

Modelación matemática del consumo de presas y el flujo de energía asociado a la reproducción de *Rostrhamus sociabilis* (Aves, Falconiformes)

D. Denis & A. Rodríguez–Ochoa

Denis, D. & Rodríguez–Ochoa, A., 2017. Modelación matemática del consumo de presas y el flujo de energía asociado a la reproducción de *Rostrhamus sociabilis* (Aves, Falconiformes). *Animal Biodiversity and Conservation*, 40.2: 221–245.

Abstract

Mathematical model of prey consumption and energy flow associated with breeding in Rostrhamus sociabilis (Aves, Falconiformes).— The snail kite (*Rostrhamus sociabilis*) is a bird of prey that has permanent populations and is fairly common in Cuba. It is classified as High Concern in the North American Water Bird Conservation Plan, partially due to a highly specialized diet, preying only on water snail of the genus *Pomacea*. In the current paper we developed a mathematical model in Stella software to analyze consumption and mobilization of energy during reproduction of this species. The model was calibrated with reproductive parameters determined in a nesting colony of the Great Wetland of North Ciego de Ávila, Cuba. Variables included in the basic model were adults, eggs and nestling morphometry, behavioral aspects, trophic elements and other reproductive parameters; some were measured in the field and the rest were taken from literature sources. The main outcomes of the model were: energy consumption per individual, daily and total season consumption, and the number of prey it represented. To test the model we simulated the behaviour of a 100–nest colony that resulted in the production of an average of 158 ± 7.1 eggs and between 106 and 125 nestlings. Daily adult energy consumption was estimated between 110.32 and 118.47 kcal, which can be achieved by consuming around 28 snails each day. A colony of this size has an estimated requirement of 1,893,103 kcal of total energy per season, driven by $5,933 \pm 59$ kg of snail biomass, equivalent to between 419 and 552 thousand snails in three and half months. Sensitivity analysis of the model showed that the variables that most influenced energy consumption were those related to reproductive success, adult body size and flying behavior. The resulting model will allow to simulate and assess the potential impact of future habitat modifications on the species' breeding.

Key words: Bioenergetic, Snail (Everglades) kite, *Pomacea*, Compartment model, Biomass consumption, Flow model

Resumen

Modelación matemática del consumo de presas y el flujo de energía asociado a la reproducción de Rostrhamus sociabilis (Aves, Falconiformes).— El gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) es un ave rapaz, residente permanente y común en Cuba, clasificada como de alto interés conservacionista en el Plan de Conservación de las Aves Acuáticas de Norteamérica, en parte debido a su dieta altamente especializada en caracoles acuáticos del género *Pomacea*. En el presente estudio se elabora un modelo matemático en el programa Stella para analizar el consumo y la movilización de energía durante la reproducción del gavilán caracolero, y se aplica con parámetros determinados en una colonia de nidificación del Gran Humedal del Norte de Ciego de Ávila, en Cuba. La estructura básica del modelo incluye variables morfológicas de los adultos, los huevos y los pichones; elementos conductuales; parámetros tróficos y otros parámetros reproductivos, algunos de los cuales se midieron en la colonia estudiada; el resto se tomaron de fuentes bibliográficas. El modelo tuvo como variables principales de salida el consumo energético por individuo, el consumo diario y total por estación y el número de presas a que equivale. Para probar el modelo, se simuló el comportamiento de una colonia de 100 nidos con una producción media de $158 \pm 7,1$ huevos y entre 106 y 125 pichones. El consumo energético diario por adulto se estimó entre 110,32 y 118,47 kcal, que puede obtenerse con la ingesta de alrededor de 28 caracoles diarios. Se calcula que para mantener una colonia de este tamaño, se requiere una energía total de 1.893.103 kcal, que se extrae de 5.933 ± 59 kg de biomasa de caracoles, lo que equivale a entre 419 y 552 mil pomáceas consumidas en tres

meses y medio. El análisis de sensibilidad muestra que las variables cuyos cambios influyen más en el consumo de energía de las colonias son las relacionadas con el éxito reproductivo, el tamaño de los adultos y los vuelos de alimentación. El modelo resultante de este trabajo permite simular y evaluar el efecto que las alteraciones futuras del hábitat pueden tener en la cría de esta especie.

Palabras claves: Bioenergética, Gavilán caracolero, *Pomacea*, Modelo de compartimentos, Consumo de biomasa, Modelo de flujo

Received: 6 II 15; Conditional acceptance: 20 VII 15; Final acceptance: 16 V 17

Dennis Denis & Alejandro Rodríguez-Ochoa, Depto. Biología Animal y Humana, Fac. de Biología, Univ. de La Habana, Ciudad de La Habana, Cuba.

Corresponding author: D. Denis. E-mail: dda@fbio.uh.cu

Introducción

El gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) es una especie de ave rapaz ampliamente distribuida en América, pero clasificada como de alto interés conservacionista ("high concern") en el Plan de Conservación de las Aves Acuáticas de Norteamérica (Kushlan et al., 2002) debido al estado de amenaza local que pueden presentar sus dinámicas poblaciones y a la alta especialización trófica por los moluscos del género *Pomacea*, aunque en periodos de sequía puede depredar pequeñas tortugas, ratones y cangrejos (Sykes, 1987a; Beissenger, 1990). A mediados del siglo pasado sus poblaciones en La Florida disminuyeron drásticamente, hasta quedar tan solo entre 50 y 100 individuos (Sprunt, 1945, 1954) a causa del drenaje de los Everglades. Si bien se estimó que posteriormente sus poblaciones locales se recuperaron hasta llegar a 3.400 aves en 1999, en el presente siglo han vuelto a disminuir hasta cerca de 685 individuos en 2005 (Cattau et al., 2009), ya no debido a la pérdida de hábitat, sino presumiblemente a la disminución de la calidad general del mismo. A pesar de ello, la UICN no la considera como una especie amenazada por la amplia extensión de su distribución y debido a que, a pesar de que no existen estimaciones poblacionales en otras regiones, no hay indicios de afectaciones globales que amenacen a la especie (Birdlife International, 2004).

En Cuba es un común residente permanente que habita en casi todo el archipiélago en zonas de ciénagas, pantanos de agua dulce, lagunas y arrozceras (Garrido & Kirkconnell, 2000). A pesar de esto, existen escasos antecedentes de estudios relacionados con su ecología y se conoce muy poco sobre sus poblaciones, el impacto de las prácticas de uso de la tierra y el posible intercambio con otras poblaciones regionales (Sykes et al., 1995). Han publicado descripciones de su historia natural Gundlach (1893), Garrido (1992) y Garrido & Kirkconnell (2000). En Cuba nidifica entre abril y julio y con respecto a su reproducción se han descrito elementos generales como las dimensiones de los huevos (Valdés, 1984), las características de los nidos y el éxito reproductivo en dos localidades (Fortes & Denis, 2013a). En otros lugares se han llevado a cabo estudios más exhaustivos, en especial en La Florida, donde siempre ha sido una especie de interés desde el punto de vista conservacionista (Sykes, 1979; Sykes et al., 1995; Beissinger et al., 1983a) y existe un extenso programa de seguimiento.

Por lo general, las aves desempeñan un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas al ser eslabones fundamentales en el flujo de energía y el reciclaje de nutrientes, por lo que se han convertido en uno de los modelos de animales mejor estudiados desde el punto de vista ecofisiológico (Kendeigh et al., 1977; Morales & Pacheco, 1986). Algunos estudios sobre el modelo energético del gavilán caracolero se han centrado en los requerimientos de energía y alimentos de los adultos (Beissinger, 1983; Sykes, 1987a), sobre todo durante su reproducción.

La especie *Pomacea paludosa* es un molusco acuático de respiración aérea que habita en humedales de agua dulce y se alimenta de algas y materia orgánica

en descomposición. Esta especie es casi la única fuente de alimento del gavilán caracolero y es parte esencial de la dieta de varias otras especies de aves y vertebrados acuáticos (Snyder & Snyder, 1969). Por su papel en la cadena trófica y su sensibilidad ante las condiciones hidrológicas, estos moluscos son indicadores de la salud de los sistemas de humedales. Se supone que el gavilán caracolero es especialmente sensible a los cambios en el ecosistema que puedan afectar a su presa principal (Darby et al., 2006, 2007). En la actualidad, las extensas modificaciones en los regímenes hídricos de numerosos humedales naturales cubanos debido a la acción humana, junto con la extensa proliferación del pez gato (*Claria gariepinus*), especie invasora introducida y voraz depredador omnívoro, pueden llegar a poner en peligro la supervivencia de las poblaciones de gavilán. La comprensión de los mecanismos que intervienen en la estabilidad de las poblaciones de gavilán dentro del ecosistema es importante para el desarrollo apropiado de planes de manejo y conservación.

Amparado bajo el programa de conservación de los Everglades, se elaboró el modelo matemático Everkite (Mooij et al., 2002), basado en individuos y espacialmente explícito, que simula la dinámica poblacional en distintos escenarios hidrológicos, para lo cual se empleó la amplia base de datos ambientales y de seguimiento de las poblaciones que existe en este importante humedal. Mooij et al. (2007) y Gaines et al. (2008) introdujeron cambios para perfeccionar el modelo y en la actualidad se está trabajando en su vinculación con un modelo poblacional de las presas del gavilán (Darby et al., 2010). Estos modelos han demostrado ser lo suficientemente realistas como para poder emplearse en la predicción de las tendencias poblacionales y de las zonas más apropiadas para la reproducción en los Everglades; sin embargo, tienen poca aplicación en las condiciones de otras regiones para las que no existe la cobertura informativa suficiente o las condiciones son distintas.

El presente trabajo tiene como objetivo elaborar y aplicar un modelo dinámico para evaluar las necesidades energéticas y el consumo de biomasa en las colonias reproductivas del gavilán caracolero en humedales de Cuba. Este instrumento puede ayudar a comprender el impacto que esta especie tiene en el flujo de energía de su ecosistema y, en un futuro, evaluar los efectos que las alteraciones en el hábitat podrían tener en la cría.

Material y métodos

Para el análisis energético de la etapa de cría del gavilán caracolero, se confeccionó un modelo matemático que permitía estimar el consumo energético total, la cantidad de presas capturadas y el total de biomasa extraída por cada colonia reproductiva de esta especie. El modelo fue implementado en Stella v.9.13 (Isee Systems, 2006). Stella es un programa con una interfaz iconográfica que se basa en los diagramas de Forrester o de flujo para el desarrollo de sistemas dinámicos. La estructura de los modelos se basa en

cuatro elementos básicos (fig. 1): 1) depósitos, que son las variables de estado donde se acumulan los elementos que fluyen en el sistema (individuos o energía en el caso de este estudio) y que pueden entrar o salir a distintas velocidades. Los depósitos pueden ser simples (la entrada y la salida es consecutiva en el tiempo) o de tipo transportadores ('conveyors'), que son aquellos depósitos en los que los elementos permanecen por un tiempo predeterminado antes de fluir hacia afuera; 2) flujos, que representan las variables de intercambio o las funciones que controlan el movimiento de los elementos entre los depósitos; 3) convertidores, que son las variables auxiliares empleadas en los cálculos de flujos; 4) conectores, que indican el flujo de información entre variables o flujos.

Los modelos representados con este sistema constituyen una vía práctica para visualizar y comunicar la estructura y el funcionamiento de sistemas complejos. En Isee System (2006) puede encontrarse una descripción detallada del programa.

El modelo creado constaba de 50 variables, en forma de 15 depósitos y 35 convertidores, además de 21 flujos. Por su alta complejidad, fue compartimentado en seis módulos básicos (submodelos) (fig. 2); tres de ellos permiten estimar el consumo energético de los componentes individuales (huevos, pichones y adultos), que se integran a nivel de la colonia a partir de las cantidades diarias, simuladas por otro de los submodelos, con el que se obtiene también la producción diaria de huevos y pichones.

El modelo fue calibrado empleando los datos de cuatro colonias de gavilanes caracoleros del Refugio de Fauna El Venero, en el Gran Humedal del Norte de Ciego de Ávila, en Cuba, descritas por Fortes & Denis (2013a). En estas colonias se encontraron 32 nidos en total, en 27 de los cuales se midieron las dimensiones de los huevos y los pichones al nacer, y se calcularon el éxito de eclosión y el éxito reproductivo. El hábitat a nivel de paisaje también se describió en términos de distancias a los bordes de la laguna o a las zonas de potencial interés ecológico para la especie (Fortes, 2009), que se emplearon para estimar las distancias de vuelo.

