso de los mismos predictores (recursos utilizados). Se han empleado los paquetes *ade4* (DRAY & DUFOUR 2007) y *adehabitat* en R. Las coberturas ráster de partida se han generalizado, llevando a un tamaño de píxel de 2000 x 2000 metros.

Se realizó a continuación un modelado predictivo de la dispersión utilizando la regresión mediante los modelos GAM (HASTIE & TIBSHIRANI 1990; LEHMANN *et al.* 2002), que utilizan técnicas no paramétricas para estimar relaciones no lineales entre la variable respuesta (en este caso presencia-ausencia de buitre negro en cada punto del espacio) y las variables predictoras (ver más adelante) en un modelo aditivo, cuya fórmula es:

$$g(\mu) = \alpha + \sum_{j=1}^p f_j(x_j)$$

En la fórmula, $g(\mu)$ es una combinación aditiva de funciones arbitrarias de x_j . Las funciones estimadas f_j son análogas a los coeficientes en las regresiones lineales, y representan tendencias arbitrarias que serán estimadas mediante ajuste «alisado» de curvas por respectivas funciones inespecíficas. Ello redundará en una mayor flexibilidad, lo que dota a esta técnica de un alto valor prospectivo (FRANKLIN 1995; GUIGAN & ZIMMERMANN 2000). Para el cálculo se ha utilizado en R la librería *mgcv* (WOOD 2000; 2006).

Para el tratamiento mediante GAM se emplearon las coberturas ráster de un tamaño de píxel de 90x90, y se capturó la información de los puntos mediante la extensión Hawth's Analysis Tools (BEYER 2004). Como sólo se

disponían de puntos de presencia, se generaron 30.000 puntos de pseudo ausencias mediante este mismo software. El modelado GAM se hizo ajustando a una binomial (presencia-ausencia).

Las variables predictoras utilizadas fueron orográficas (altitud y las variables derivadas: índice topográfico de humedad e índice topográfico de rugosidad); climáticas (precipitación); geográficas (distancia al núcleo de cría: el Parque Nacional de Cabañeros) y relacionadas con el uso humano del territorio (distancia a núcleos urbanos).

Para la variable *altitud*, se utilizó directamente el modelo digital del terreno (MDT). El *Índice topográfico de humedad (TWI)*, mide la situación hidrológica de un punto y El *Índice topográfico de rugosidad (TRI)*, mide la variabilidad de la superficie terrestre. Ambos índices son variables derivadas del MDT generados utilizando el software GIS de libre acceso SAGA. La *precipitación (PPT)* se ha descargado de internet (http://biogeo.berkeley.edu/worldclim1_4/grid/cur/tmin_30s_esri.zip) y los datos se han reproyectado mediante ArcGIS. A continuación se ha generado un mapa de precipitación anual mediante suma de los mapas de precipitación media mensual.

Para la obtención de la *Distancia al núcleo de cría (DistCab)*, se ha creado un raster de distancias al punto central del área de cría del Parque Nacional de Cabañeros, utilizando ArcGIS y Spatial Analyst. Finalmente la variable *Uso del suelo (CORINE)*, se obtuvo desde la web de PNUMA <http://geodata.grid.unep.ch/>. Los datos, reproyectados mediante ArcGIS, se recortaron para trabajar sólo con la Península Ibérica y Sur de Francia. Con la cobertura CORINE se generó además una cobertura de distancias a áreas humanizadas y se mantuvieron la totalidad de las clases en el análisis.

La función seleccionada para realizar el modelado GAM fue una binomial, con función de enlace logit y la fórmula:

$gam (SP1 > 0 \sim s(Altitud) + s(DistPobl) + s(DistCab) + s(TWI) + s(TWI) + CORINE, family = binomial)$

RESULTADOS

Localizaciones, movimientos y distancias

Todas las localizaciones, excepto unas pocas en el suroeste de Francia, se ubicaron en la Península Ibérica (Figura 1). Las localizaciones llegan desde las playas de Doñana y el Algarve (Portugal) hasta Bayonne (Francia), y desde el Delta del Ebro hasta Serra da Estrela (Portugal). No se detectaron en la costa del Mediterráneo, Galicia, Asturias y Cantabria. La mayoría de las localizaciones se sitúan en el cuadrante sur occidental de la península ibérica. El 50% de ellas se sitúa en la mitad occidental de la provincia de Ciudad Real, con un eje NE-SE, desde los Montes de Toledo hasta el Valle de Alcudia. El perímetro exterior ocupa desde Montes de Toledo hasta la Sierra Norte de Sevilla. La mayoría de las localizaciones de los ejemplares tras su abandono del núcleo de cría se acumularon en cuatro zonas: Sierra Morena, Sierra Norte de Sevilla, Sierra de San Pedro y Monfragüe. Estas se sitúan a 70-100 Km. las cercanas y a 200 Km. las más lejanas (Figura 1).

La segmentación de las trayectorias (Figura 2) nos muestra dos patrones de movimiento; uno de mínimas distancias entre localizaciones en noviembre-febrero (0 ± 5.000 m) y otro de máximas en marzo-octubre (14.444 ± 5.000 m).

La mayoría de los ejemplares ($n = 7$) realizaron sus primeros desplazamientos fuera del núcleo de cría en diciembre de su primer a.c., volviendo a este de forma habitual en la primavera-verano de su segundo a.c. Sin embargo dos ejemplares macho (65955 y 67256), realizaron desplazamientos fuera del núcleo de cría desde finales de septiembre hasta principios de noviembre de su primer a.c. y sin retornos al núcleo de cría. Los retornos se produjeron en la primavera-verano de su segundo a.c. Los análisis wavelet (Figura 3) nos muestran la ausencia de ciclos significativos de baja frecuencia en la primera fase de la dispersión, y concretamente hasta los retornos al núcleo de cría.

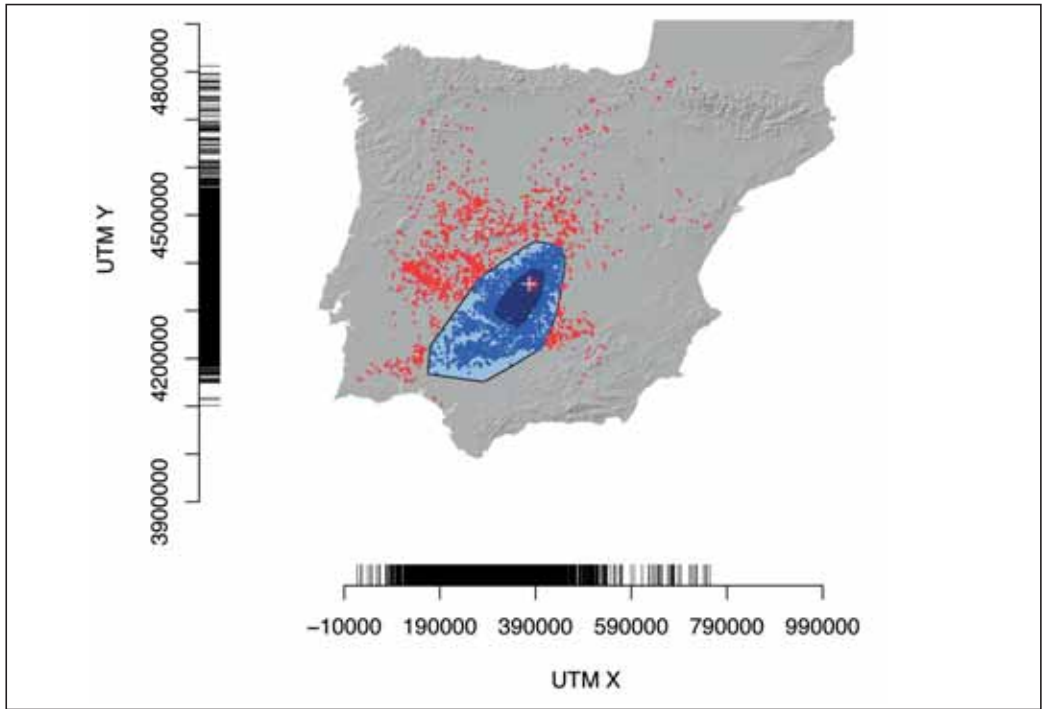


Figura 1. Representación de las localizaciones de los ejemplares de buitre negro del presente estudio indicadas por puntos. La cruz señala el núcleo de cría del Parque Nacional de Cabañeros. El polígono oscuro indica el perímetro central convexo que contiene el 50% de las localizaciones y el polígono exterior indica el perímetro del rango intercuartilico multiplicado por un factor de 3 del perímetro central.

