

TD  
361

**ECOLOGÍA DE LAS FOCHAS MORUNA, *Fulica cristata*,  
Y COMÚN, *Fulica atra*, EN UN ÁREA DE SIMPATRÍA**

Nicolás Varo Delcán



**ECOLOGÍA DE LAS FOCHAS MORUNA, *Fulica cristata*,  
Y COMÚN, *Fulica atra*, EN UN ÁREA DE SIMPATRÍA**

Memoria que para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas presenta

Nicolás Varo Delcán

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
SECRETARÍA GENERAL

Queda registrada esta Tesis Doctoral  
al folio 191 número 108 del libro  
correspondiente.

Sevilla, 13-02-07

Sevilla, 2007

El Jefe del Negociado de Tesis.

*[Handwritten signature]*

Director:

**Dr. Juan Aguilar-Amat Fernández**

Investigador Científico

Estación Biológica de Doñana

C.S.I.C.

Tutor:

**Dra. Rocío Fernández Alés**

Profesora Titular

Universidad de Sevilla

*[Handwritten signature: Rocío Fernández Alés]*



Dr. Juan Aguilar-Amat Fernández, Investigador Científico de la Estación Biológica de Doñana (C.S.I.C.), certifica:

Que la presente memoria titulada "Ecología de las fochas moruna, *Fulica cristata*, y común, *Fulica atra*, en un área de simpatria" ha sido realizada bajo mi dirección y autorizo su presentación y defensa para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Sevilla, Enero de 2007

Fdo.: Dr. Juan Aguilar-Amat Fernández

Ratifica la autorización, como Tutora en el Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología, Dra. Rocío Fernández Alés

Fdo.: Dra. Rocío Fernández Alés

# ÍNDICE

Introducción.....	3
Capítulo I. El sistema.....	15
Capítulo II. Biología de la reproducción.....	37
Capítulo III. Aprovechamiento de alimento a los pollos.....	65
Capítulo IV. Evaluación de diferentes acciones de manejo sobre la población de focha moruna.....	83
Capítulo V. Comportamiento de forrajeo.....	109
Capítulo VI. Eficiencia digestiva.....	135
Capítulo VII. Síntesis y conclusiones.....	163



Explicar la distribución y abundancia de los organismos mediante el estudio científico de las interacciones que se establecen entre éstos y sus ecosistemas constituye uno de los objetivos de la Ecología (véase, por ejemplo, Bernstein 1975, Herrera 1988, Rotemberry & Wiens 1980, Argermeier & Schlosser 1989, Ifat et al. 2004). Cualquier organismo está continuamente interactuando tanto con los elementos físicos y químicos (biotopo), como con los elementos biológicos (biocenosis o comunidad de organismos) que conforman su ecosistema, de tal manera que las modificaciones que se pudieran dar en cualquiera de estos elementos podrían tener consecuencias tanto positivas (véase, por ejemplo, Parra & Tellería 2004, Bankovics et al. 2005, Dutton et al. 2005), como negativas (véase, por ejemplo, Allan 1995, Amar et al. 2003, Ifat et al. 2004, Svensson 2004, Cook & Toft 2005, Ueta et al. 2006) para el crecimiento poblacional del organismo. En este escenario, el estudio de la ecología de una especie amenazada de extinción adquiere un papel determinante desde un punto de vista de la conservación, ya que el grado de conocimiento que se tenga sobre cómo esta especie se ve afectada por las condiciones que se dan en su ambiente puede ser esencial para asegurar su persistencia (véase, por ejemplo, Kareiva & Wernnergren 1995, Amar et al. 2003, Margalida et al. 2003, Currie et al. 2004, Ifat et al. 2004, Tear et al. 2005, Wikelski & Cooke 2006). En el caso concreto de esta tesis, se estudiaron aspectos de la ecología de la población de focha moruna, *Fulica cristata*, en los humedales del sudoeste de España. En estos humedales se ubica el enclave más importante de esta especie en Europa, donde actualmente se encuentra en peligro de extinción (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998, Amat & Raya 2004).