Submodelo 1. Dinámica de la colonia de reproducción

Este submodelo recrea la dinámica de la colonia en cuanto a los adultos y los nidos existentes en cada etapa de la cría. Utiliza tres variables de entrada: la primera es el número de nidos al finalizar la reproducción, que es el estimador del tamaño de una colonia de aves más sencillo de obtener en el campo—suponiendo que los nidos fallidos no se destruyan durante la temporada de cría— y que se utiliza para estimar la cantidad de parejas que se reclutan. Las otras variables son la probabilidad de supervivencia (PSD), que se calcula con el nido como unidad—suponiendo que un nido es exitoso si al menos un huevo o pichón sobrevive el periodo correspondiente: incubación o cría— y que, además, toma como unidad a cada elemento individual (huevo o pichón) para incluir las pérdidas intranidada, que también constituyen un gasto energético (Mayfield, 1975).

El modelo produce una estimación diaria del número total de nidos en la colonia y de las cantidades desglosadas por estadio: en construcción, en puesta, en incubación y con pichones, así como la cantidad de adultos que participan en dichas tareas. Estructuralmente contiene cuatro depósitos con un flujo secuencial entre ellos, cada uno con el tiempo de retardo asociado a cada etapa del nido (fig. 3). Los depósitos de nidos con huevos y pichones cuentan, además, con flujos de salida laterales por mortalidad, determinados por la probabilidad de supervivencia diaria. La PSD es la función de probabilidad mientras que la supervivencia diaria es el valor fijo de individuos que pasan a la siguiente fase del ciclo de la reproducción. Para el modelo se supuso que no había mortalidad durante la fase de construcción del nido y de la puesta, ya que son periodos relativamente cortos y no existe ninguna información previa sobre las tasas de abandono en estas fases.

Para la entrada en la colonia, una vez establecida la cantidad de nidos, se supone reproducción asincrónica, de forma tal que las parejas llegan a la colonia durante un periodo de 40 días, con un comportamiento relativo aproximadamente gaussiano, descrito por un polinomio de sexto grado (ecuación 1), obtenido por un ajuste no lineal a observaciones de campo:

$$y = a + bx + cx^2 + dx^3 \quad (1)$$

Los coeficientes fueron: $a = -0,123522$; $b = 0,564943$; $c = -0,168113$; $d = 0,023699$; $e = -0,0012966$; $f = 2,992351e-05$; $g = -2,478534e-07$.

Aunque Fitch (1963) menciona que la puesta en una colonia de estos gavilanes generalmente dura dos semanas, la aparición simultánea de nidos con pichones grandes y otros en incubación sugiere que el intervalo podría ser mucho mayor. La etapa de construcción de los nidos puede durar de pocos días a casi dos semanas (7–14 días) y su duración se simuló por tanto con una función aleatoria que tomaba valores en ese rango (Random [7; 14]). Estos valores son aproximaciones y pasan por alto la posibilidad de reusar sitios y nidos antiguos, lo que han observado numerosos autores (Parker, 1974; Evans, 1981; Gliński & Ohmart, 1983). Se han registrado tasas de reutilización de hasta el 50% de nidos en Illinois (Evans, 1981) o entre el 16% y el 35% en otras localidades (Parker, 1974). La reutilización implicaría una fase de construcción del nido más corta y un gasto energético menor.

El promedio del tamaño de puesta (2,0) y su desviación estándar (1,23), así como la probabilidad de supervivencia diaria de los nidos en etapa de huevo y en etapa de pichón se tomaron de los valores de campo (Fortes & Denis, 2013a) (100% de éxito a nivel de nido). El tamaño de puesta simulado para cada nido del modelo fue una estimación aleatoria a partir de una distribución normal con media y desviación estándar iguales a los valores observados en la localidad de muestra.

La duración de los intervalos de cada etapa de la reproducción fueron tomados de Sykes (1987b). La incubación, llevada a cabo por ambos padres, comienza con la puesta del primer huevo (Parker,

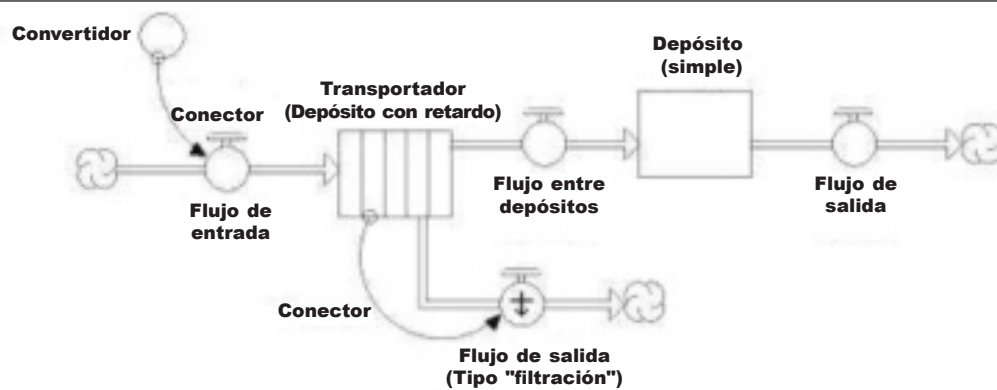


Fig. 1. Tipos de elementos que intervienen en un modelo de flujo en el programa Stella, siguiendo un diagrama de Forrester.

Fig. 1. Types of elements that intervene in a typical Stella flow model, following Forrester's diagram.

1974) y en las publicaciones científicas se afirma que dura 29–32 días (Sutton, 1939; Evans, 1981; Shaw, 1985). Como el intervalo de eclosión es de 1–2 días como mínimo, con un promedio de 3,8 días para 47 nidos (Parker, 1974), y la incubación no termina hasta el nacimiento del último huevo, se supuso que la duración total de dicho periodo era de 29 días más dos días por cada huevo puesto. Se tomó un valor conservador de 30 días para la duración del periodo de pichón, ya que en otras colonias se ha observado que los pichones han volado del nido entre los 30 y 35 días (Parker, 1974; Evans, 1981; Shaw, 1985), aunque si hay molestias pueden huir ya desde los 25 días.

Submodelo 2. Producción de la colonia

Este submodelo pretende estimar la producción diaria y total, en cuanto a huevos y pichones, de una colonia con las características dinámicas modeladas en el anterior compartimiento de donde toma sus parámetros de entrada principales (la cantidad de nidos terminados de construir cada día y que pasan a la fase de puesta y el tamaño de puesta simulado) (fig. 4). Consta de dos flujos centrales que simulan el transcurso de los huevos y los pichones durante la incubación y crecimiento, y otros cuatro compartimientos individuales para acumular las cantidades

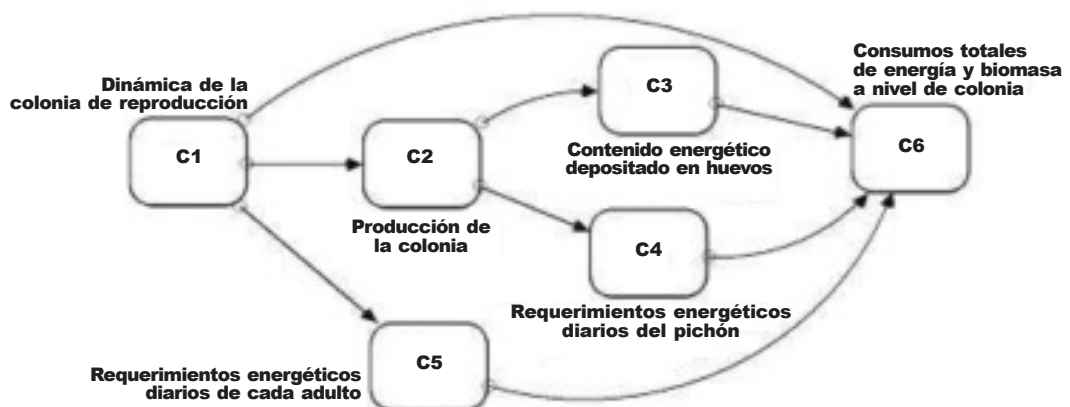


Fig. 2. Módulos del modelo general empleado para estimar el consumo de presas por una colonia de *Rostrhamus sociabilis* (Aves, Falconiformes).

Fig. 2. Modules of the general model used to estimate prey consumption by a colony of *Rostrhamus sociabilis* (Aves, Falconiformes).

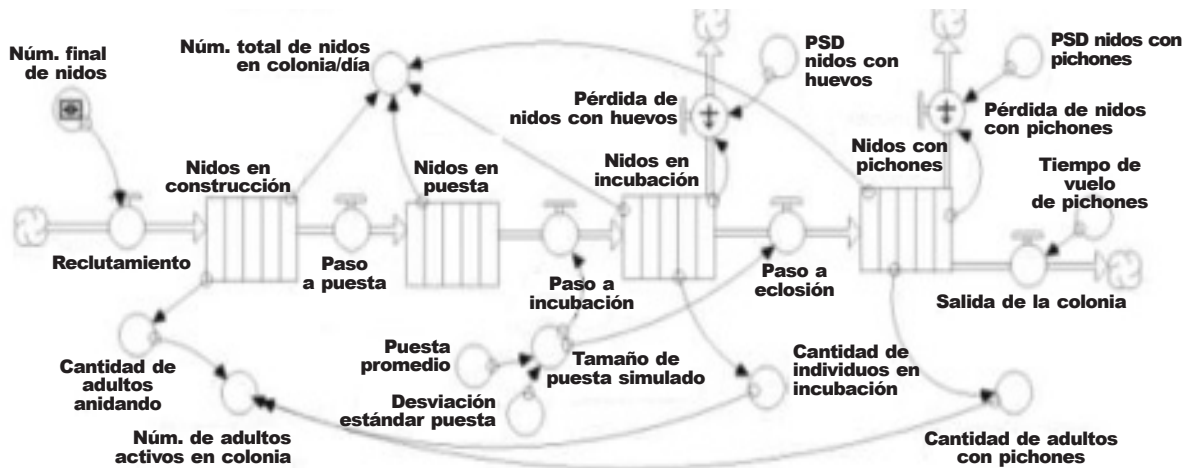


Fig. 3. Submodelo para simular la dinámica de una población reproductora en una colonia de *Rostrhamus sociabilis* (Aves, Falconiformes): PSD. Probabilidad de supervivencia diaria.

Fig. 3. Sub-model to simulate the dynamics of a breeding population in a colony of *Rostrhamus sociabilis* (Aves, Falconiformes): PSD. Daily survival probability.

totales producidas y poder estimar las pérdidas de huevos y pichones durante el tiempo que dura cada etapa, estimadas por las PSD de huevos y pichones individuales (0,98 y 0,95 para huevos y pichones, respectivamente, tomados de datos de campo) y el éxito de eclosión (0,99). El uso de compartimentos secundarios fue necesario dado que el carácter continuo del flujo a través de los transportadores no conserva las cantidades totales que al finalizar el periodo tienden a cero ni permiten calcular con precisión el total de pérdidas.

Submodelo 3. Contenido energético depositado en los huevos

Este es un submodelo estático, conformado tan solo por siete convertidores, incluido para calcular el contenido energético de cada huevo a partir de sus dimensiones externas (fig. 5), que son las variables más fáciles de obtener en el campo, y la densidad calórica del contenido, que se asumió como el valor general ofrecido por Carey et al. (1980) de $1,24 \pm 0,04$ kcal/g (masa húmeda).

Las dimensiones del huevo se toman de los datos de campo de las colonias de calibración (Fortes & Denis, 2013a). El volumen (cm^3) se calculó con la fórmula de Hoyt (1979) y se utilizó para calcular su peso empleando la densidad media de los huevos de las aves, que fue de $1,16 \text{ g/cm}^3$ (Carey et al., 1980). El sentido de incluir este compartimento estático es incluir la posibilidad de manipular las dimensiones de los huevos, que es una variable con marcadas diferencias geográficas y que puede ser empleada con propósitos de bioindicación.

Submodelo 4. Requerimientos energéticos diarios del pichón

Este submodelo se incluye para estimar los requerimientos energéticos de cada pichón durante todo su crecimiento (fig. 6), empleando su peso diario (W) y la ecuación de Nagy (1987) para calcular su tasa metabólica de campo (FMR en su sigla en inglés), expresada en $\text{kJ/ave} \cdot \text{día}$:

$$\text{FMR} = 4,797 \cdot W^{0,749} \quad (2)$$

Se transformaron todos los valores energéticos a kilocalorías ($1 \text{ cal} = 4,187 \text{ J}$).