Figure 1. Locations (dots) of cinereous vulture individuals of this study. Cross mark shows the breeding colony of Cabañeros National Park. Black polygon indicates the inner convex perimeter containing 50% of the locations and external polygon shows the interquartile range perimeter multiplied by a 3 factor of the inner perimeter.

A partir de los retornos aparece una época de gran heterogeneidad temporal en la distribución de frecuencias de los mayores valores de módulos, y tenemos grupos de ciclos superpuestos. Aparecen ciclos de corto período (3-8 días), que son mucho más significativos al superponerse sobre ciclos de período largo (que son variables; desde 30 a 350 días, siendo más marcados los de ciclo de 100 y 250 días). Esta forma de distribución de frecuencias se produce desde finales de invierno-principios de primavera. Hay una cierta pérdida de los ciclos en la época invernal. Al final del período de estudio se observa una tendencia de pérdida de significación de los ciclos largos frente a los cortos, y un adelanto de las fechas de retorno.

La distancia entre localizaciones (Figura 4) es similar para todos los individuos, con máximos en primavera-verano (singularmente en el primer a.c.) y mínimos en otoño-invierno. De esta manera, la distancia media diaria recorrida por individuo fue de $26,01 \pm 33,75$ Km., siendo de $42,8 \pm 11,0$ Km. en la primavera-verano de su segundo a.c. y de $36,6 \pm 19,6$ Km. en la de su tercer a.c. La distancia media recorrida en el otoño-invierno de su primer a.c. fue de $21,2 \pm 8,4$ Km., mientras que en el de su segundo a.c. fue de $17,1 \pm 5,8$ Km.

El factor de escala (h) descriptor de la asimilación del movimiento a un movimiento browniano, resulta muy ajustado para todos los individuos ($h=112,45 \pm 14,32$).

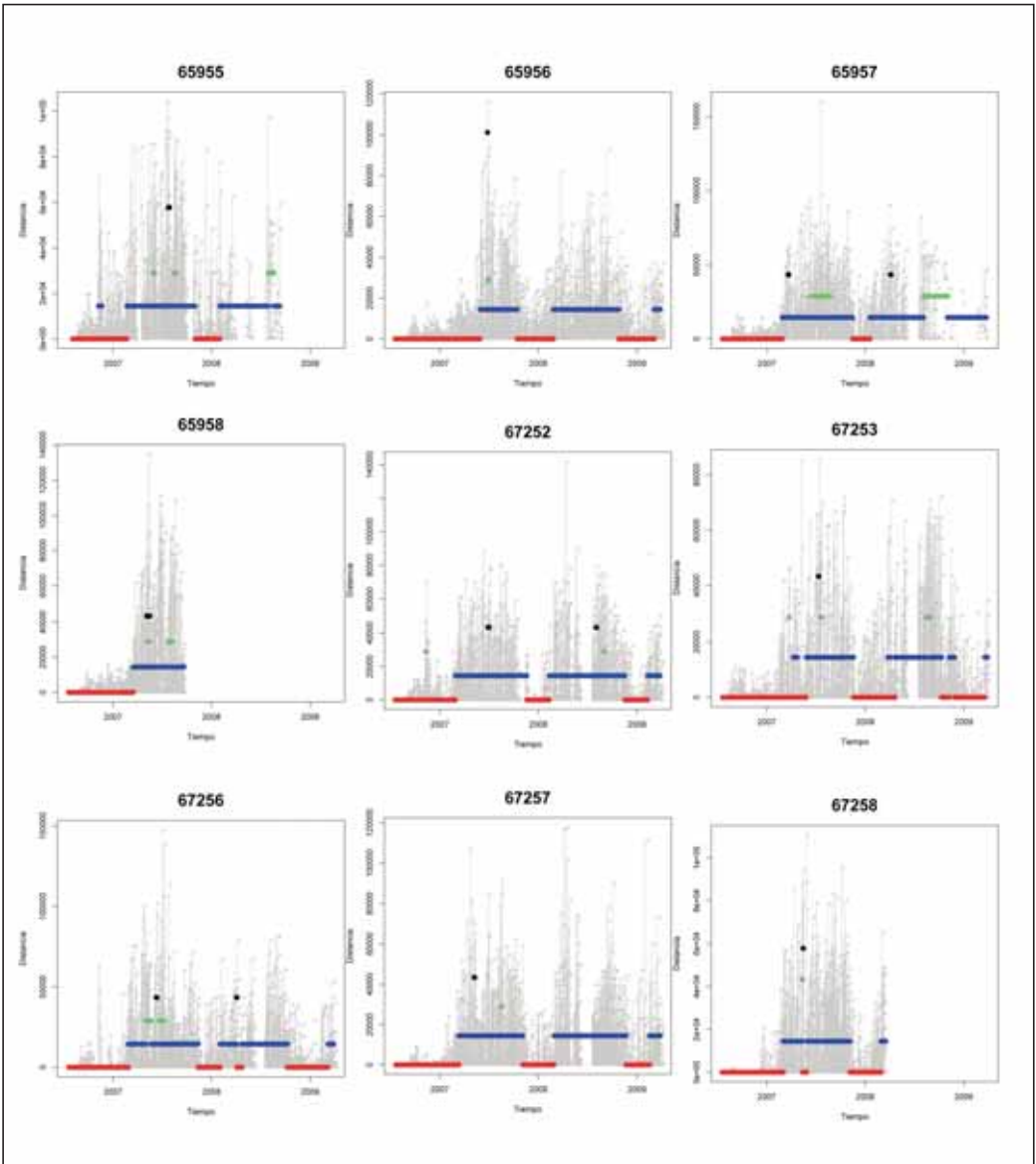


Figura 2. Representación de la distancia anual recorrida por cada ejemplar segmentada en componentes homogéneos utilizando cadenas de Markov. La segmentación se representa mediante barras horizontales. Las inferiores corresponden a desplazamientos del periodo otoño-invierno y las superiores a desplazamientos del periodo primavera-verano.

Figure 2. Annual distance of the flight movements performed by each cinereous vulture segmented into homogeneous components using Markov chains. The segmentation is represented through horizontal bars. Bottom bars correspond to the movements of autumn-winter and upper ones to the spring-summer period.