En Ecología, los estudios comparativos son utilizados como herramienta para ampliar el conocimiento sobre el modo en el que los organismos se ven afectados por las

condiciones del ambiente, estudiando organismos de una misma especie en ambientes distintos (Broyer 2002, Amar et al. 2003, Ifat et al. 2004, Lloyd 2004, Sandercock et al. 2005), o por sus propias características fisiológicas y de conducta, estudiando organismos pertenecientes a especies emparentadas filogenéticamente en un mismo ambiente (Alonso 1984, Norment 1992, Koons & Rotella 2003, Sandercock et al. 2005, Schaefer et al. 2006). En este sentido, la focha moruna vive en simpatria con la focha común, *Fulica atra*, en los humedales del sudoeste de España, aunque el estatus de conservación de ambas especies es bastante diferente en esta región, donde la focha común es relativamente abundante y no tiene problemas de conservación (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998, Amat & Raya 2004). Valverde (1960) y Amat & Raya (2004) sugieren la caza y la pérdida de calidad de hábitat, respectivamente, como posibles causas del declive de la focha moruna en España. Sin embargo, hoy en día sigue sin estar claro por qué estas circunstancias no afectaron a las dos especies de igual manera. Por eso esta tesis planteó un estudio comparando la biología de la reproducción, el comportamiento de forrajeo y la eficiencia digestiva de las fochas moruna y común en humedales del sudoeste de España para determinar en que medida estos factores están favoreciendo la situación actual de las poblaciones de ambas especies en esta región. Además, mediante la utilización de un modelo de dinámica poblacional basado en estados del ciclo de vida, se evaluó la viabilidad de la población de la focha moruna en los humedales del sudoeste de España, y se estudió cómo respondería esta población ante diferentes escenarios de manejo (véase, por ejemplo, Hiraldo et al. 1996, Akçakaya 2000, Wisdom et al. 2000, Caswell 2001, Morales et al. 2005, Beissinger et al. 2006).

La reproducción es un proceso determinante en la supervivencia de las poblaciones de una especie y, por tanto, la información sobre la biología de la reproducción puede ser crucial a la hora de: (1) evaluar el riesgo de extinción, y (2) plantear la medidas de conservación necesarias para contribuir a la persistencia de una especie que tenga problemas de conservación (Suárez et al. 2000, Silveira & Bartmann 2001, Amar et al. 2003, Margalida et al. 2003, Currie et al. 2004). En el caso particular de la focha moruna, y al igual que le ha ocurrido a otras especies de aves (véase, por ejemplo, Alonso 1984, Amar et al. 2003, Ifat et al. 2004), un bajo éxito en la reproducción podría ser la causa del declive de su población en España. En este contexto, se analizó si la situación actual de conservación en la que se encuentran las fochas moruna y común en España podría deberse a un menor éxito en la reproducción de la primera especie.

Por otra parte, Amat & Raya (2004) sugieren que la degradación del hábitat para la focha moruna está motivada por alteraciones en las cuencas de los humedales con fines agrícolas, que determinan una aceleración en las tasas de colmatación y acortan los ciclos de producción de las plantas acuáticas sumergidas que constituyen la dieta de las fochas. Esto significaría además una reducción de los períodos en los que las fochas tendrían alimento nutritivamente rentable. Es sorprendente, sin embargo, que la focha común, cuya ecología es muy similar a la de la moruna (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998), no haya resultado tan negativamente afectada como esta última por dichas alteraciones del medio. Por eso en esta tesis, se comparó el comportamiento de forrajeo de ambas especies en el sudoeste de España. Y además, se estudió el comportamiento de forrajeo de la focha moruna en humedales de Marruecos, donde la especie es más abundante (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998, Green et al. 2002), para



evaluar si existen diferencias de conducta que puedan explicar las diferencias de abundancia entre ambas regiones.

Además de las condiciones del hábitat, la fisiología propia de un organismo puede ser determinante en la persistencia de sus poblaciones (Wikelski & Cooke 2006). Así, por ejemplo, las características fisiológicas de un organismo pueden limitar el tipo de alimento que éste puede ingerir, y por tanto la cantidad de alimento disponible en su hábitat (Hilton et al. 1999, Karasov & McWilliams 2005, Green et al. 2005, Moore & Battley 2006), e incluso limitar su eficiencia digestiva, y por tanto la cantidad de energía que es capaz de obtener de su dieta (Buchsbaum et al. 1986, Veloso & Bozinovic 1993), aspectos fundamentales para el éxito ecológico de la especie (Karasov 1986). La abundancia y calidad nutritiva de los macrófitos acuáticos sumergidos que consumen las fochas son muy sensibles a los cambios que se puedan producir en las condiciones del agua del humedal (Körner 2002), lo cual podría afectar a la eficiencia digestiva de las fochas (Fairall 1981). Tal y como se ha señalado arriba, la aceleración de los procesos de colmatación que están experimentando los humedales del sudoeste de España está teniendo consecuencias negativas para la calidad del hábitat en esta región, y ello podría estar afectando de forma diferente a las poblaciones de fochas moruna y común (véase Amat & Raya 2004). Para comprobar esta hipótesis se llevó a cabo un experimento en cautividad bajo condiciones controladas con el fin de evaluar cómo la calidad nutritiva de diferentes dietas afectó a la eficiencia digestiva de ambas especies.