El peso del adulto (a) y la constante de crecimiento (c) se consideran variables de entrada para alimentar la ecuación del crecimiento que se modeló según la ecuación generalizada de Richard (ecuación 3):

$$y = a / (1 + \exp(b - cx)^{(1/d)}) \quad (3)$$

Los valores de estas variables de crecimiento se obtuvieron a partir de una regresión no lineal y de datos de pesos de los pichones tomados en el campo con el programa CurveExpert v1.3. Los valores de los coeficientes obtenidos fueron: $a = 460,348$; $b = 7,656$; $c = 0,412$ y $d = 2,462$. La masa de los pichones al nacer se ha estimado entre 13 g y 21 g en las publicaciones científicas (por ejemplo, Beissinger, 1988) y el modelo de crecimiento empleado la sitúa en 20 g. Esta ecuación se adiciona al modelo en un flujo independiente para generar los valores diarios de masa de un pichón, que se emplean en el cálculo de la tasa metabólica de campo. Se incluye una variable de parada solo para

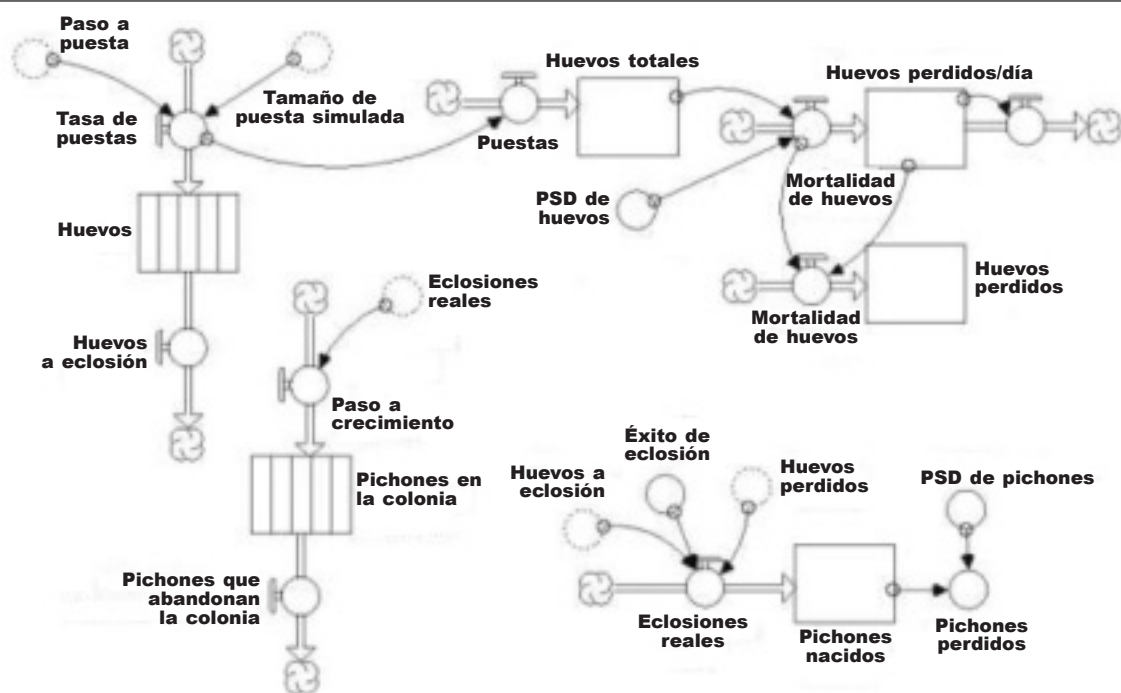


Fig. 4. Submodelo para simular la producción de huevos y pichones en una colonia de *Rostrhamus sociabilis*: PSD. Probabilidad de supervivencia diaria.

Fig. 4. Sub-model to simulate egg and chick production in a colony of *Rostrhamus sociabilis*: PSD. Daily survival probability.

impedir que esta ecuación se calcule más tiempo del que dura el crecimiento del pichón.

Este submodelo es dinámico, pero transcurre en una escala temporal asincrónica al resto del modelo, ya que se desarrolla y finaliza antes del momento en que aparecen los pichones en la colonia, y su resultado se utiliza para los cálculos realizados a partir de estos. Dada la limitación de Stella para modelar procesos con distintas tasas temporales, este paso produce un sesgo por sobreestimación debido al hecho de no tener en cuenta el momento del crecimiento en que se puede producir la muerte de los pichones ni la energía consumida por los pichones muertos, y da tan solo el consumo total para los supervivientes.

Submodelo 5. Requerimientos energéticos diarios del adulto

Este submodelo, empleado para estimar los niveles de consumo de cada adulto, es estático, es decir, que no contiene flujos, debido a que los requerimientos energéticos son estándar y no dependen del tiempo. Se incluye por la necesidad de explicitar los parámetros de los cuales dependen estos requerimientos, que se pueden modificar más adelante para simular distintas situaciones o colonias. Se basa en el uso de la ecuación de Nagy (1987) para calcular la tasa

metabólica de campo que incluye los gastos de mantenimiento de los adultos, como la mayoría de las actividades que realizan en condiciones naturales normales (movimientos, alertas o alimentación). En este submodelo aparecen dos variantes alternas, una para los adultos en las etapas de anidamiento e incubación (fig. 7A), en la cual los vuelos que se realizan son únicamente de construcción del nido y de alimentación, y otra para los adultos en etapa de cuidado de los pichones donde, además, se adicionan los vuelos que deben realizar para traer el alimento a los pichones (fig. 7B).

La cantidad diaria de vuelos de las parejas reproductivas es una variable compleja y de alta variabilidad. Ante la ausencia de estimaciones más precisas, de datos de campo o de criterios sobre su distribución de frecuencias, se supone de manera conservadora un valor estándar de seis vuelos diarios a lo largo de todo el periodo para el mantenimiento de los adultos. Este valor es un promedio aproximado de los vuelos con fines de forrajeo en zonas alejadas de la colonia. Se despreciaron los vuelos de búsqueda de materiales para la construcción de los nidos, ya que esta generalmente es lenta —se adicionan pocas ramillas cada 1–2 h— y suele producirse en la mañana antes del forrajeo matutino (Sutton, 1939; Evans, 1981), por lo que no se cree que implique un gasto adicional

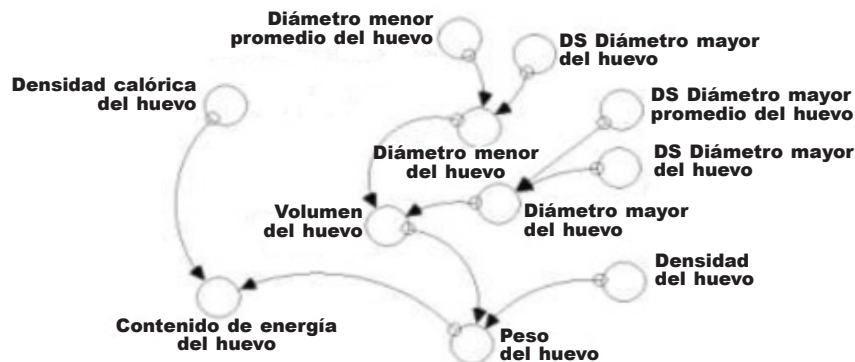


Fig. 5. Submodelo estático para estimar el contenido energético de los huevos de *Rostrhamus sociabilis*: DS. Desviación estándar.

Fig. 5. Static submodel to estimate the energy content in eggs of *Rostrhamus sociabilis*: DS. Standard deviation.

significativo, además de que los materiales se suelen buscar en zonas aledañas de la colonia, a distancias mucho menores que las recorridas diariamente hasta las zonas de forrajeo. Durante la incubación los vuelos son más frecuentes ya que los padres se pueden turnar cada 1½ h a 2 h. El gasto por la propia actividad de incubación se despreció, por tener valores muy pequeños en relación con el resto de los requerimientos energéticos en estas aves de gran tamaño y que no desarrollan parches de incubación, además de que las condiciones térmicas del ambiente no implican la producción adicional de calor metabólico.

Sin embargo, la alimentación de los pichones impone una mayor cantidad de vuelos por lo que se hace un cálculo distinto de gastos de los adultos, adicionando cinco vuelos diarios más durante esta etapa. Se ha observado que la alimentación de los pichones se sitúa entre tres veces por hora, cuando son más pequeños, y de 8 a 13 veces al día, cuando son mayores. El valor total de vuelo empleado en el modelo para esta etapa es semejante a lo observado en algunas colonias (Sykes, 1987c), pero en un futuro será necesario hacer cálculos más exactos.

La distancia de vuelo es una variable que depende de las características geográficas de la localidad y del nivel hidrológico. A partir de una distancia media a las zonas de alimentación, que se implementa como variable de entrada al modelo, se supone una distribución normal (más parsimoniosa y con cierta base lógica ante la ausencia de datos o referencias específicas en las publicaciones científicas) alrededor de esta distancia para generar los valores individuales. Como dato de calibración se empleó una distancia media de 2 km, que es la distancia hasta los bordes del sistema de lagunas de El Venero, donde estaba ubicada la colonia cuyos datos se emplearon para la calibración del modelo (Fortes, 2009). Esta es la misma distancia medida por Sykes et al. (1995).

El costo energético del vuelo por unidad de distancia se calculó en función del peso del ave con la ecuación alométrica de Kendeigh et al. (1977) (ecuación 4):

$$M_L = 0,0252 * W^{0,47} \text{ (kcal/km)} \quad (4)$$

Para ello, se supuso que el peso medio de los adultos en la población, en ausencia de datos locales, se situaba en 420 g (Burton, 1991). El requerimiento energético diario fue estimado mediante la suma de la tasa metabólica de campo más los gastos en vuelos, calculados a partir de la distancia total volada (producto del número de vuelos por su distancia media). Los requerimientos energéticos de los pichones influyen en el gasto de los adultos, debido al aumento del número de vuelos para garantizar su alimentación.

Submodelo 6. Consumo total de energía y de biomasa a nivel de colonia

El último submodelo integra el consumo de energía en cada fase y lo transforma en biomasa y número de presas (fig. 8). Todas las variables de entrada proceden de los submodelos anteriores excepto las tres relacionadas con las pomáceas (peso medio, densidad de energía y tasa de asimilación). Las variables finales son la energía total consumida por la colonia y su expresión en biomasa y número de individuos de presas.

Para ello, se integran el consumo total de los individuos adultos según la cantidad de los mismos en la colonia, la energía depositada en los huevos y la energía requerida por los pichones para completar su crecimiento. A esta energía se le resta la pérdida por mortalidad de los pichones y por la pérdida de huevos. Teniendo en cuenta el requerimiento energé-

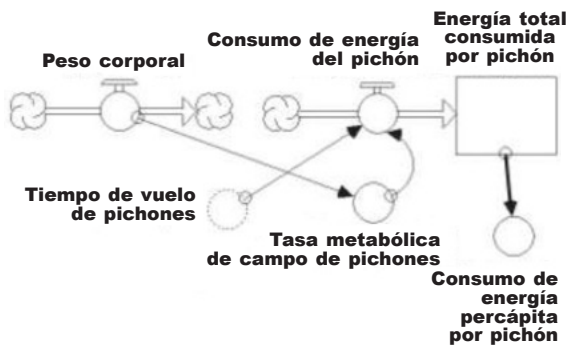


Fig. 6. Submodelo para simular del crecimiento de un pichón de *Rostrhamus sociabilis*.

Fig. 6. Submodel to simulate the physical growth in a chick of *Rostrhamus sociabilis*.

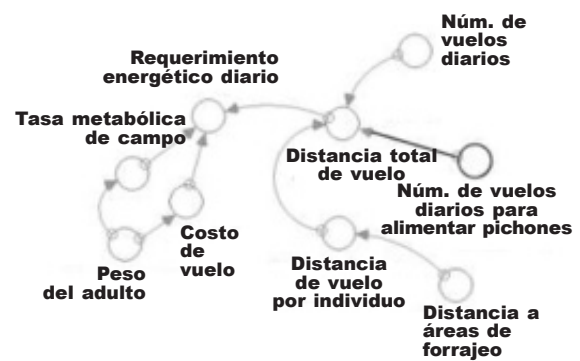


Fig. 7. Submodelos del consumo energético diario de un adulto de *Rostrhamus sociabilis*. Durante la etapa de cuidado de los pichones la variable "Número de vuelos diarios para alimentar pichones" toma un valor diferente de 0, ya que se necesita una mayor cantidad de vuelos.