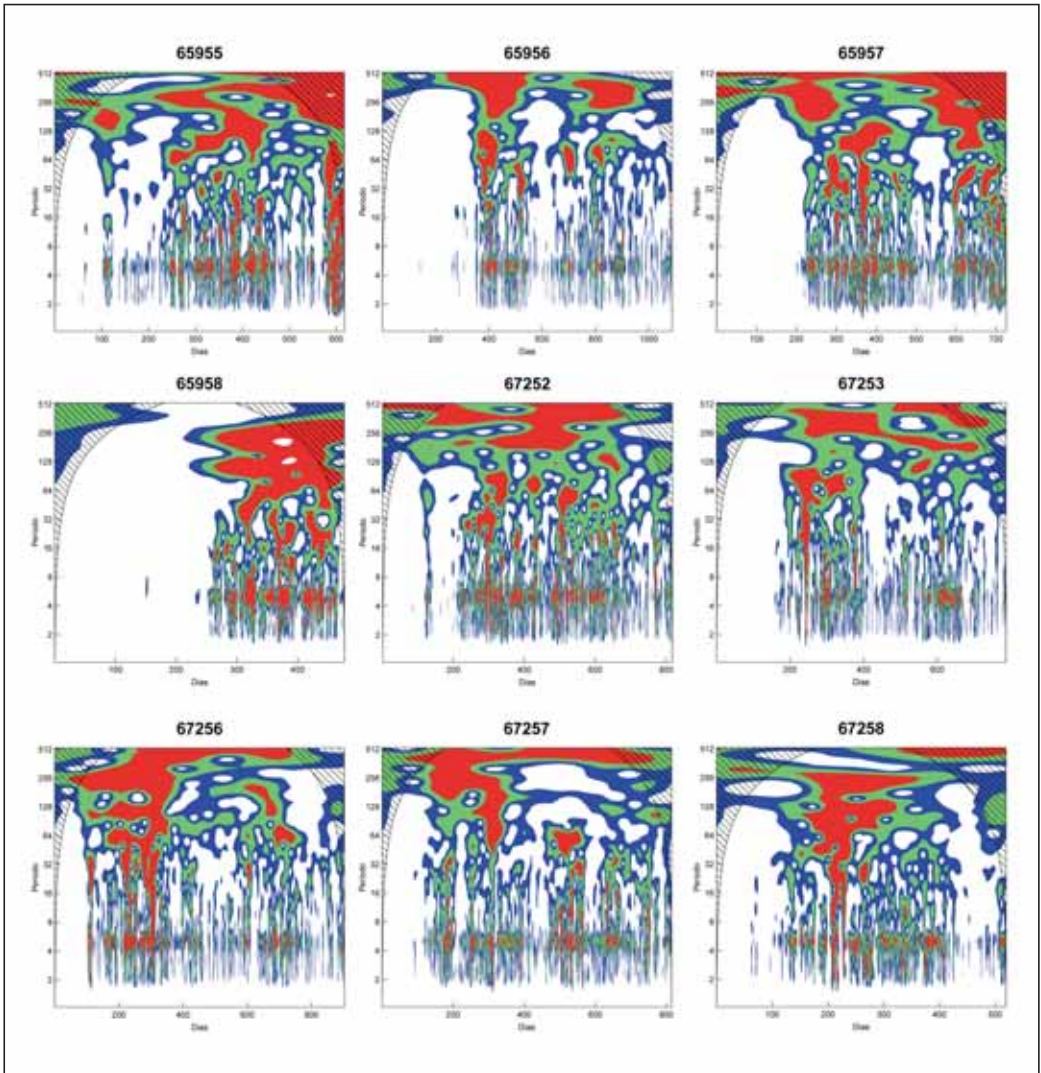


Figura 3. Escalogramas wavelet de las series de tiempo de desplazamiento de los nueve buitres con todas las posiciones muestradas cada 4 h. Los resultados se han agrupado para facilitar la interpretación. El intervalo de confianza 0.0-0.50 corresponde al blanco; 0.50-0.75: verde; 0.75-0.90: azul; y 0.90-1.00 en rojo. La región rayada indica el cono exterior donde los valores de módulo se ven afectados por los algoritmos de generación del escalograma, y no debe tenerse en cuenta.

Figure 3. Wavelet scalogram of the movement time series of nine cinereous vultures, including all sampled locations every 4 hours. Results have been grouped to facilitate visual interpretation. The 0.0-0.50 confidence interval corresponds to white, 0.50-0.75: green, 0.75-0.90: blue, and 0.90-1.00: red. The striped area shows the outer cone where the module values are affected by the scalogram generation algorithms, and should not be considered.

Figura 4. Curvas de distancias medias en Km entre localizaciones suavizadas con una media móvil de 10 días.

Figure 4. Mean distances curves in km among smoothed locations within a 10-day moving average.

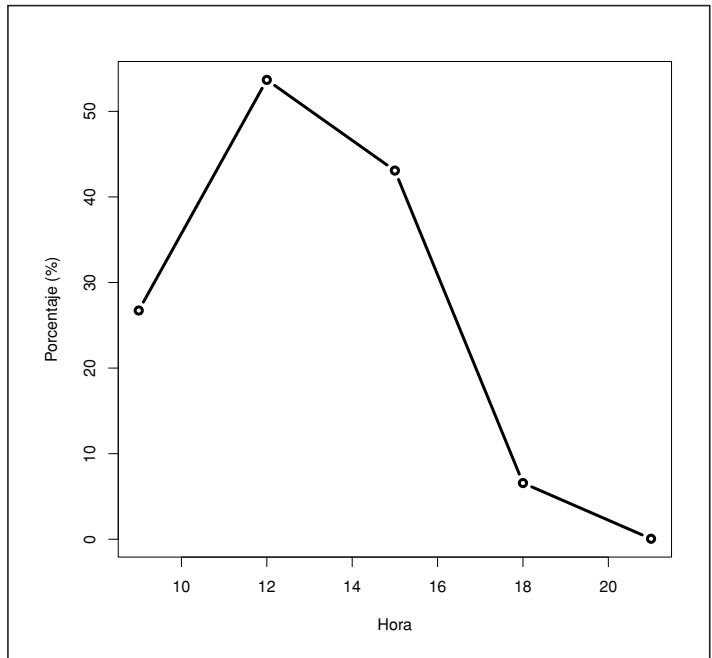
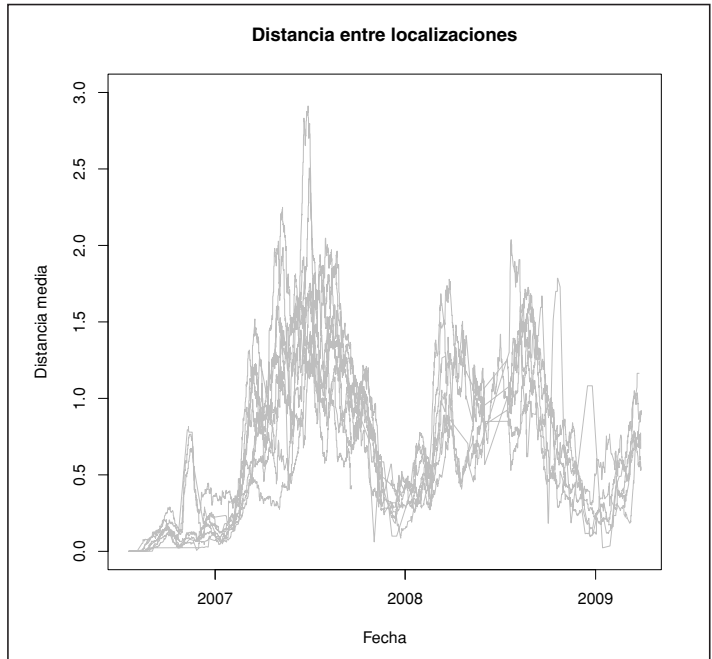


Figura 5. Porcentaje de localizaciones en vuelo según la hora del día.

Figure 5. Percentage of flight locations in relation to the hour of the day.

El 27,18% de las localizaciones se produjeron en movimiento y la mayoría entre las 12 y 14 h (Figura 5). La altura media de vuelo (sobre el terreno) resultó de $317,92 \pm 245,75$ m. con un máximo de 1.524 m. Las mayores alturas de vuelo se registraron en los periodos de verano ($385,17 \pm 280,51$ m.), y las mínimas en los periodos de invierno ($220,13 \pm 169,39$ m.).

Área de campeo

La forma del área de campeo de los ejemplares estudiados (Figura 6) es fundamentalmente polinuclear, con un núcleo marcado en la zona de cría, y otros secundarios unidos por pasillos o sin pasillos evidentes. La superficie del área de campeo (Figura 7) es de 828.265,5 en el