Con la realización de esta tesis no sólo se pretendía ahondar en el conocimiento de la ecología de la focha moruna, sino ante todo explicar las posibles causas del declive de su población en España y evaluar que estrategias de conservación serían las más apropiadas

para asegurar la persistencia de la misma. Los resultados que se exponen a continuación sugieren la necesidad de evaluar aspectos de comportamiento y fisiología de alimentación en especies con problemas de conservación, un aspecto todavía poco considerado en la moderna disciplina de Ecología de la Conservación (Carey 2005, Wikelski & Cooke 2006).

## BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H.R.** 2000. Population viability analyses with demographically and spatially structured models. *Ecological Bulletins* **48**: 23-38.
- Allan, K.** 1995. Habitat loss and species loss: the birds of Sydney 50 years ago and now. *Australian Zoologist* **30**: 3-25.
- Alonso, J.C.** 1984. Estudio comparado de los principales parámetros reproductivos de *Passer hispaniolensis* y *Passer domesticus* en España centro-occidental. *Ardeola* **30**: 3-21.
- Amar, A., Redpath, S. & Thirgood, S.** 2003. Evidence for food limitation in the declining hen harrier population on the Orkney Islands, Scotland. *Biological Conservation* **111**: 377-384.
- Amat, J.A. & Raya, C.** 2004. Focha Moruna *Fulica cristata*. En **A. Madroño, C. Conzález & J.C. Atienza** (eds.) Libro Rojo de las Aves de España: 199-202. Dirección General para la Biodiversidad- SEO/Birdlife, Madrid.
- Argermeier, P.L. & Schlosser, I.J.** 1989. Species-area relationship for stream fishes. *Ecology* **70**: 1450-1462.
- Bankovics, A., Boros, E., Nemeth, A., Biro, C. & Bankovics, A.** 2005. Reasons of the population increase of great bustard (*Otis tarda*) in the Kiskunsag (Hungary). *Aquila* **112**: 163-168.
- Beissinger, S.R., Walters, J.R., Catanzaro, D.G., Smith, K.G., Dunning, J.B.Jr., Haig, S.M., Noon, B.R. & Stith, B.M.** 2006. Modeling approaches in avian conservation and the role of field biologist. *Ornithological Monographs* **59**: 1-56.

- Bernstein, R.A.** 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* **56**: 213-219.
- Broyer, J.** 2002. Comparative breeding success of Anatidae in three important breeding areas: the Dombes, the Brenne and the Forez. *Alauda* **70**: 377-386.
- Buchsbaum, R., Wilson, J. & Valiela, I.** 1986. Digestibility of plant constituents by Canada geese and Atlantic brant. *Ecology* **67**:386-393.
- Carey, C.** 2005. How physiological methods and cocepts can be be useful in conservation biology. *Integrative and Comparative Biology* **45**: 4-11.
- Caswell, H.** 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Cook, L.F. & Toft, C.A.** 2005. Dynamics of extinction: population decline in the colonially nesting tricolored blackbird *Agelaius tricolor*. *Bird Conservation International* **15**: 73-88.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1980. Birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Currie, D., Fanchette, R., Millett, J., Hoareau, C. & Shah, N.J.** 2004. The breeding biology of the critically endangered Seychelles Scops-owl *Otus insularis*: Consequences for conservation and management. *Bird Conservation International* **14**: 123-137.
- Dutton, D.L., Dutton, P.H., Chaloupka, M. & Boulon, R.H.** 2005. Increase of a Caribbean Leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population linked to long-term nest protection. *Biological Conservation* **126**: 186-194.
- Fairall, N.** 1981. A study of the bioenergetics of the red-knobbed coot *Fulica cristata* on a South African estuarine lake. *South African Journal of Wildlife Research* **11**:1-4.