Fig. 7. Submodel of daily energy consumption of an adult *Rostrhamus sociabilis*. During the stage of chick care more flights are needed and then the variable 'Número de vuelos diarios para alimentar pichones' takes a value different from zero.

tico total, se estima la biomasa de presas necesaria para satisfacerlo a partir del contenido calórico del tejido de las pomáceas y su peso corporal, que fue calculado mediante las ecuaciones de regresión obtenidas por Sykes (1987a) para *Pomacea paludosa*, a partir de las dimensiones de las conchas, que son las variables más fáciles de obtener (ecuaciones 5 y 6):

$$\text{Peso total} = (0,6769 * \text{long.concha} - 20,3448) / 0,48 \quad (5)$$

$$\begin{aligned} \text{Contenido calórico por individuo} &= \\ &= (0,6769 * \text{long. concha} - 20,3448) * 0,145 * 4,6 \quad (6) \end{aligned}$$

(para ambas ecuaciones, este autor reporta $R^2 = 0,75$, $p < 0,001$)

En esta segunda ecuación se asume un contenido calórico de $4,6 \pm 0,18$ kcal/g de tejido del molusco, aunque Beissinger (1984) la sitúa en $4,52 \pm 0,25$ kcal/g. La longitud media de las conchas consumidas por los gavilanes en la colonia del estudio fue de $39,2 \pm 0,6$ mm, calculada por Fortes & Denis (2013b) en la colonia del estudio a partir de 144 conchas depositadas en la base de los nidos. Se tomó una tasa de asimilación de 0,99, según lo reportado por Beissinger (1983).

A este submodelo se añaden varios convertidores para la estimación de algunas variables intermedias y finales de interés, como son la masa y el número total de caracoles consumidos por adultos y por pichones (que se calculan diariamente) o las propias energía, número de presas y biomasa total de presas, que se calculan diariamente. A pesar de ello, solo revisten interés los valores finales que se llegan a obtener una vez se ha terminado de acumular toda la energía requerida y se han restado las pérdidas. Estas variables sirven para hacer comparaciones con resultados u observaciones que aparecen de manera dispersa en las publicaciones científicas que emplean dichas variables.

Análisis de sensibilidad del modelo

Una vez confeccionado y calibrado el modelo, se procedió a analizar su sensibilidad, que permite determinar qué tanto varía el resultado del mismo ante cambios específicos en sus parámetros de entrada, lo que permite detectar posibles factores críticos en el sistema, variables importantes o zonas de amplificaciones de efectos. Este análisis se realizó en siete variables de importancia biológica, que pueden determinar diferencias entre colonias o responder a afectaciones sobre ellas. Estas fueron: el peso adulto, la PSD de cada elemento (huevos, pichones, nidos con huevos y nidos con pichones), la distancia de vuelo hasta las zonas de alimentación, el tamaño de las pomáceas, el tamaño de puesta, las dimensiones de los huevos y la tasa de crecimiento de los pichones. Para este análisis se realizaron 10 simulaciones en situaciones hipotéticas en las que los valores de estas variables cambiaban de forma secuencial entre su valor mínimo y máximo (con un 10% de cambio en cada situación) y se mantuvieron los mismos parámetros del resto del modelo (tabla 1). Los valores mínimos y máximos se tomaron de trabajos previos realizados en la colonia empleada para la calibración del modelo (Fortes & Denis, 2013a, 2013b) y de las publicaciones científicas (Sykes et al., 1995).

La variable de respuesta que se evaluó fue el cambio en las cantidades estimadas de presas consumidas por una colonia de 50 individuos du-

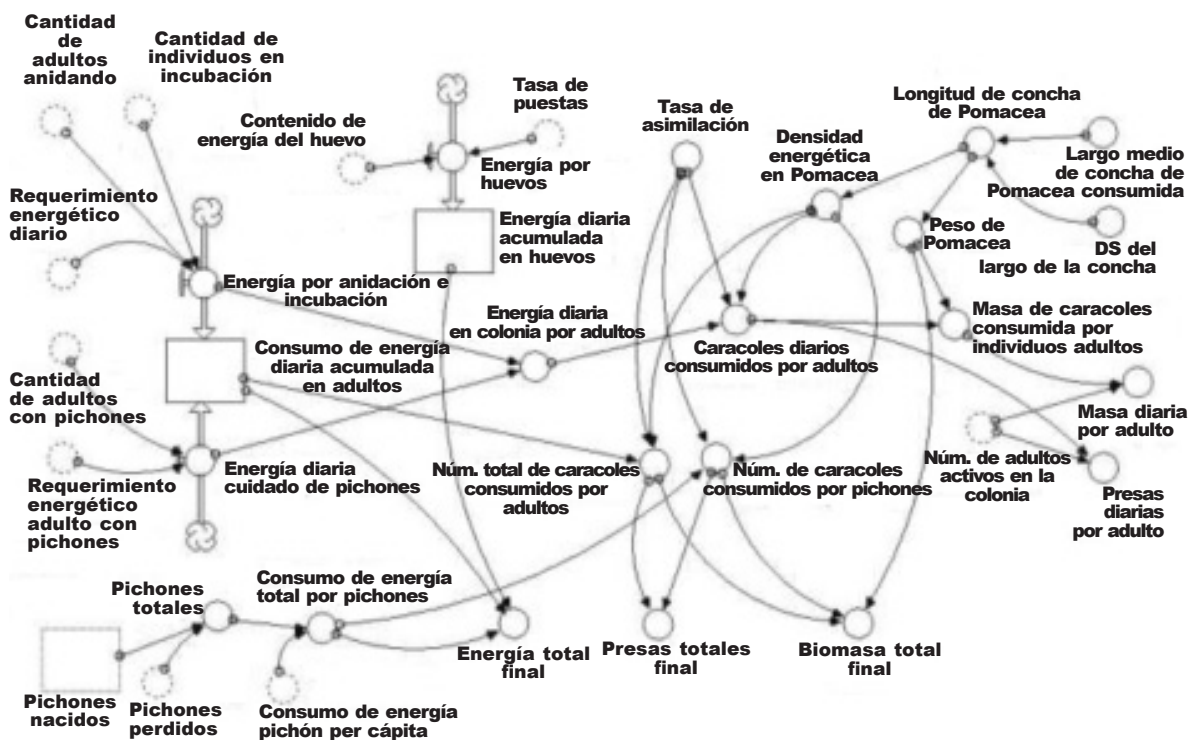


Fig. 8. Submodelo para evaluar el consumo total de energía y de biomasa y el número total de presas por colonia de *Rostrhamus sociabilis*: DS. Desviación estándar.

Fig. 8. Submodel to evaluate total consumption in energy, biomass and total number of prey by a colony of *Rostrhamus sociabilis*: DS. Standard deviation.

Tabla 1. Parámetros empleados para el análisis de sensibilidad del modelo general utilizado para estimar el consumo de presas en una colonia de *Rhostramus sociabilis*: PSD. Probabilidad de supervivencia diaria; ⁽¹⁾ El peso adulto varió entre 350 g y 570 g que son los extremos reportados por Sykes et al. (1995) para ambos sexos; ⁽²⁾ Valores obtenidos con las dimensiones extremas registradas por Fortes & Denis (2013a) en cuatro colonias cubanas; ⁽³⁾ Mínimo y máximo registrados por Fortes & Denis (2013b) en la colonia empleada para calibrar el modelo.

Table 1. Parameters used for the sensitivity analysis of the general model used to estimate prey consumption by a colony of *Rhostramus sociabilis*: PSD. Daily survival probability; ⁽¹⁾ Adult weight varied between 350 g and 570 g, which are the extremes reported by Sykes et al. (1995) for both sexes; ⁽²⁾ Values obtained with the extreme dimensions recorded by Fortes & Denis (2013a) in four Cuban colonies; ⁽³⁾ Minimum and maximum recorded by Fortes & Denis (2013b) in the colony used to calibrate the model.

Variable	Valor mínimo	Valor máximo	10% de cambio
Peso adulto ⁽¹⁾	350	570	22
PSD	40	100	6
Distancia media de vuelo (km)	0,5	4	0,35
Volumen de los huevos (cm ³) ⁽²⁾	27,4	31,8	0,44
Longitud de la concha de las pomáceas (mm) ⁽³⁾	35	50	1,5
Tamaño de puesta (huevos/nido)	1	4	0.3
Tasa de crecimiento	0,371	0,453	0,0082

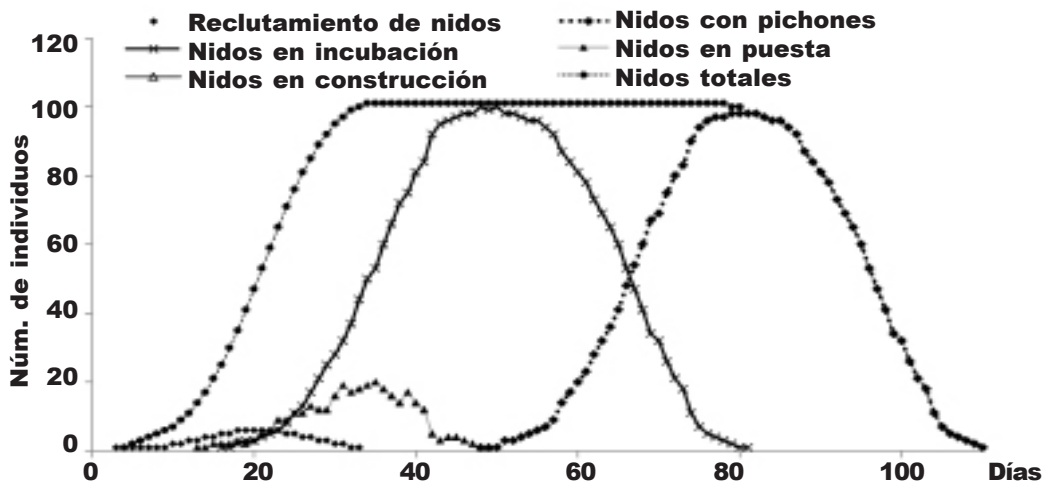


Fig. 9. Dinámica simulada de una colonia de *Rostrhamus sociabilis* de 100 nidos, obtenida a partir del modelo matemático (Submodelo 1) (promedio de 10 simulaciones).

Fig. 9. Simulated dynamics of a *Rostrhamus sociabilis* colony with 100 nests, as estimated from the mathematical model (Submodel 1) (average of 10 simulations).

rante 115 días por cada unidad de cambio de las variables de entrada. Como el modelo contiene variables aleatorias, para cada análisis de sensibilidad se tomó la media de los valores finales de la variable de respuesta en 10 simulaciones para cada valor de variable independiente (para un total de 700 simulaciones).

Resultados

El modelo se aplicó a una simulación con una colonia de 100 nidos y la dinámica resultante se muestra en la figura 9. La cantidad máxima de nidos se alcanza en el día 33 y comienza a disminuir en el día 78. Las puestas comienzan el día 12 y terminan el día 48 y

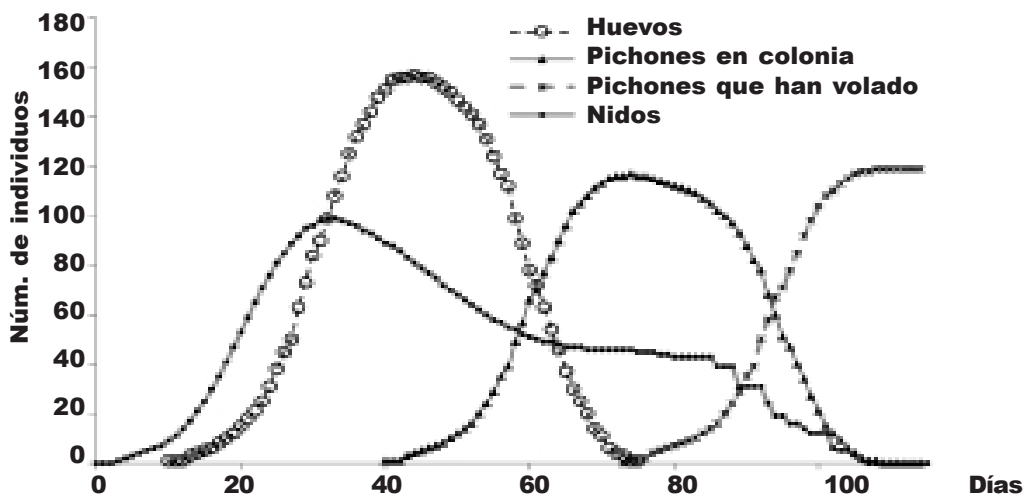


Fig. 10. Dinámica simulada de la cantidad de nidos y de la producción de huevos y pichones en una colonia de 100 parejas de *Rostrhamus sociabilis*.

Fig. 10. Simulated dynamics of the number of nests, and egg and nestling production in a colony of 100 pairs of *Rostrhamus sociabilis*.

Tabla 2. Estimación del peso medio y del contenido calórico de las pomáceas, así como del consumo diario de las mismas por adultos de *Rostrhamus sociabilis*.

Table 2. Estimated mean weight and caloric content of snails, and their daily consumption by adult *Rostrhamus sociabilis*.