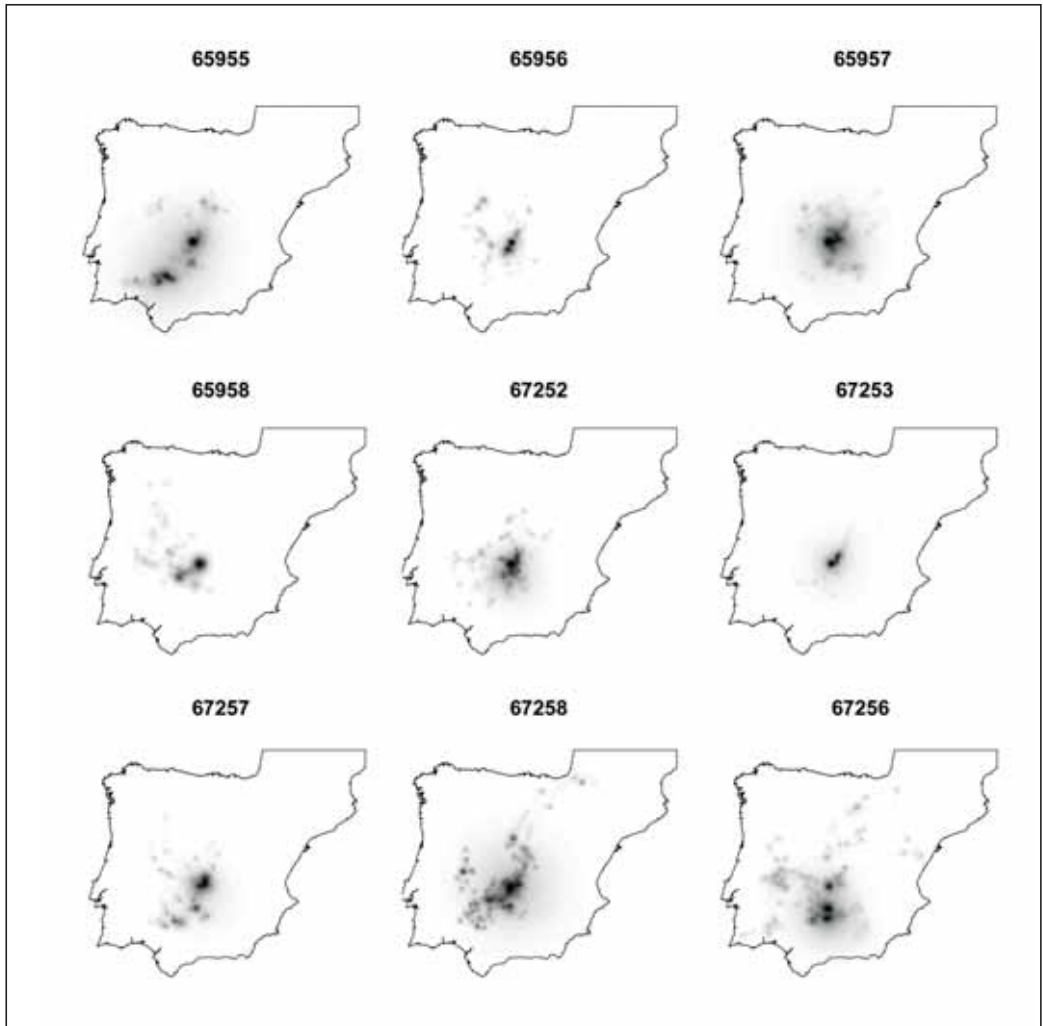


Figura 6. Distribución espacial de las áreas de campeo de los buitres negros estudiados obtenidas mediante kernel del puente browniano. La numeración representa el código de identificación de los ejemplares.

Figure 6. Spatial distribution of foraging ranges of the studied cinereous vultures obtained by brownian bridge kernel. Numbers represents the identification code of the monitored individuals.

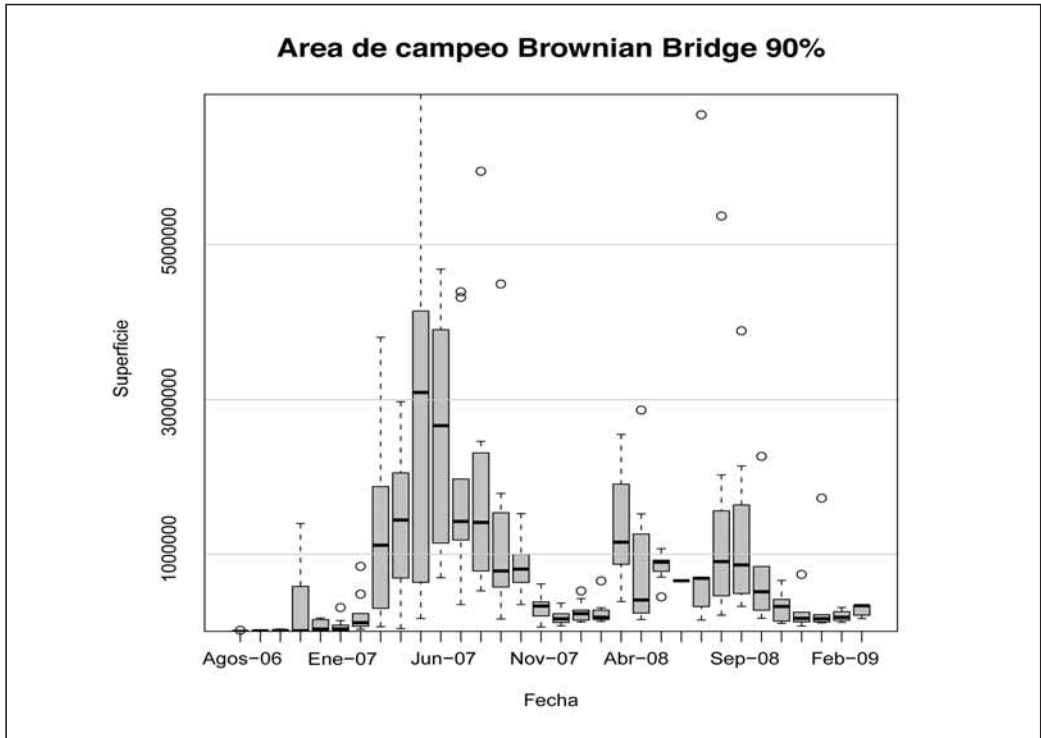


Figura 7. Evolución mensual de las superficies en has. de las áreas de campeo acotando el kernel del puente browniano para periodos mensuales y ajustado para el 90%.

Figure 7. Monthly performance of areas (in hectares) of the home ranges of cinereous vultures setting the brownian bridge kernel for monthly periods and adjusted to 90%.

caso de los machos ($\pm 352.869,9$ Ha $n = 7$) y $1.259.315,2$ en el caso de las hembras ($\pm 724.857,3$ Ha; $n = 2$), aunque el escaso número de hembras no permitió su comparación estadística. El agrupamiento de los ejemplares en función de las distancias de los puntos medios de su área de campeo, nos mostró que dos ejemplares (ID65955, ID67256), se comportaron de forma distinta al resto.

La evolución mensual de las áreas de campeo (Figura 7), mostró que alcanzan su máximo en la primera primavera del segundo a.c. de los ejemplares. El área de campeo en los periodos otoño-invierno ($202.219,9 \pm 105.112,5$ Ha, $n = 9$) resultó significativamente menor ($W = 0$, $p = 0,003906$), que en los periodos de primavera-verano ($1.151.564,5 \pm 466.695,8$ Ha, $n = 9$); aunque

estas diferencias no fueron significativas según sexos (período primavera-verano hembras: $1.000.737,0 \pm 308.251,8$ Ha, $n = 2$; y período primavera-verano machos: $1.194.658,0 \pm 514.607,1$ Ha, $n = 7$; $W = 14$, $p = 0,05556$; y período otoño-invierno hembras: $314.243,6 \pm 32.856,67$ Ha, $n = 2$; y período otoño-invierno machos: $170.213,2 \pm 95.777,4$ Ha, $n = 7$; $W = 5$, $p = 0,6667$).

El porcentaje del índice de solapamiento entre las áreas de campeo de los ejemplares (Figura 8), resultó alto; siendo superior al 50% en el 63,8% de los casos. Los valores más altos de este índice de solapamiento se produjeron en el núcleo de cría (Parque Nacional de Cabañeros) y sus alrededores, y en el eje Montes de Toledo-Montes Norte de Ciudad Real-Sierra Morena (Figura 9).

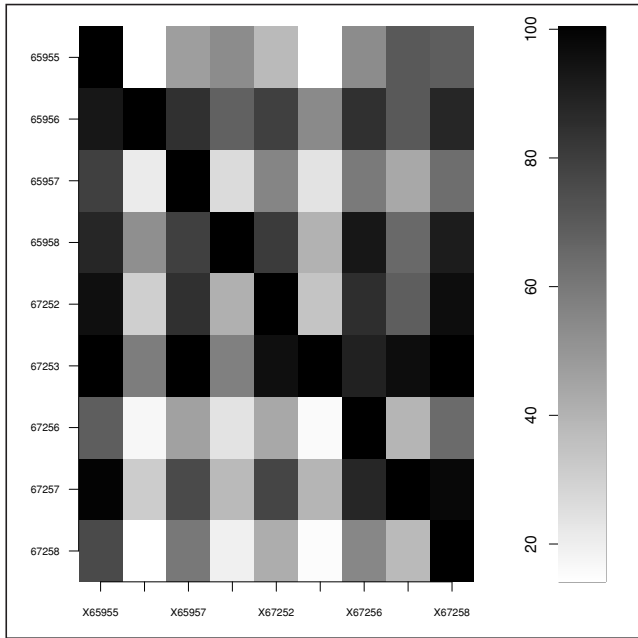


Figura 8. Porcentaje de solapamiento de las áreas de campeo de los ejemplares estudiados. En los ejes se identifican los códigos de los ejemplares estudiados. En la barra de la derecha se representa según la intensidad de oscuro la gradación del porcentaje de este índice.

Figure 8. Percentage of overlapping of home ranges of the studied cinereous vultures represented on the right bar according to dark intensity. The individuals codes are showed on the axis.