Variable	Promedio	Mínimo	Máximo	DS	CV
Peso medio de las pomáceas (g)	12,89	12,11	13,50	0,27	2,08
Cantidad de energía estimada por individuo de pomácea (kcal)	4,13	3,88	4,32	0,09	2,08
Requerimiento energético diario por adulto en puesta o incubación (kcal)	111,87	110,32	113,00	0,47	0,42
Requerimiento energético diario por adulto con pichones (kcal)	116,21	113,11	118,47	0,94	0,80
Presas diarias consumidas por adulto	27,70	8,26	29,89	2,09	7,56

la incubación del primer nido empieza a los 15 días. Los primeros pichones aparecen en la colonia en el día 47, alcanzan su mayor número a los 78 días y a partir de los días 75 y 79 comienzan a producirse las primeras salidas de volantes. Entre los días 107 y 111, abandonan la colonia los últimos pichones.

En una colonia de estas características se estima una producción de entre 149 y 172 huevos (media $158 \pm 7,1$) (fig. 10) de los cuales, con una probabilidad de supervivencia diaria de 0,98, se perderían 6, lo que representaría un éxito de eclosión del 0,99, equivalente a entre 106 y 125 pichones. Con una PSD de 0,95 en la etapa de pichón, se estiman pérdidas de alrededor de seis pichones.

La distancia total de vuelo estimada según los parámetros del modelo estuvo entre 1,2 y 19,9 km diarios (promedio de $10,0 \pm 3,5$ km) por adulto en puesta e incubación, valor que se duplicaba en el periodo de alimentación de los pichones. Con un costo energético de vuelo estimado en 0,44 kcal/km, el gasto total en esta actividad ascendía a valores entre 0,519 y 17,525 kcal/día.

El consumo energético diario por adulto, basado en la tasa metabólica de campo y en las distancias estimadas de vuelo se sitúa entre 110,32 y 118,47 kcal, en función de la etapa del nido (tabla 2). Estos requerimientos mínimos pueden satisfacerse con el consumo de alrededor de 28 caracoles diarios, suponiendo que cada uno aporta $4,13 \pm 0,09$ kcal. Teniendo en cuenta la variabilidad de la talla de las presas, este valor tiene un coeficiente de variación del 7,6%.

El promedio del contenido de energía de los huevos fue de 42,05 kcal y el consumo por los pichones aumentó de forma sigmoidea, conjuntamente con la variación del peso corporal (fig. 11), hasta llegar a un total acumulado de 1.923,5 kcal, equivalente a un consumo de 8.136 ± 362 caracoles de media.

Entre los días 49 y 76 desde el inicio de la colonia, esta mantiene la máxima cantidad de adultos activos, que consumen per cápita una media diaria de $72,4 \pm 1,0$ kg de biomasa de caracoles, lo que equivale a 887 ± 21 caracoles. Cada adulto consume alrededor de 2.991 presas durante los 108 días de actividad en la colonia, lo cual representa un total de 392.589 caracoles consumidos por los individuos adultos de una colonia de 100 nidos. Los pichones producidos en esta colonia consumen adicionalmente otras 51.049 pomáceas. Como balance total, una colonia de gavilanes de estas características requiere para su mantenimiento una energía total de 1.893.103 kcal (fig. 12), que se extrae de 5.933 ± 59 kg de biomasa de caracoles, equivalente a entre 419 y 552 mil pomáceas consumidas en tres meses y medio.

Análisis de sensibilidad

El análisis de los efectos de la variación de cada parámetro del modelo en el consumo final total dio como resultado que las variables más importantes fueron las relacionadas con las probabilidades de supervivencia, el peso adulto y el tamaño de puesta (fig. 13). Las de menor impacto fueron la velocidad de crecimiento de los pichones, el volumen del huevo y la distancia media de vuelo.

En la mayoría de los casos, estos efectos en el consumo no se relacionaron con valores específicos del intervalo de cambio de los parámetros, sino que el efecto del cambio fue constante a lo largo del rango de valores de los parámetros (fig. 14). A pesar de ello, se detecta una ligera tendencia a que las magnitudes del efecto aumenten hacia los valores máximos de las variables, lo cual es muy notable en el caso de la PSD de nidos con huevos cuyo mayor cambio en el rango de variación del consumo se manifiesta solo cuando este varía por encima del 90%.

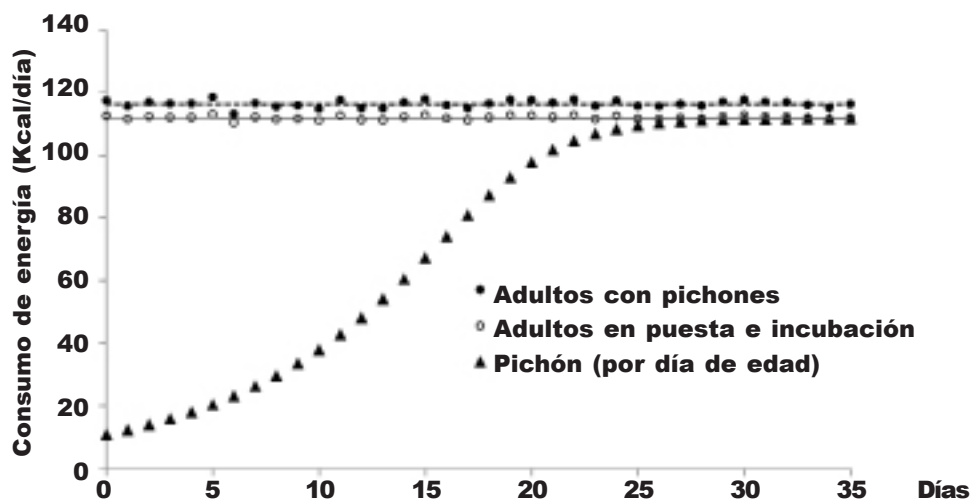


Fig. 11. Requerimientos energéticos diarios en adultos y pichones de *Rostrhamus sociabilis* durante su crecimiento.

Fig. 11. Daily energy requirements in *Rostrhamus sociabilis* adults and chicks during growth.

Discusión

Existen en los estudios publicados varias estimaciones del consumo energético diario de los gavilanes adultos. Los datos obtenidos en el trabajo actual están dentro de este rango. Beissinger (1983) lo sitúa en 104 kcal/individuo, pero posteriormente evalúa las diferencias entre sexos y detecta solo ligeras diferencias: 134,8 (hembras) y 134 (machos) (Beissinger & Snyder, 1987). Beissinger & Snyder (1987) mencionan un rango entre 110 y 173 kcal diarias y Cattau et al. (2010) lo restringen al rango entre 119 y 167 kcal.

El valor de las presas consumidas diariamente por los adultos de esta especie calculado por el modelo presentado puede considerarse conservador, a pesar de que se encuentra dentro del rango establecido en las publicaciones científicas. Sykes (1987a) estimó el consumo diario de caracoles en 20–40 por individuo adulto, mientras que Darby et al. (2010) lo situaron en 42 presas diarias. Sin embargo, es muy importante tener en cuenta que estas estimaciones dependen directamente del peso corporal de los adultos y, precisamente, la variación geográfica de este carácter en la especie sirvió de base para la descripción de tres subespecies (Amadon, 1975; Baird et al., 1874; Friedmann, 1950). El menor peso corporal es el descrito para *R. s. sociabilis* Ridgway (1874), que es la subespecie descrita en Cuba, además de presentarse en La Florida y Honduras. El mayor peso es el descrito para *R. s. major* (Nelson & Goldman, 1933), en México, Guatemala y Belice. Esta clasificación ha sido cuestionada (Brown & Amadon, 1976; Beissinger, 1988) y muchas de las estimaciones del consumo pueden estar influidas por estas diferencias geográficas que pueden explicar las

diferencias entre trabajos. También pueden influir el tamaño de los caracoles, la confusión entre algunas de sus especies (por ejemplo, *P. paludosa*, *P. insularum* y *P. canaliculata*) y las diferencias entre ellas en cuanto a talla y contenido calórico.

El valor del consumo total por cada pichón durante su crecimiento es superior a lo que algunos autores han estimado mediante observaciones directas de las presas traídas por los padres. En tres nidos de Arizona Glinski & Ohmart (1983) se registraron 2.636 presas llevadas al nido por ambos progenitores, aunque en un nido en Nuevo México Botelho et al. (1993) se cuantificaron 7.492 presas. Estos valores por supuesto son muy variables geográficamente y pueden estar afectados por numerosos factores ambientales.

Como todo modelo, el presentado en este trabajo representa una simplificación de la complejidad de los factores que determinan la dinámica y el resultado de los procesos reproductivos en las aves. A pesar de tener en cuenta los factores que se considera tienen mayor impacto, no se incluyeron algunas peculiaridades de la reproducción de esta especie. Por ejemplo, en este modelo no se tiene en cuenta que los gavilanes caracoleros forman parejas de tipo monógama secuencial y que en el 78% de los nidos, uno de los progenitores deserta cuando los pichones ya tienen entre 15 y 53 días de edad (Beissinger & Snyder, 1987). Generalmente, el que se queda logra cuidar exitosamente a los hijos el tiempo restante y el desertor puede intentar reproducirse nuevamente en el periodo. Asimismo, a pesar de que lo habitual es que se produzca una única puesta al año, los gavilanes pueden reanidar si pierden el nido con un huevo (Bent, 1937; Cranson, 1975; Evans, 1981). En presencia de

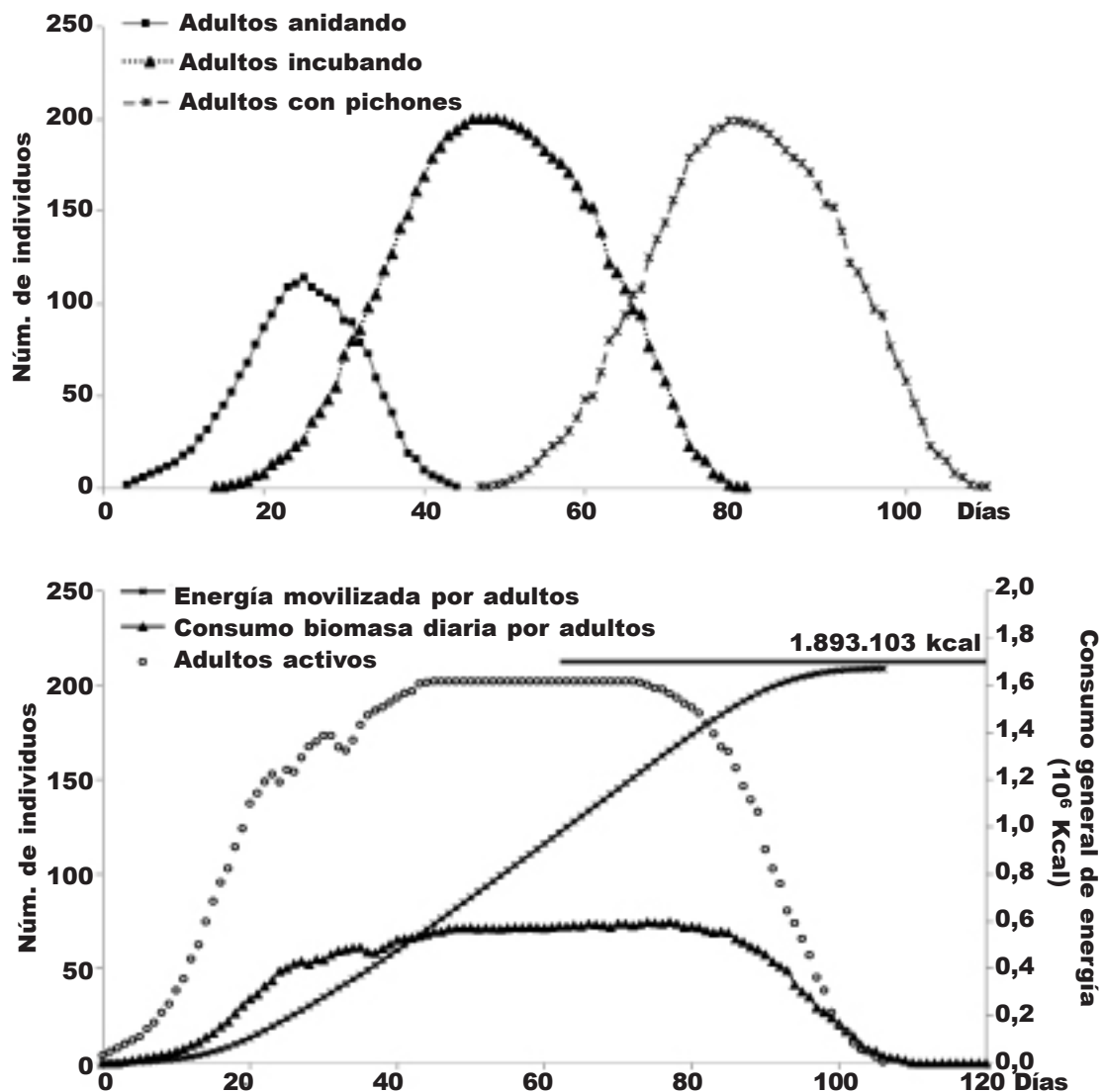


Fig. 12. Número diario de individuos adultos presentes en la colonia durante cada fase de la reproducción (A) y en total (B) y cantidad de biomasa y energía que se consumen en una colonia reproductiva de 100 nidos de *Rostrhamus sociabilis*.

Fig. 12. Daily number of adult individuals according to breeding stage (A) and in total (B) and amount of biomass and energy consumed in a breeding colony of 100 nests of *Rostrhamus sociabilis*.

molestias fuertes que produzcan el abandono, pueden continuar la puesta en el mismo nido o en otro. El diseño empleado en el submodelo de productividad de la colonia puede tender a subestimar las pérdidas de huevos o pichones y en las variantes de modelos que requieran una mayor precisión en estos aspectos, se debe considerar el desglose del periodo de crecimiento en compartimientos diarios, con alguna solución para el desfase temporal entre ellos y la variabilidad de su duración. Estas otras variantes permitirían simular de una forma más semejante a la realidad el proceso de pérdidas diarias, lo que aumentaría la exactitud de los resultados finales.

Las propias ecuaciones bioenergéticas que son la base del modelo representan, en sí mismas, aproximaciones con sus sesgos asociados. Estas, a pesar de su amplio uso, tienen como desventaja que fueron obtenidas por medio de mediciones de consumo de oxígeno por actividad, principalmente en aves en cautiverio y, por tanto, no representan exactamente los requerimientos energéticos de las aves en libertad, además de que son estimaciones generalizadoras de un amplio número de especies. Esto no impide que, en ausencia de otras fuentes más exactas, se empleen para tener una idea aproximada del flujo de energía en poblaciones y ecosistemas.

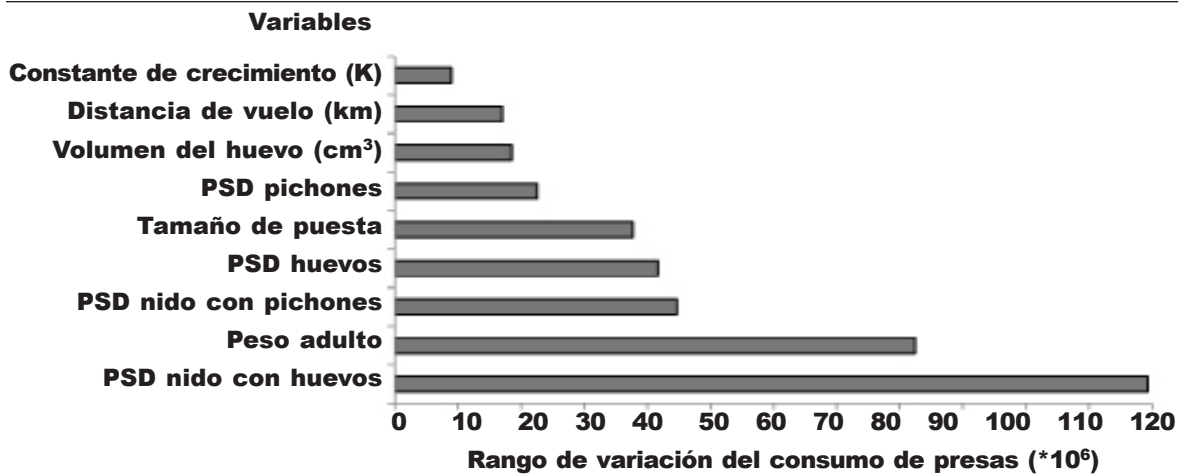


Fig. 13. Influencia media de la variación de cada parámetro del modelo en el resultado estimado del consumo de la colonia de *Rostrhamus sociabilis*: PSD. Probabilidad de supervivencia diaria.

Fig. 13. Mean impact of the variation of each model parameter on the estimated result of consumption of the colony of *Rostrhamus sociabilis*: PSD. Daily survival probability.

Las ecuaciones de crecimiento empleadas son tan solo aproximadas, a partir de un grupo limitado de datos, ya que no existen estudios detallados de este proceso. El crecimiento de los pichones sigue un comportamiento sigmoideo, aparentemente logístico, pero no se ha descrito su dinámica exacta. La aproximación

empleada, sin embargo, da resultados coherentes con algunos datos específicos registrados en estudios publicados. Sin embargo, Robinson (1957) sugiere que se consideren dos fases distintas de crecimiento, ya que en sus observaciones encontró una ganancia diaria de peso en nidos con un solo pichón de entre

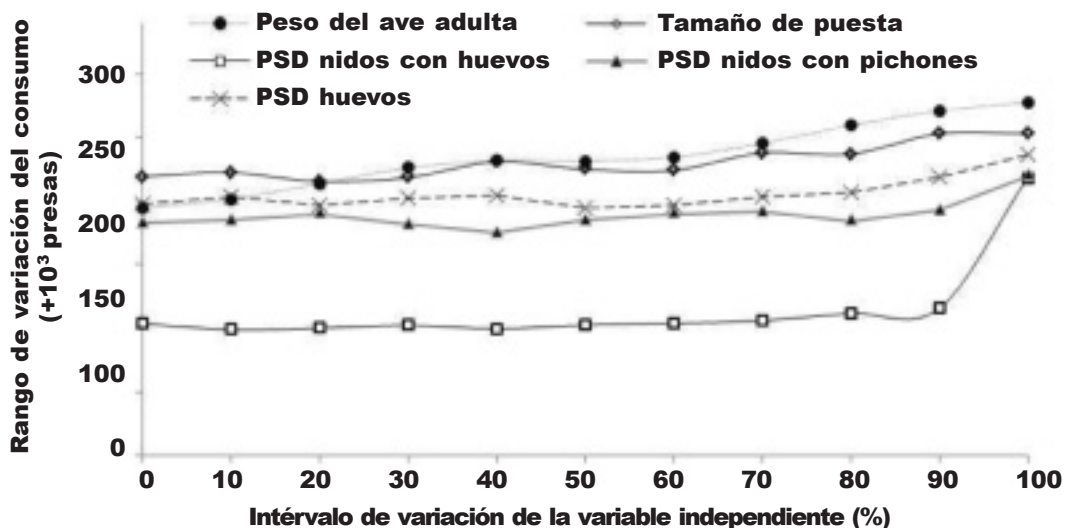


Fig. 14. Variación en la estimación del consumo de presas en la colonia de *Rostrhamus sociabilis* debida a la variación de los principales parámetros del modelo: PSD. Probabilidad de supervivencia diaria.

Fig. 14. Variance in estimated prey consumption in a *Rostrhamus sociabilis* colony in relation to the variation of the main model parameters: PSD. Daily survival probability.

4,5 g en el segundo día de edad hasta 7,5 g entre los días 10 y 13, cuando aparecen los primeros cañones de las plumas primarias y el peso alcanza entre 75 y 120 g (Shaw, 1985), pero luego, el crecimiento disminuye lentamente hasta alcanzar el tamaño adulto entre los días 25 y 30. Asimismo, puede considerarse la existencia de una ligera asimetría entre los pichones, ya que los más pequeños crecen más lentamente, a razón de 5,0 g diarios.

Las conductas de los pichones también tienen una variación gradual que puede tener implicaciones energéticas. Hasta los 7–10 días los pichones son tranquilos y débiles y no se muestran agresivos, pero después la actividad y las vocalizaciones en el nido aumentan rápidamente, hasta el día 20. A partir de los 25 días los pichones salen del nido con frecuencia (Evans, 1981).

Otro aspecto que puede influir en las estimaciones energéticas es que los individuos de esta especie ostentan dos tipos de forrajeo fundamentales: uno de búsqueda durante el vuelo, que es lo más frecuente, y otro posados para vigilar un área de unos 12,2 m de diámetro a su alrededor, capturando las presas y volviendo a devorarlas donde estuvieran posados. Las tasas de captura registradas varían entre 1,7 y 3,4 caracoles por hora (Sykes, 1987a). En el modelo se supone que hay un único tipo de vuelo debido a la complejidad y la falta de información previa para incluir ambas variantes.

De forma general, la actividad de vuelo modelada para las condiciones impuestas conllevaba un gasto energético de hasta 17,5 kcal diarias. Beissinger (1983), empleando las ecuaciones energéticas de Koplín et al. (1980), estimó en Guyana un gasto diario en vuelo de 26,6 kcal. Estos resultados son difícilmente comparables ya que dependen de muchos factores locales. En el lago Okeechobee, el rango de distancia de vuelo alrededor de las colonias para forrajear se sitúa entre 0 y 6 km, pero varía entre años en función del nivel de agua y la densidad de presas (Beissinger & Snyder, 2002), aunque generalmente es menor de 2 km. La distancia extrema directamente registrada entre un sitio de dormir y un área de forrajeo fue calculada por Rumbold & Mihalik (1994) en 18,5 km. Además de la distancia, la propia densidad de presas puede determinar los gastos del vuelo. Cuando la densidad es alta, los gavilanes vuelan alrededor de 52 minutos diarios para alimentarse, con 75 segundos entre capturas, pero esto puede incrementarse hasta 350 min (500 segundos entre capturas) en bajas densidades, lo que implica que el gasto puede aumentar hasta 119 kcal diarias. Por ello, esta variable es fundamental para estimar el consumo energético y constituye una limitación fundamental, como se describe más adelante, que debería incluirse en un futuro en el modelo cuando se logre obtener información básica que permita estimar de manera cuantitativa la relación entre el esfuerzo de forrajeo dado por las distancias recorridas en vuelo y la densidad de presas, que actualmente no existe en los estudios publicados.

Otro aspecto que influye de forma notable en las tasas de consumo de esta especie es el tamaño de las presas que, en el caso de las pomáceas, es muy

variable entre localidades. Esto, sin embargo, es atemperado por el patrón de selección de la especie, ya que más del 98% de las conchas presentes en los restos de los comederos de los gavilanes tiene una longitud de entre 30 y 60 mm. El peso medio de los moluscos ingeridos por esta especie, según Sykes (1987a) en La Florida fue de 5,72 g, un valor muy inferior al tamaño estimado por el modelo actual. Esta variabilidad es una de las razones por las cuales en el Informe del Proyecto Pomácea (2013) se sugiere que la densidad de biomasa (g/m^2) es un estimador más útil para evaluar la disponibilidad de alimento que la propia densidad de individuos, aunque debe centrarse en el rango de tallas consumido y puede calcularse con más precisión mediante ecuaciones de regresión.

La validación de este tipo de modelo ecosistémico es técnicamente imposible porque no existen la tecnología ni los métodos para evaluar en condiciones reales todas las variables incorporadas. Por ello, solo se pueden desarrollar otros procedimientos recomendados como una aproximación para evaluar su validez. En primer lugar, el análisis dimensional del modelo demostró la coherencia entre unidades a lo largo de todas las ecuaciones, lo cual es un primer paso para evaluar la calidad del mismo.

Al hacer la comprobación de las condiciones extremas, se detectaron limitaciones en la ecuación de estimación del peso de las pomáceas a partir de las dimensiones externas de los caracoles, debido a que su comportamiento lineal hace ineficiente en rangos de datos de entrada extremos. Sin embargo, esto no afecta a los resultados del modelo, que se restringieron a los intervalos de talla considerados en la ecuación y que coinciden con los de las pomáceas que los gavilanes pueden capturar con eficiencia teniendo en cuenta las características biofísicas de su pico. El consumo de las tallas extremas representa un fuerte gasto energético, por lo tanto, estas no se consumen o se consumen solo excepcionalmente y en el tiempo presupuesto de manipulación de la presa (Darby et al., 2007).

La capacidad de recrear datos observados es uno de los indicadores más intuitivos de la validez de un modelo. En ausencia de datos locales, la comparación de los resultados se realizó con las estimaciones existentes en los estudios publicados. Las estimaciones de requerimientos energéticos y de consumos por el modelo estuvieron en todos los casos en los rangos observados en otras localidades y las diferencias son perfectamente explicables por variables poblacionales o ambientales locales.

La adecuación de un modelo a su finalidad es tal vez la propiedad más importante que debe valorarse para su evaluación (sin olvidar su fundamentación lógica). El modelo desarrollado fue capaz de predecir las principales variables relacionadas con la ecología energética del proceso reproductivo del gavilán, lo que permitió simular distintas situaciones de éxito reproductivo. Los resultados intermedios obtenidos fueron coherentes con algunas de las observaciones reportadas en publicaciones científicas. El modelo permite tener una idea aproximada de la magnitud del impacto que tiene la reproducción de esta especie en

el flujo de biomasa y energía de su ecosistema. Su comportamiento permite establecer como variables más importantes la probabilidad diaria de supervivencia de los nidos, los huevos y los pichones, que deben ser el principal objetivo de las medidas de manejo para conservar la especie.