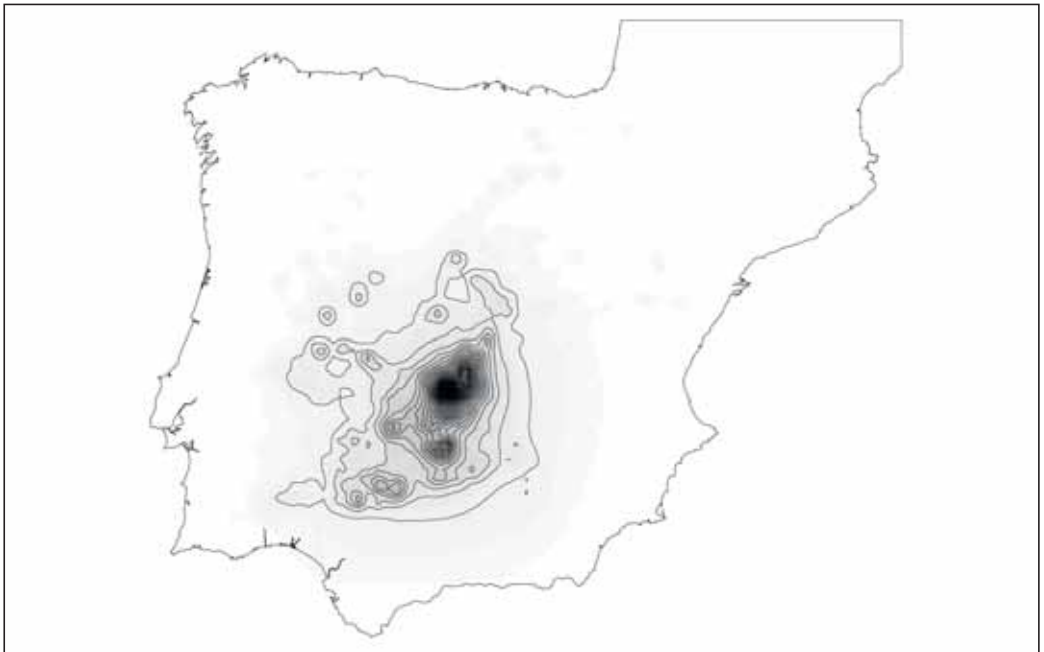


Figura 9. Isolíneas del grado de solapamiento de las áreas de campeo de los ejemplares estudiados. En la figura se representa según la intensidad de oscuro la gradación creciente del porcentaje.

Figure 9. Isolines of overlapping degree of home ranges of the studied cinereous vultures. The figure represents the increasing gradient of the percentage of overlapping according to dark intensity.

Selección de hábitat y análisis GAM

La mayoría de las localizaciones de ejemplares posados (78,3%) se ubican en áreas de monte (bosque y matorral) y el resto en áreas agrícolas, en su mayor parte en cultivos de secano

(7,93%) y áreas agroforestales (11,31%). Las localizaciones en movimiento son también en su mayoría en zonas de monte (58.29%), mientras en zonas agrícolas supusieron en total un 41,18% (secanos: 18,03% y áreas agroforestales: 15,02%). Un 0,14% fue en áreas urbanas. La

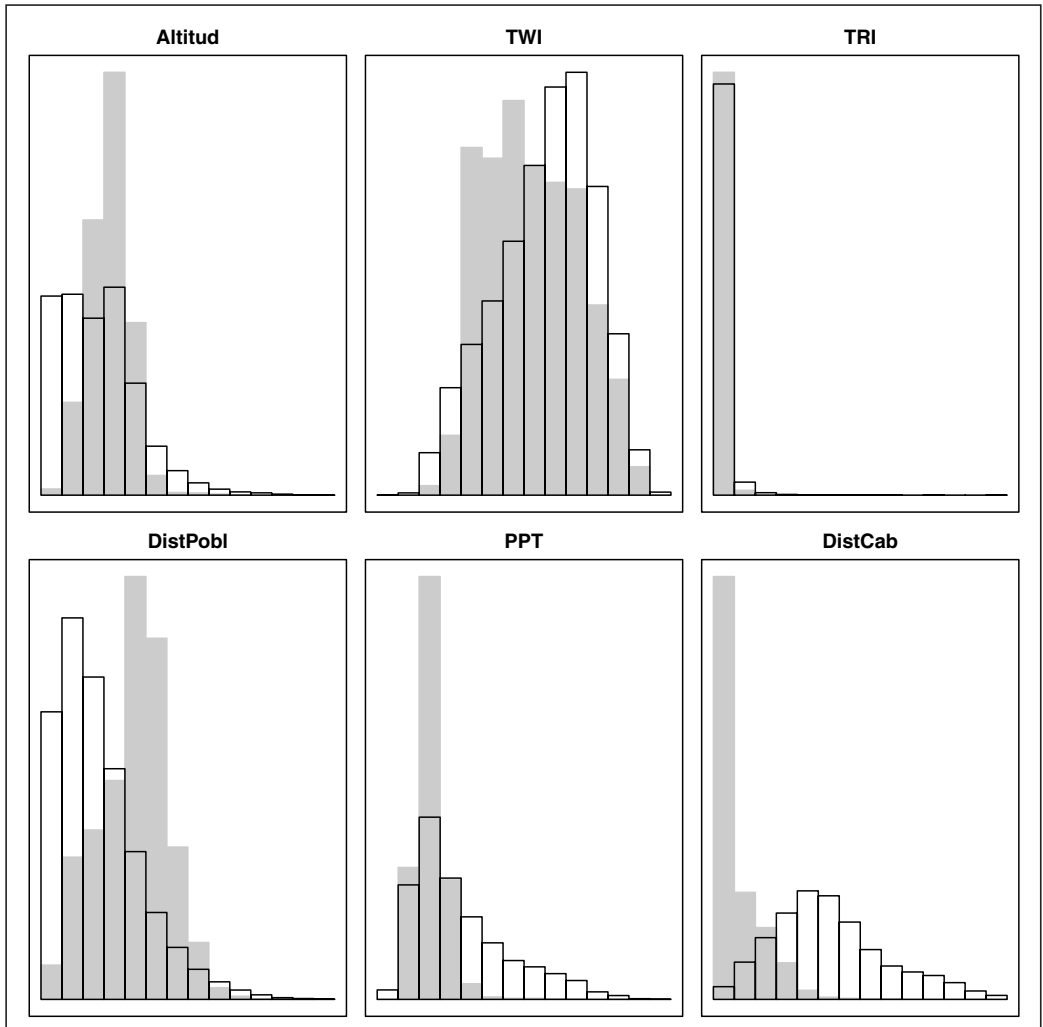


Figura 10. Histograma de nicho. Histograma de los pixeles disponibles para cada una de las variables, frente a los pixeles utilizados de la misma variable. Se han considerado *Altitud*; *TWI*: índice topográfico de humedad; *TRI*: índice topográfico de rugosidad; *DistPobl*: distancia a poblaciones; *PPT*: precipitación y *DistCab*: distancia al Parque Nacional de Cabañeros. Para facilitar su presentación, el eje y de cada histograma se presenta en unidades que se ajustan al tamaño de los adyacentes.

Figure 10. Histogram of ecological niche. Histogram of available pixels for each of the variables, compared to the pixels used in the same variable. It has been considered the variables: *Altitude*, *TWI*: topographic wetness index, *TRI*: topographic roughness index; *DistPobl*: distance to towns, *PPT*: precipitation and *DistCab*: distance to Cabañeros National Park. In order to ease its presentation, the axis of each histogram is showed in units that fit the size of the adjacents.

mayoría de las localizaciones durante otoño-invierno (79,19%) resultaron estar en zonas de monte, mientras en primavera-verano disminuyeron (70,42%) y se incrementa en áreas agrícolas (29,36%).

El análisis de nicho muestra un alto uso de las zonas de media altitud, evitando las áreas de menor y de mayor altitud. También resulta más elevado el empleo de zonas de menor índice topográfico de humedad; de menor índice topográfico de rugosidad (menos patente) y de menor precipitación. Por otra parte, utilizan las zonas más alejadas de núcleos urbanos y más cercanas al núcleo de cría (Figura 10).

En cuanto a la relación uso-disponibilidad, de acuerdo a la clasificación CORINE (Figura 11), encontramos una elevada localización en relación a su disponibilidad en las clases 26 (COD321: pastizales naturales) y 28 (COD323: vegetación esclerófila), y en menor medida de la 22 (COD244: áreas agroforestales). También se selecciona por encima de la disponibilidad

la clase 29 (COD324: transición matorral-bosque o matorral arbolado). Selecciona negativamente las clases COD12-COD22: áreas agrícolas, y 24 (COD312: bosque de coníferas) y 21 (COD313: bosque mixto).