La limitación principal del modelo se debe a que no incluye explícitamente el efecto de la disponibilidad de presas, que depende de otras variables como la densidad de la población, la densidad de vegetación que cubre la superficie y la profundidad de los caracoles bajo el agua, que depende a su vez de la temperatura del agua y de su oxigenación (McClary, 1964). El nivel del agua también tiene un papel muy importante en la supervivencia y reproducción de las pomáceas. Estos caracoles ponen sus grupos de huevos en los tallos de las plantas alrededor de 20 cm por encima del agua entre marzo y mayo. Una subida brusca del nivel de agua ahoga los huevos, mientras que una disminución por debajo de 10 cm en este periodo interrumpe la producción de huevos y causa una elevada mortalidad entre los recién eclosionados (Hanning, 1978; Darby et al., 2002). Cualquiera de estos cambios amenazaría también a la supervivencia de las poblaciones de gavilanes caracoleros, por lo que se está trabajando en la incorporación de los mismos al modelo, lo que en el futuro permitirá simular acciones de manejo de los humedales, como variaciones hidrológicas o el efecto de otros impactos antropogénicos que actúen a través de las poblaciones de presas.

En la actualidad, la política del país en materia de gestión del agua ha conllevado extensas modificaciones en los regímenes hídricos de numerosos humedales naturales. Hay observaciones locales en Cuba que sugieren que la manipulación artificial de los niveles de agua por el Ministerio de Recursos Hidráulicos puede haber afectado a la reproducción en colonias de gavilanes caracoleros (com. pers.). Ello, unido a la extensa proliferación del pez gato (*Claria garipinnis*), que es un voraz depredador omnívoro que puede mermar considerablemente las poblaciones de pomácea, puede llegar a poner en peligro la supervivencia del gavilán. La acción sinérgica de estos dos factores —especie exótica y manejo inadecuado de los recursos hídricos— puede conducir a la extirpación local de poblaciones de gavilán caracolero y otras especies. El desarrollo de modelos hidrológicos y de simulación del crecimiento poblacional de las pomáceas y del pez gato, así como su vinculación al modelo de la reproducción del gavilán caracolero, son líneas en las que se está trabajando y que podrán ayudar a estimar la magnitud de los efectos que tienen unos en otros, para corroborar la magnitud del peligro que representan para esta especie.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer al Dr. Jesús M^a Barandica Fernández, de la Universidad Complutense de Madrid, la profunda revisión del manuscrito original y los comentarios y sugerencias realizados para perfeccionar el modelo.

Referencias

- Amadon, D., 1975. Variation in the Everglades Kite. *The Auk*, 92: 380–382.
- Baird, S. F., Brewer, T. M. & Ridgway, R., 1874. *A history of North American Birds*. Little, Brown & Co., Boston.
- Beissinger, S. R., 1983. Hunting behavior, prey selection, and energetics of snail kites in Guyana: consumer choice by a specialist. *The Auk*, 100: 84–92.
- 1984. Mate desertion and reproductive effort in the Snail Kite. Tesis doctoral, University of Michigan, Ann Arbor.
- 1988. Snail kite. En: *Handbook of North American Birds*, vol. 4: 148–165 (R. S. Palmer, Ed.). Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- 1990. Alternative foods of a diet specialist, the snail kite. *Auk*, 107: 327–333.
- Beissinger, S. R. & Snyder, N. F. R., 1987. Mate desertion in the Snail Kite. *Animal Behaviour*, 35: 477–487.
- 2002. Water level affect nest success of the Snail Kite in Florida: AIC and the omission of relevant candidate models. *The Condor*: 208–215.
- Beissinger, S. R., Sprunt, A. & Chandler, R., 1983. Notes on the Snail (Everglade) Kite in Cuba. *American Birds*, 37: 262–265.
- Bent, A. C., 1937. Life histories of North American birds of prey. Parte 1. *US Nat. Mus. Bull.*: 1–167.
- BirdLife International, 2004. *Rostrhamus sociabilis*. En: UICN 2006. *2006 Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN*. <www.iucnredlist.org>.
- Botelho, E. S., Gennaro, A. L. & Arrowood, P. C., 1993. Kite (*Ictinia mississippiensis*) nest. *Raptor Res.*, 27(1): 16–20.
- Brown, L. H. & Amadon, D., 1976. *Eagles, hawks, and falcons of the world*. McGraw–Hill Book Company, New York.
- Burton, P., 1991. *Birds of Prey. American Nature Guides*. Gallery Books, New York.
- Carey, C., Rahn, H. & Parisi, P., 1980. Calories, water, lipids and yolk in avian eggs. *The Condor*, 82: 335–343.
- Cattau, C., Kitchens, W., Reichert, B., Olbert, J., Pias, K., Martin, J. & Zweig, C., 2009. *Snail Kite demography annual report 2009*. Prepared for US Army Corp of Engineers, Florida Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Gainesville, FL.
- Cattau, C. E., Martin, J. & Kitchens, W. M., 2010. Effects of an exotic prey species on a native specialist: example of the snail kite. *Biological conservation*, 143: 513–520.
- Cranson, B. F., 1975. Population status of the Mississippi kite in Colorado. Raptor Research Report No. 3. En: *Population Status of Raptors: Proceedings of the Conference on Raptor Conservation Techniques*: 173–176 (J. R. Murphy, C. M. White & B. E. Harrell, Eds.). Fort Collins, CO. 22–24 de marzo de 1973. Raptor Research Foundation, Inc., Vermillion, South Dakota.
- Darby, P. C., Bennetts, R. E. & Karunaratne, L. B., 2006. Apple snail densities in habitats used by for-

- ging snail kites. *Florida Field Naturalist*, 34: 37–47.
- Darby, P. C., Bennetts, R. E., Miller, S. J. & Percival, H. F., 2002. Movements of Florida apple snail in relation to water levels and drying events. *Wetlands*, 22: 489–498.
- Darby, P. C., Mellow, D. J. & Watford, M. L., 2007. Food-handling difficulties for snail kites capturing non-native apple snails. *Florida Field Naturalist*, 35: 79–85.
- Darby, P. C., DeAngelis, D. L., Bridevaux, J. L. & Romanach, S. S., 2010. Modeling apple snail population response to hydrologic change in the Everglades. University of West Florida and US Geological Survey, Póster, GEER Conference.
- Evans, S. A., 1981. Ecology and behavior of the Mississippi Kite (*Ictinia mississippiensis*) in southern Illinois. Tesis de doctorado, Southern Illinois University, Carbondale.
- Fitch, H. S., 1963. Observations on the Mississippi Kite in southwestern Kansas. *Publicaciones de la University of Kansas, Museo de Historia Natural*, 12(11): 503–519.
- Fortes, H., 2009. Reproducción y bioenergética del Gavilán Caracolero *Rostrhamus sociabilis* (Aves: Falconiformes) en dos humedales de Cuba. Tesis de Diploma, Universidad de La Habana, Cuba.
- Fortes, H. & Denis, D., 2013a. Reproducción del Gavilán Caracolero *Rostrhamus sociabilis* (Aves: Falconiformes) en dos humedales de Cuba. *J. Carib. Ornithol.*, 26: 1–7.
- 2013b. Tamaños de los moluscos consumidos por el Gavilán Caracolero (*Rhostrhamus sociabilis*) en el Gran Humedal del Norte de Ciego de Ávila, Cuba. *J. Carib. Ornithol.*, 26: 8–11.
- Friedmann, H., 1950. The birds of North and Middle America. *U.S. Natl. Mus. Bull.*, 50: pt. 11??.
- Gaines, M. S., DeAngelis, D. L., van der Stap, I. & Mooij, W., 2008. *Development of a grid based version of the Everkite model of snail kites in central and southern Florida for use in scenario evaluation for the Comprehensive Everglades Restoration Plan (CERP)*. Final Report for US Fish and Wildlife Service, University of Miami.
- Garrido, O. H., 1992. *Conozca las rapaces*. Editorial Gente Nueva, Ciudad de la Habana.
- Garrido, O. H. & Kirkconnell, A., 2000. *Field Guide to the Birds of Cuba*. Comstock Publishing Associates, New York.
- Glinski, R. L. & Ohmart, R. D., 1983. Breeding ecology of the Mississippi Kite in Arizona. *The Condor*, 85: 200–207.
- Gundlach, J., 1893. Ornitología cubana. Catálogo descriptivo de todas las especies de aves tanto indígenas como de paso anual o accidental observadas en 53 años. La Habana, Archivos de la Policlínica.
- Hanning, G. W., 1978. Aspects of reproduction in Pomacea paludosa (Mesogastropods: Pillidae). Tesis de maestría. University of Florida, Gainesville, FL, USA.
- Hoyt, D., 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk*, 103: 613–617.
- Isee Systems, 2006. Technical document for the iThink and Stella software. <http://www.iseesystems.com>
- Kendeigh, S. C., Dol'nik, V. R. & Gavrillov, V. M., 1977. Avian energetics. En: *Granivorous birds in ecosystems*: 127–204 (J. Pinowski & S. C. Kendeigh, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Koplin, J. R., Collopy, M. W., Bammann, A. R. & Levenson, H., 1980. Energetics of two wintering raptors. *The Auk*, 97: 795–806.
- Kushlan, J. A., Steinkamp, M. J., Parsons, K. C., Capp, J., Acosta, M., Coulter, M., Davidson, I., Dickson, L., Edelson, N., Elliot, R., Erwin, R. M., Hatch, S., Kress, S., Milko, R., Miller, S., Mills, K., Paul, R., Phillips, R., Saliva, J. E., Sydeman, B., Trapp, J., Wheeler, J. & Wohl, K., 2002. Waterbird Conservation for the Americas: The North American Waterbird Conservation Plan, Version 1. Waterbird Conservation for the Americas, Washington, DC, USA.
- Mayfield, H., 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.*, 87: 456–466.
- McClary, A., 1964. Surface inspiration and ciliary feeding in Pomacea paludosa (Prosobranchia: Mesogastropoda: Ampullariidae). *Malacología*, 2: 87–104.
- Mooij, W. M., Bennetts, R. E., Kitchens, W. M. & DeAngelis, D. L., 2002. Exploring the effect of drought extent and interval on the Florida snail kite: interplay between spatial and temporal scales. *Ecological Modeling*, 149: 25–39.
- Mooij, W. M., Martin, J., Kitchens, W. M. & DeAngelis, D. L., 2007. Exploring the temporal effects of seasonal water availability on the snail kite of Florida. En: *Temporal dimensions of Landscape Ecology*: 155–173 (J. Bissonette & I. Storch, Eds.). Springer Verlag, New York, USA.
- Morales, G. & Pacheco, J., 1986. Effects of diking of a venezuelan savanna on avian habitat, on species diversity, energy flow, and mineral flow through wading birds. *Colonial Waterbirds*, 9(2): 236–242.
- Nagy, K. A., 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.*, 57: 111–128.
- Parker, J. W., 1974. Breeding biology of the Mississippi Kite on the Great Plains. PhD dissertation, Univ. of Kansas, Lawrence.
- Pomacea Project, Inc., 2013. *Literature review of Florida Apple Snails and Snail Kites, and recommendations for their adaptive management*. Final report. Submitted to National Park Service, Everglades National Park, by the Pomacea Project Inc., Pensacola, Florida.
- Robinson, T. S., 1957. Notes on the development of a brood of Mississippi Kites in Barber County, Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 1903: 174–180.
- Rumbold, D. G. & Mihalik, M. B., 1994. Snail kite use of a drought-related habitat and communal roost in West Palm Beach, Florida: 1987–1991. *Florida Field Naturalist*, 22: 29–68.
- Shaw, D. M., 1985. The breeding biology of urban-nesting Mississippi Kite (*Ictinia mississippiensis*) in west central Texas. Tesis de maestría, Angelo State Univ. San Angelo, TX, USA.
- Snyder, N. F. R. & Snyder, H. A., 1969. A comparative

- study of mollusc predation by limpkins, everglade kites, and boat-tailed grackles. *Living Bird*, 8: 177–222.
- Sprunt, A., Jr., 1945. The phantom of the marshes. *Audubon*, 47: 15–22.
- 1954. *Florida bird life*. Coward–McCann Inc. and Nat. Audubon Soc., New York.
 - 1955. *North American birds of prey*. Harper & Brothers, New York, NY.
- Sutton, G. M., 1939. The Mississippi kite in spring. *The Condor*. 41–53.
- Sykes, P. W., 1979. Status of the Everglade kite in Florida 1968–1978. *Wilson Bulletin*, 91: 495–511.
- 1987a. Feeding habits of the snail kite in Florida, USA. *Colonial Waterbirds*, 10: 84–92.
 - 1987b. Snail kite nesting ecology in Florida. *Florida Field Naturalist*, 15: 57–70.
 - 1987c. Some aspects of the breeding biology of the snail kite in Florida. *Journal of Field Ornithology*, 58: 171–189.
- Sykes, P. W. Jr., Rodgers, J. A. Jr. & Bennetts, R. E., 1995. Snail Kite (*Rostrhamus sociabilis*). En: *The Birds of North America*, 171 (A. Poole & F. Gill, Eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Valdés, V., 1984. Datos de nidificación sobre las aves que crían en Cuba. *Poeyana*, 282: 1–10.
-

Nota: el fichero del modelo implementado en este artículo, que se encuentra en el programa Stella y tiene una interfaz diseñada para efectuar simulaciones con diferentes valores de las variables de entrada, está libremente disponible previa solicitud a los autores.

Anexo 1. Componentes totales del modelo: ^A Elementos que aparecen en más de un submodelo; ^B Variables de estado intermedias, con ecuaciones diferenciales definidas por el programa. Tipo (C. Convertidor; F. Flujo). Tipo de variable (Tv: E. Entrada; I. Intermedia; S. Salida). Unidades (N. Nidos; H. Huevos; D. Días; I. Individuos; Pi. Pichones; P. Presas: P/A. Presas/adultos). Fuentes: DC. Datos de campo; S. Datos simulados; 1. Burton (1991); 2. Carey et al. (1980); 3. Fortes & Denis (2013a); 4. Fortes & Denis (2013b); 5. Ecuación generalizada de Richard; 6. Fortes (2009); 7. Sykes et al. (1995); 9. Hoyt (1979); 10. Kendeigh et al. (1977); 11. Nagy (1987); 12. Shaw (1985); 13. Sykes (1987a); 14. Sykes (1987c).

Componente (sigla)	Tipo	Tv	Undades
Submodelo 1. Dinámica de la colonia de reproducción			
Número final de nidos	C	E	N
Probabilidad de supervivencia diaria de nidos en incubación (PSDnh)	C	E	
Probabilidad de supervivencia diaria de nidos con pichones (PSDnp)	C	E	
Promedio de puesta (Pp)	C	E	H/N
Desviación estándar del tamaño de puesta (DS puesta)	C	E	H/N
Tiempo de vuelo de los pichones ^A (Tp)	C	E	D
Tamaño de puesta simulado ^A (Tps)	C		H/N
Número total nidos en colonia/día	C	S	N
Cantidad de adultos anidando ^A	C	S	I
Cantidad de individuos en incubación ^A	C	S	I
Cantidad de adultos con pichones ^A	C	S	I
Número de adultos activos en la colonia ^A	C	S	I
Reclutamiento	F		N
Paso a puesta A	F		N
Paso a incubación	F		N
Paso a eclosión	F		N
Salida de la colonia	F		N
Pérdidas de nidos con huevos (PérdidaNH)	F		N
Pérdida de nidos con pichones (PérdidaNP)	F		N

Depósitos del submodelo^B: Nidos en construcción, Nidos en puesta, Nidos en incubación y Nidos con pichones

Submodelo 2. Producción de la colonia			
Probabilidad de supervivencia diaria de huevos (PSDh)	C	E	
Probabilidad de supervivencia diaria de pichones (PSDp)	C	E	
Éxito de eclosión	C	E	
Pichones perdidos ^A	C	S	Pi
Tasa de puestas ^A	F		H
Huevos a eclosión	F		H
Mortalidad de huevos	F		H
Pérdida de huevos	F		H
Eclosiones	F		H
Pichones que abandonan la colonia	F		Pi

Depósitos del submodelo^B: Huevos, Huevos totales, Huevos perdidos/día, Huevos perdidos, Pichones nacidos y Pichones en la colonia/día

Annex 1. Total components of the model: ^A Elements that appear in more than one submodel; ^B Intermediate state variables, with differential equations defined by the program. Type (C. Converter, F. Flow). Variable Type (Tv: E. Entry; I. Intermedia; S. Output). Units (Nests; H. Eggs; D. Days; I. Individuals; Pi. Nestlings; P. Preys; P/A. Preys/adults). Sources: DC. Field data; S. Simulated data; 1. Burton (1991); 2. Carey et al. (1980); 3. Fortes & Denis (2013a); 4. Fortes & Denis (2013b); 5. Generalized equation of Richard; 6. Fortes (2009); 7. Sykes et al. (1995); 9. Hoyt (1979); 10. Kendeigh et al. (1977); 11. Nagy (1987); 12. Shaw (1985); 13. Sykes (1987a); 14. Sykes (1987c).

Valor o ecuación	Fuente
100	S
100	3
100	3
2,0	3
1,23	3
30	12
Aleatorio (Pp, DS puesta)	
Ronda (Nidos en construcción + Nidos con pichones + Nidos en incubación + Nidos en puesta)	
Cantidad de adultos anidando + Cantidad de adultos con pichones + Cantidad de individuos en incubación	
Nidos en incubación * 2	
Nidos con pichones * 2	
Cantidad de adultos anidando + Cantidad de adultos con pichones + Cantidad de individuos en incubación	
If tiempo < 40 entonces ronda (ABS ((-0,12352216) + tiempo * (0,56494257) + tiempo ^ 2 * (-0,16811296) + (tiempo ^ 3) * (0,023698601) + (tiempo ^ 4) * (-0,001296589) + (tiempo ^ 5) * (0,000029923506) + (tiempo ^ 6) * (-0,00000024785343)) * Número final de nidos de la colonia) / 100) diferente de 0	
Tiempo de tránsito = aleatorio (7, 14)	
Tiempo de tránsito = Tps * 2	
Tiempo de tránsito = 29 + 2 * Tps	
Tiempo de tránsito = Tp	
Nidos en incubación * (1 - PSDnh)	
Ronda (nidos con pichones * (1 - PSDnp))	
0,98	DC
0,95	DC
0,99	S
Pichones nacidos * (1 - PSDp)	
Ronda ((paso a puesta) * CSs)	
Salida del transportador	
Ronda ((huevos totales * (1 - PSDh)))	
Si Huevos perdidos/día > Retraso (Huevos perdidos/día, 1) entonces Mortalidad de huevos diferente de 0	
Ronda (Huevos a eclosión * Éxito de eclosión - Retraso (Huevos perdidos por día, 21))	
Salida del transportador	

Anexo 1. (Cont.)

Componente (sigla)	Tipo	Tv	Unidades
Submodelo 3. Contenido energético depositado en huevos			
Promedio del diámetro mayor del huevo	C	E	mm
DS diámetro mayor huevo	C	E	mm
Promedio del diámetro menor h	C	E	mm
DS diámetro menor h	C	E	mm
Densidad del huevo	C	E	g/cm ³
Densidad calórica del huevo	C	E	Kcal/g
Diámetro mayor h	C	I	mm
Diámetro menor h	C	I	mm
Volumen del huevo	C	I	cm ³
Peso del huevo	C	I	g
Contenido de energía del huevo ^A	C	S	Kcal
Submodelo 4. Requerimientos energéticos diarios del pichón			
Tasa metabólica de campo del pichón	C	I	Kcal
Consumo energético pichón percapita	C	S	Kcal
Peso corporal	F	E	g
Consumo energético pichón	F		Kcal
Depósitos del submodelo ^B : Energía total consumida por pichón (Kcal)			
Submodelo 5. Requerimientos energéticos diarios de cada adulto			
Peso adulto	C	E	g
Distancia a área de forrajeo	C	E	km
Número de vuelos diarios	C	E	
Número de vuelos para alimentar pichón	C	E	
Tasa metabólica de campo (FMR adulto)	C	I	Kcal/ave
Distancia de vuelo por individuo	C	I	km
Distancia total de vuelo	C	I	km
Distancia total de vuelo con pichones	C	I	km
Costo de vuelo	C	I	Kcal/km
Requerimiento energético diario ^A	C	S	Kcal/ave
Requerimiento energético diario adulto con pichones ^A	C	S	Kcal/ave
Submodelo 6. Consumos totales de energía y biomasa a nivel de colonia			
Promedio de la longitud de la concha de Pomacea	C	E	mm
Desviación estándar de longitud de la concha de Pomacea	C	E	mm
Tasa de asimilación de Pomacea	C	E	
Longitud de la concha de Pomacea	C	I	mm
Peso medio de Pomacea	C	I	g
Densidad de energía en Pomacea	C	I	Kcal
Energía diaria en colonia por adulto	C	I	Kcal
Caracoles diarios consumidos	C	I	P/A
Masa caracoles consumidos	C	I	g

Anexo 1. (Cont.)

Valor o ecuación	Fuente
45,45	3
2,3	3
35,5	3
1,8	3
1,16	2
1,24	2
Normal (Diámetro menor PROM h, DS diámetro menor h)	
Normal (Diámetro mayor PROM h, DS diámetro mayor h)	
$0,509 * \text{Diámetro mayor h} * \text{Diámetro menor h}^2$	9
Densidad del huevo * Volumen del huevo / 1.000	
Densidad calórica del huevo * Peso del huevo	
$((4,797 * \text{Peso corporal} ^{0,747}) / 4,187)$	11
Max (Energía total consumida por pichón)	
$460,33143 / (1 + \exp(7,665992 - 0,41296 * \text{tiempo})) ^{(1/2,4663267)}$ si tiempo < Tp entonces (FMR Pich) diferente de 0	5
420	1
2	6, 7
6	S
11	14
$(4,797 * \text{Peso_adulto} ^{0,749}) / 4,187$	11
Normal (Distancia a áreas de forrajeo, 0,7)	
Distancia de vuelo por individuo * Número de vuelos diarios	
Distancia de vuelo por individuo * (Número de vuelos diarios para alimentar pichones + Número de vuelos diarios)	
$0,0252 * \text{Peso_adulto} ^{0,47}$	10
Tasa metabólica de campo + Distancia total de vuelo * Costo de vuelo	
Tasa metabólica de campo + Distancia total de vuelo con pichones * Costo de vuelo	
39,2	4
0,6	4
0,99	13
Normal (Largo medio de concha de Pomacea consumida, DS del largo de la concha)	
$(\text{Longitud de concha de Pomacea} * 0,6769 - 20,3448) / 0,48$	13
$(\text{Longitud de concha de Pomacea} * 0,6769 - 20,3448) * 0,145 * 4,60$	13
Energía durante cuidado de pichones + Energía por anidación e incubación	
$(\text{Energía diaria en colonia por adultos} / \text{Densidad energética en Pomacea}) / \text{Tasa de asimilación}$	
Caracoles diarios consumidos por adultos por adultos * Peso de Pomacea	

Anexo 1. (Cont.)

Componente (sigla)	Tipo	Tv	Unidades
Pichones totales	C	I	Pi
Consumo de energía total por pichones	C	I	Kcal
Número total de caracoles consumidos	C	I	P/A
Número de caracoles consumidos	C	I	P
Energía total final	C	S	Kcal
Presas totales finales	C	S	P
Biomasa total final	C	S	Kg
Masa diaria por adulto	C	S	g
Presas diarias por adultos	C	S	P/A
Energía por anidación e incubación	F		Kcal
Energía durante cuidado de pichones	F		Kcal
Energía por huevos	F		Kcal
Depósitos del submodelo ^B : Consumo de Energía diaria acumulada en adultos, Energía diaria acumulada en huevos (Kcal)			

Anexo 1. (Cont.)

Valor o ecuación	Fuente
Pichones nacidos – Pichones perdidos	
Consumo de E pichones per cápita * Pichones totales	
(Consumo de E diaria acumulada en adultos / Densidad energética en Pomacea) / Tasa de asimilación	
(Consumo de E total por PICHs / Densidad por pichones energética en Pomacea) / Tasa de asimilación	
Consumo de E diaria acumulada en adultos + Max (Consumo de E total por PICHs) + + Energía diaria acumulada en huevos	
Número de caracoles consumidos por pichones + Número total de caracoles consumidos por adultos	
(Número total de caracoles consumidos por adultos + Número de caracoles consumidos por pichones) * * Peso de Pomacea) / 1.000	
Si Número de adultos activos en colonia > 0 entonces Masa caracoles consumida por individuos adultos / / Número de adultos activos en colonia diferente de 0	
Si Número de adultos activos en colonia > 0 entonces Caracoles diarios consumidos por adultos / / Número de adultos activos en colonia diferente de 0	
Requerimiento energético diario * (Cantidad de adultos anidando + Cantidad de individuos en incubación)	
Requerimiento energético diario adulto con pichones * Cantidad de adultos con pichones	
Contenido de energía del huevo * Tasa de puestas	