Para realizar el modelado GAM, en los análisis previos se desechó la precipitación por la alta correlación con otras variables. La función obtenida fue: $\text{gam}(\text{SP1}>0 \sim s(\text{Altitud}) + s(\text{DistPobl}) + s(\text{DistCab}) + s(\text{TWI}) + s(\text{TWI}) + \text{CORINE}, \text{family} = \text{binomial})$. Todas las variables (Figura 12) resultan significativas en el modelo ($p < 0,001$) y la devianza explicada es del 69,1% con una $R^2 = 0.747$.

Si consideramos aisladamente la contribución de cada una de las variables al modelo, la distancia a Cabañeros aporta el 61,6% a la devianza explicada del modelo GAM; la variable-factor CORINE aporta un 18,5%; un 17,4% la distancia a núcleos urbanos; un 16,2% la altitud; el 3,76% la variable TWI y el 1,15% la variable TRI.

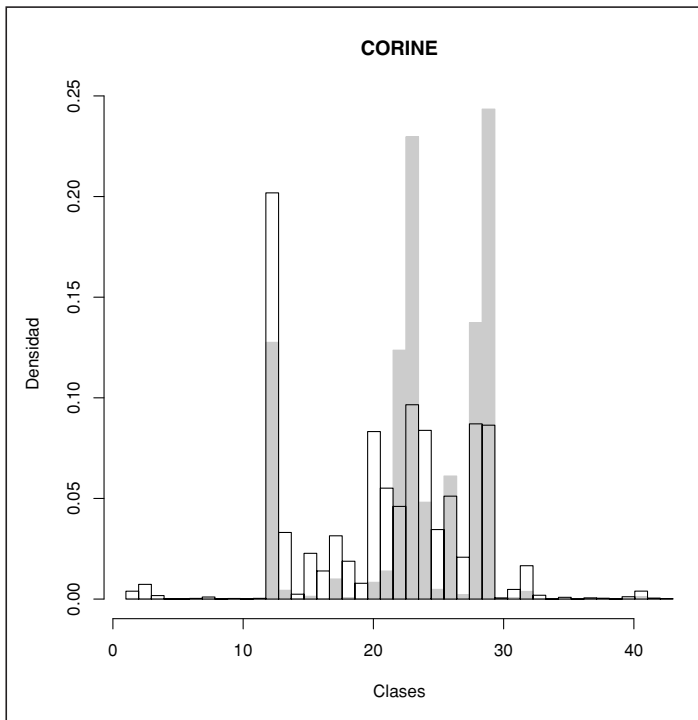


Figura 11. Relación uso-disponibilidad de las clases CORINE de usos del suelo. 1-11: áreas antrópicas; 12-22: áreas agrícolas; 23-34: bosques y áreas seminaturales; 35-39: humedales y 41-44: embalses.

Figure 11. Use-availability ratio of CORINE classes of land use. 1-11: anthropic areas; 12-22: agricultural areas; 23-34: forests and semi-natural areas, 35-39: wetlands and 41-44: reservoirs.

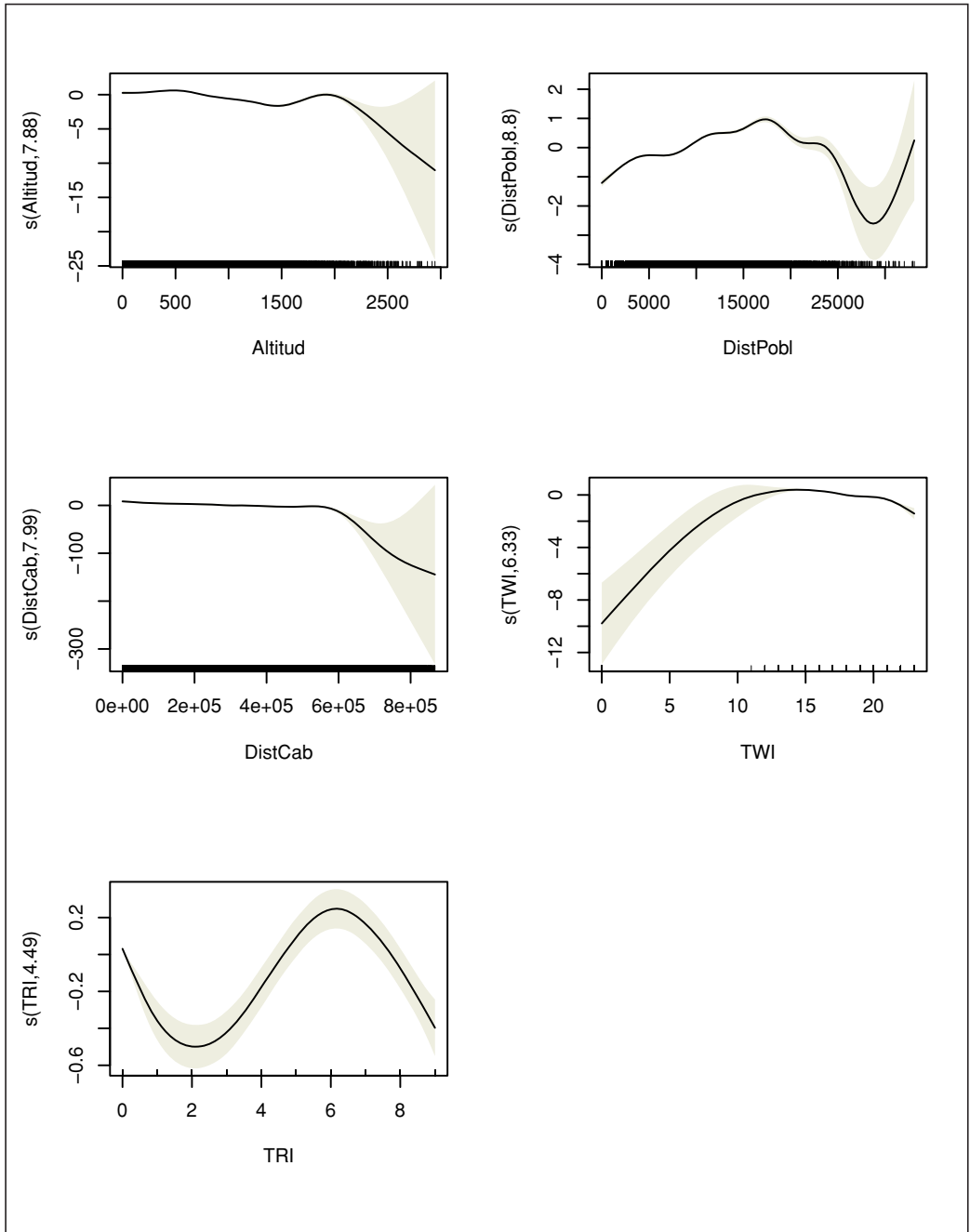


Figura 12. Ajuste GAM para cada una de las variables (*Altitud*: altitud; *DistPobl*: distancia a poblaciones; *DistCab*: distancia al Parque Nacional de Cabañeros; *TWI*: índice topográfico de humedad; *TRI*: índice topográfico de rugosidad).

Figure 12. GAM adjustment for each of the variables (*altitude*, *DistPobl*: distance to towns, *DistCab*: distance to Cabañeros National Park, *TWI*: topographic wetness index, *TRI*: topographic roughness index).

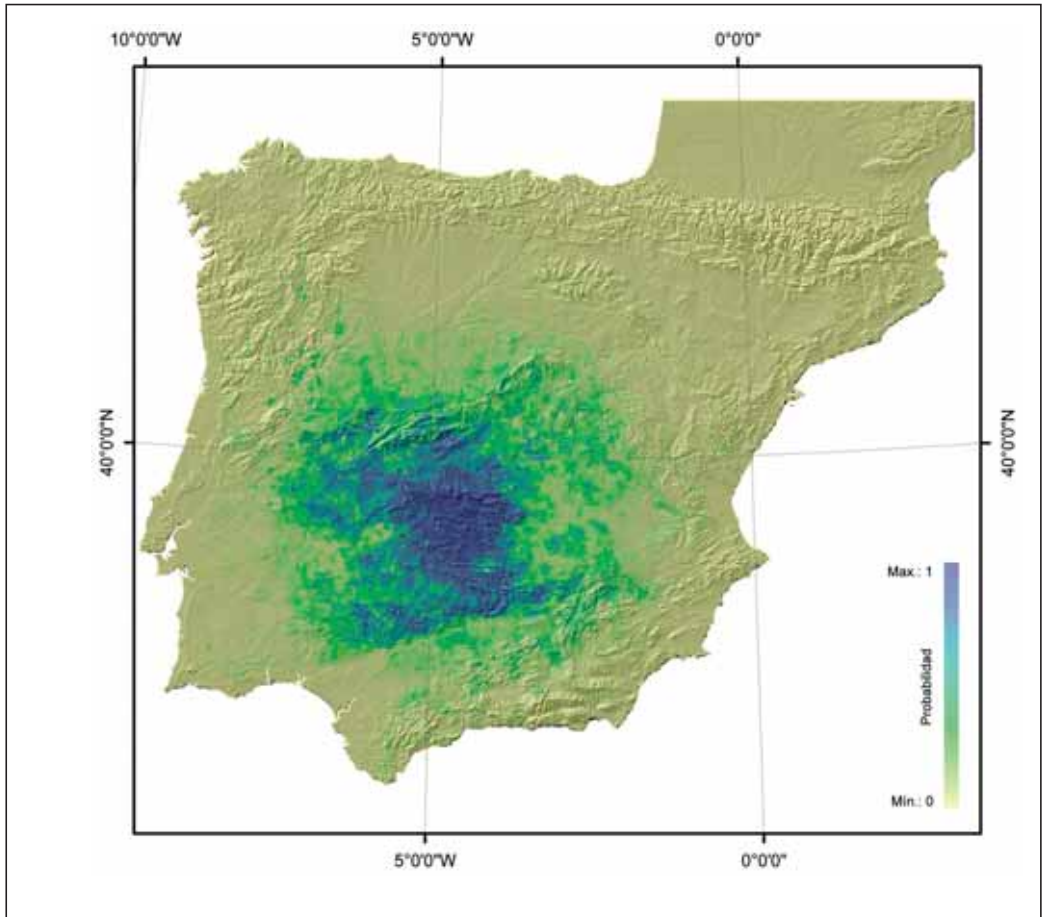


Figura 13. Probabilidad de ocurrencia (0 mínimo- 1 máxima) de ejemplares de buitre negro del Parque Nacional de Cabañeros en función de la predicción GAM.

Figure 13. Occurrence probability (0 minimum-1 maximum) of individuals of cinereous vultures of the Cabañeros National Park based on the GAM prediction.

El modelo predictivo, utilizando las variables de hábitat y las posiciones de los ejemplares de nuestro estudio, nos muestra (Figura 13) un área que ocupa la mitad occidental de Ciudad Real, sur de Toledo, Sierra Morena (Córdoba y Jaén), Sierra Norte (Sevilla y Huelva), este de Badajoz y Cáceres. La zona de máximo valor en la cartografía predictiva se sitúa en los Montes de Toledo y Sierra Morena. La predicción, *grosso modo*, viene a coincidir con las sierras bajas del centro de la Península.

DISCUSIÓN

En rapaces el abandono del área de cría de los jóvenes en sus primeros meses se ha interpretado como una forma de ajuste motivada por la disponibilidad de alimento (WIENS *et al.* 2006, STERNALSKI *et al.* 2008). Se observan dos modelos de inicio de la dispersión, uno de dispersantes tempranos y otro, el dominante, de dispersantes tardíos. En el temprano, se registran movimientos fuera del área de cría desde no-

viembre de su primer año calendario y en el tardío, movimientos fuera del área de cría desde febrero del segundo año calendario. Se distinguen asimismo dos formas de desplazamiento; una en el periodo otoño-invierno y otra en el periodo primavera-verano, que se caracterizan por diferentes distancias entre localizaciones. Esta estacionalidad en los movimientos podría estar relacionada con la diferente disponibilidad estacional de sus fuentes de alimento, como se ha encontrado en otros estudios en el mismo área (MORENO-OPO *et al.* 2010).

El hecho de que durante el segundo invierno se produzcan un número destacable de retornos al núcleo de cría de ambos patrones de dispersantes y una cierta disminución de estas tasas de retorno en primavera-verano del segundo año, apunta que durante la dispersión los jóvenes conservan una dependencia espacial respecto al área de cría. De esta forma la ubicación espacial de las áreas de campeo nos separa los dispersantes tempranos del resto. Así uno de los ejemplares de nuestro estudio se reprodujo en su cuarto año-calendario en su zona de asentamiento del primer invierno.

La distancia media diaria recorrida por los jóvenes buitres negros resulto similar a la encontrada para adultos (CARRETE & DONAZAR 2005). Un adulto radio marcado en la misma área de estudio presentó parecida evolución (datos propios). Los modelos de movimiento reflejan patrones estacionales muy marcados, cuyo origen desconocemos pero que podrían estar ligados tanto a variables meteorológicas como a la disponibilidad de alimento.

A priori podría suponerse que la forma de movimiento podría ligarse a dos supuestos; la madurez, en la cual los movimientos serían correlacionados, con una menor componente aleatoria y con ciclos de baja frecuencia, al mejorar la eficacia de búsqueda (se minimiza el movimiento exploratorio e incrementa el movimiento de campeo) y segundo, a la disponibilidad de alimento, que va a producir movimientos según su forma de distribución. A ello habría que añadir las diferencias en el comportamiento de los individuos. Los datos parecen apoyar esta hipótesis,

ya que en las épocas de una hipotética mayor disponibilidad de alimento, la época de la estación de caza mayor (noviembre-febrero), existe una mayor abundancia de alimento, lo que coincide con los periodos de áreas de campeo más reducidas (CORBACHO *et al.* 2004, CARRETE & DONÁZAR 2005), y se aprecia además una reducción de los ciclos de baja frecuencia, dado la distribución abundante del alimento. Por otro lado las áreas de campeo resultan menores a medida que avanza el período de estudio, y tienden a centrarse en la zona de origen, lo que coadyuvaría a esta tendencia. La comparación de las formas de movimiento con el movimiento browniano de los jóvenes estudiados, con un adulto radio marcado en la misma zona (datos propios, $h > 170$), nos mostró que los jóvenes se mueven mucho más al azar que el adulto. Esto puede sugerir que el aprendizaje del territorio podría influir en la forma del movimiento dispersivo de los jóvenes. También el que los ejemplares dispersantes se establezcan temporalmente y con frecuencia en localidades con presencia de colonias reproductoras de la misma especie, podría indicarnos la existencia de atracción conespecífica (COSTILLO *et al.* 2005; MORENO-OPO *et al.* 2010). Los análisis wavelet nos muestran ciclos largos (de duración aproximadamente anual) que corresponden a retornos al área de cría. No hay ciclos cortos detectables durante el inicio de la dispersión, y coincidiendo con el retorno, se producen ciclos de período medio yuxtapuestos a ciclos de período corto (4-8 días). Por otro lado, estos mismos ciclos cortos son dominantes además en los ejemplares adultos (datos propios). Los retornos anuales en los jóvenes se van adelantando con la madurez, y se producen a principios de invierno en adultos (datos propios). La tendencia a una pérdida de los ciclos cortos en invierno podría estar motivada por la disponibilidad de recursos, más homogéneamente distribuidos y accesible a distancias más reducidas.

En nuestro estudio encontramos una tendencia al aumento del área de campeo en primavera-verano en relación a la de invierno. Esta tendencia también se ha encontrado en adultos reproductores de colonias de cría en Huelva y Cáceres (CARRETE & DONÁZAR

2005; COSTILLO *et al.* 2005), pero a diferencia de la explicación de los anteriores autores, que atribuyen esta tendencia a los mayores requerimientos tróficos de los adultos durante la reproducción, en nuestro caso esta explicación no es válida, debiendo existir otros factores que expliquen esta tendencia. Los ejemplares jóvenes registraron áreas de campeo notablemente mayores que los adultos de Huelva y Cáceres (CARRETE & DONÁZAR 2005; COSTILLO *et al.* 2005), Ciudad Real (MORENO-OPO *et al.* 2010) y de colonias de Grecia (VASILAKIS *et al.* 2005). Como se ha señalado anteriormente, la distancia media recorrida diariamente por los jóvenes es muy parecida a la de adultos, por lo que cabría inferir que en los jóvenes se produce un uso secuencial del territorio y no movimientos de ida-vuelta (ciclos), como sucede en adultos (COSTILLO *et al.* 2007) y que es coherente con los resultados del análisis wavelet.

Se observa como resulta una variable de mucho peso en el modelo (61,1%) la distancia al núcleo de cría. La segunda variable, agrupando a CORINE y distancia a núcleos urbanos (32,9%), se puede concebir como el grado de humanización del territorio. Coherentemente con esto, se puede observar el uso principal áreas de bosque, matorral y pastizal, así como de las áreas agroforestales (en su mayoría englobables en la categoría de dehesas, coherentemente a lo señalado por CARRETE & DONÁZAR 2005; MORENO-OPO & GUIL 2007).

Sobre el mapa de la predicción GAM puede advertirse, además de la preferencia de la proximidad al núcleo de cría, la existencia de un corredor conformado por los Montes de Toledo-Montes Norte de Ciudad Real-Sierra Morena. Hay una mayor presencia en el norte del área de cría, correspondiente al batolito granítico toledano, frente a La Mancha, que tiene un mínimo ratio de selección pese a que su morfología vegetal es similar. Esta distribución podría estar ligada a la disponibilidad de alimento, y sobre todo a la distribución y abundancia de conejo *Oryctolagus cuniculus*, abundante en la primera zona. Hacia el Oeste, la zona de máxima preferencia es muy amplia, aunque fragmentada.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente a Víctor García Matarranz, de la Dirección General del Medio Natural y Política Forestal, su trabajo de captura e instalación de transmisores, a Federico Alcaide, del Parque Nacional de Cabañeros, su ayuda al haber tratado toda la información de los datos, transformándola en coberturas para ArcGIS, y a Asunción Ruiz Guijosa, de la Sociedad Española de Ornitología, por haber recuperado con rapidez y enviado algunos datos extraviados entre los centenares de archivos remitidos. Agradecemos a Antoni Margalida y Rubén Moreno-Opo la lectura y aportaciones al manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEYER, H. L. 2004. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. <http://www.spatial ecology.com/htools>.
- BULLARD, F. 1991 *Estimating the home range of an animal: a Brownian bridge approach*. Master of Science, University of North Carolina, Chapel Hill.
- BUNN, A.G. (2008). A Dendrochronology Program Library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26: 115-124.
- CALENGE, C. 2006: The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197: 516-519.
- CALENGE, C., S. DRAYA & M. ROYER-CARENZIA. 2009. The concept of animals' trajectories from a data analysis perspective. *Ecological Informatics*. Volume 4, Issue 1, January 2009, Pages 34-41.
- CANTOS, F. J., & GÓMEZ-MANZANEQUE, A. 1996. Informe sobre la campaña de anillamiento de aves en España. Año 1995. *Ecología*, 10: 321-424.

- CARRETE, M. & J.A. DONÁZAR. 2005. Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological Conservation* 126: 582–590.
- CORBACHO, C., COSTILLO, E. & MORÁN, R. 2004. Foraging areas and home range of black vultures *Aegypius monachus*: a preliminary analysis. Póster presentado en el *Symposium Internacional sobre buitre negro*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Córdoba. Córdoba, Spain.
- COSTILLO, E., CORBACHO, C., SÁNCHEZ, & J. M., VILLEGAS, A. (2007). Áreas de campeo 132–141. En: Moreno-Opo, R., Guil, F. (Coord.). *Manual de gestión del hábitat y de las poblaciones de buitre negro en España*. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- CLS AMERICA 2007: CLS America. <http://www.cls.fr/html/argos/general/>.
- DEL MORAL, J. C., & DE LA PUENTE, J. 2005. Buitre negro – *Aegypius monachus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org>.
- DRAY, S. & DUFOUR, A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22(4): 1-20.
- FIEBERG, J. & KOCHANNY, C.O. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management*, 69, 1346–1359.
- FRANKLIN, J. 1995. Predictive vegetation mapping: geographical modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19, PP. 474–499.
- GARCÍA, L., IBAÑEZ, F., GARRIDO, H., ARROYO, J.L., MAÑEZ, M., & CALDERÓN, J. 2000. Prontuario de las Aves de Doñana. Anuario Ornitológico de Doñana, n.º 0. Estación Biológica de Doñana y Ayuntamiento de Almonte (Huelva).
- GIMENEZ, O., BONNER, S., KING, R., PARKER, R. A., BROOKS, S. P., JAMIESON, L. E., GRISBOIS, V., MORGAN, B. J. T., NEWSON, S. & THOMAS, L., 2008. WinBUGS for Population Ecologists: Bayesian Modelling using Markov chain Monte Carlo (MCMC) Methods. In *Modeling Demographic processes in Marked Populations*. Thomson, D. L., Cooch, E. G. and Conroy, M. J. (Eds). Springer Series: Environmental and Ecological Statistics, Volume 3, pp: 885-918.
- GUISAN, A & ZIMMERMANN, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, pp. 147–186.
- HASTIE T.J., & TIBSHIRANI R.J., 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- HORNE, J.S., E. O. GARTON, S.M. KRONE, & J.S. LEWIS, 2007. Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecology*: Vol. 88, No. 9, pp. 2354-2363.
- LEHMANN A.J, OVERTON M.C, & LEATHWICK J.R, 2002. GRASP: Generalized regression analysis and spatial predictions. *Ecological Modeling*, 157: 189-207.
- MORALES, J.M., D.T. HAYDON, J. FRAIR, K.E. HOLSINGER, & J.M. FRYXELL. 2004. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85(9), 2004, pp. 2436–2445.
- MORENO-OPO, R. & GUIL, F. (Coords.) 2007. Manual de gestión del hábitat y de las poblaciones de buitre negro en España. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- MORENO-OPO, R.M., ARREDONDO, A. & F. GUIL. 2010. Foraging range and diet of Cinereous vulture *Aegypius monachus* using livestock resources in Central Spain. *Ardeola* 57 (1): 111-119.
- NEWTON, I. 1979. Population ecology of raptors. Berkhamsted. Poyser, London.
- PATTERSON, I.J. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea* 68: 53-62.
- POLANSKY, L., WITTEMYER, G., CROSS, P., TAMBLING, C. J. & GETZ, W. M. 2010 From moonlight to movement, and synchronized randomness: Fourier and wavelet analyses of animal location time series data. *Ecology* 91, 1506–1518.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RODGERS, A.R., A.P. CARR, L. SMITH, & J.G. KIE. 2005. HRT: Home Range Tools for ArcGIS. Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario, Canada.
- ROUSSEEUW, P. J., I. RUTS, & J. W. TUKEY. 1999. The bagplot: a bivariate boxplot, *The American Statistician*, vol. 53, no. 4, 382–387.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. Biometry, 2nd edn. San Francisco: W.H. Freeman.
- SPIEGELHALTER, D.J., A. THOMAS, & N.G. BEST. 1999. WinBUGS Version 1.2. User Manual. MRC Biostatistics Unit, Medical Research Council, Cambridge, UK.
- STERNALSKI, A, C. BAVOUX, G. BURNELEAU & V. BRETAGNOLLE. 2008. Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western marsh harrier. *Journal of Zoology*, 274, pp. 188–197.
- VALVERDE, J. A. 1966. Sobre buitres negros en Andalucía. *Ardeola*, 12: 101–115.
- VASILAKIS, D., K. POIRAZIDIS & J. ELORRIAGA, 2005. Black vulture *Aegypius monachus* population in Dadia National Park and the adjacent areas, Thrace, NE Greece. *Proceedings of the International Conference on Conservation and Management of Vulture Populations*, pp. 127–137.
- WIENS, J.D., R.T. REYNOLDS & B.R. NOON. 2006. Juvenile movement and natal dispersal of northern goshawks in Arizona. *The Condor*, 108, pp. 253–269.
- WITTEMYER, G., DOUGLAS-HAMILTON, I. & GETZ, W. M. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim. Behav.* 69, 1357–1371.
- WITTEMYER, G., POLANSKY, L., DOUGLAS-HAMILTON, I. & GETZ, W. M. 2008. Disentangling the effects of forage, social rank, and risk on movement autocorrelation of elephants using Fourier and wavelet analyses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 19 108–19 113.
- WOLF, H. P. 2005. A rough R impementation of the bagplot. Available at <http://cran.r-project.org>.
- WOOD, S.N. 2000. Modelling and smoothing parameter estimation with multiple quadratic penalties. *Journal of the Royal Statistical Society (B)*, 62(2), pp. 413–428.
- WOOD, S.N. 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.