- Green, A.J., El Hamzaoui, M., El Agbani, M.A., Franchimont, J.** 2002. The conservation status of Moroccan wetlands with particular reference to waterbirds and changes since 1978. *Biological Conservation* **104**: 71-82.
- Green, J.A., Halsey, L.G. & Butler, P.J.** 2005. To what extent is the foraging behaviour of aquatic birds constrained by their physiology?. *Physiological and Biochemical Zoology* **78**: 766-781.
- Herrera, C.M.** 1988. Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. *Ardeola* **35**: 135-142.
- Hilton, G.M., Houston, D.C., Barton, N.W.H., Furness, R.W. & Ruxton, G.D.** 1999. Ecological constraints on digestive physiology in carnivorous and piscivorous birds. *Journal of Experimental Zoology* **283**: 365-376.
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donazar, J.A. & Gaona, P.** 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology* **33**: 1085-1093.
- Ifat, L.S., Leshem, Y., Alon, D. & Yom-Tov, Y.** 2004. Causes of population declines of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Israel. *Ibis* **146**: 145-152.
- Karasov, W.H.** 1986. Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **1**:101-104.
- Karasov, W.H. & McWilliams, S.R.** 2005. Digestive constraints in mammalian and avian ecology. En **J.M. Starck & T. Wang (eds.)** *Physiological and Ecological Adaptations to feeding in vertebrates* pp. 87-112
- Kareiva, P. & Wennergren, U.** 1995. Connecting landscape pattern to ecosystem and population process. *Nature* **373**: 299-302.

- Koons, D.N. & Rotella, J.J.** 2003. Have Lesser Scaup, *Aythya affinis*, reproductive rates declined in parkland Manitoba. *Canadian Field-Naturalist* **117**: 582-588.
- Körner, S.** 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany. *International Review of Hydrobiology* **87**: 375-384.
- Lloyd, P.** 2004. Comparative breeding success of yellow bishop *Euplectes capensis* in two adjoining habitats. *Ostrich* **75**: 327-328.
- Margalida, A., García, D., Bertran, J. & Heredia, R.** 2003. Breeding biology and success of the bearded vulture *Gypaetus barbatus* in the eastern Pyrenees. *Ibis* **145**: 244-252.
- Moore, S.J. & Battley, P.F.** 2006. Differences in the digestive organ morphology of captive and wild Brown Teal *Anas Chlorotis* and implications for releases. *Bird Conservation International* **16**: 253-264.
- Morales, M.B., Bretangnolle, V. & Arroyo, B.** 2005. Viability of the endangered Little Bustard *Tetrax tetrax* Population of western France. *Biodiversity and Conservation* **14**: 3135-3150.
- Norment, C.J.** 1992. Comparative breeding biology of Harris' sparrows and Gambel' white-crowned sparrows in the northwest territories, Canada. *The Condor* **94**: 955-975.
- Parra, J. & Tellería, J.L.** 2004. The increase in the spanish population of griffon vulture *Gyps vulture* during 1989-1999: effects of food and nest availability. *Bird Conservation International* **14**: 33-41.
- Rotenberry, J.T. & Wiens, J.A.** 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North America steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* **61**: 1228-1250.

- Sandercock, B., Martin, K. & Hannon, S.J.** 2005. Life history strategies in extreme environments: Comparative demography of Arctic and Alpine Ptarmigan. *Ecology* **86**: 2176-2186.
- Schaefer, T., Ledebur, G., Beier, J. & Leisler, B.** 2006. Reproductive responses of two related coexisting songbird species to environmental changes: global warming, competition, and population sizes. *Journal of Ornithology* **147**: 47-56.
- Silveira, L.F. & Bartmann, W.D.** 2001. Natural history and conservation of Brazilian merganser *Mergus octosetaceus* at Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Bird Conservation International* **11**: 287-300.
- Suárez, S., Balbontin, J. & Ferrer, M.** 2000. Nesting-habitat selection by booted eagles *Hieraetus pennatus* and implications for management. *Journal of Applied Ecology* **37**: 215-223.
- Svensson, S.** 2004. The recent decline of the starling *Sturnus vulgaris* population in Sweden: a 22-year nest-box study. *Ornis Svecica* **14**: 28-46.
- Taylor, B. & Van Perlo, B.** 1998. Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World. Pica Press, Sussex.
- Tear, T.H., Kareiva, P., Angermeier, P.L., Comer, P., Czech, B., Kautz, R., Landon, L. Mehlman, D., Murphy, K., Ruckelshaus, M., Scott, J.M. & Wilhere, G.** 2005. How much is enough? The recurrent problem of setting measurable objectives in conservation. *Bioscience* **55**: 835-849.
- Ueta, M., Kurosawa, R. & Matsuno, H.** 2006. Habitat loss and the decline of grey-faced buzzards (*Butastur indicus*) in Tokyo, Japan. *Journal of Raptor Research* **40**: 52-56.

- Valverde, J.A.** 1960. Vertebrados de las marismas del Guadalquivir. *Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería Volumen 9*. C.S.I.C.
- Veloso, C. & Bozinovic, F.** 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* **74**: 2003-2010.
- Wikelski, M. & Cooke, S.J.** 2006. Conservation physiology. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:38-46.
- Wisdom, M.J., Mills, L.S. & Doak, D.F.** 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* **8**: 628-641.

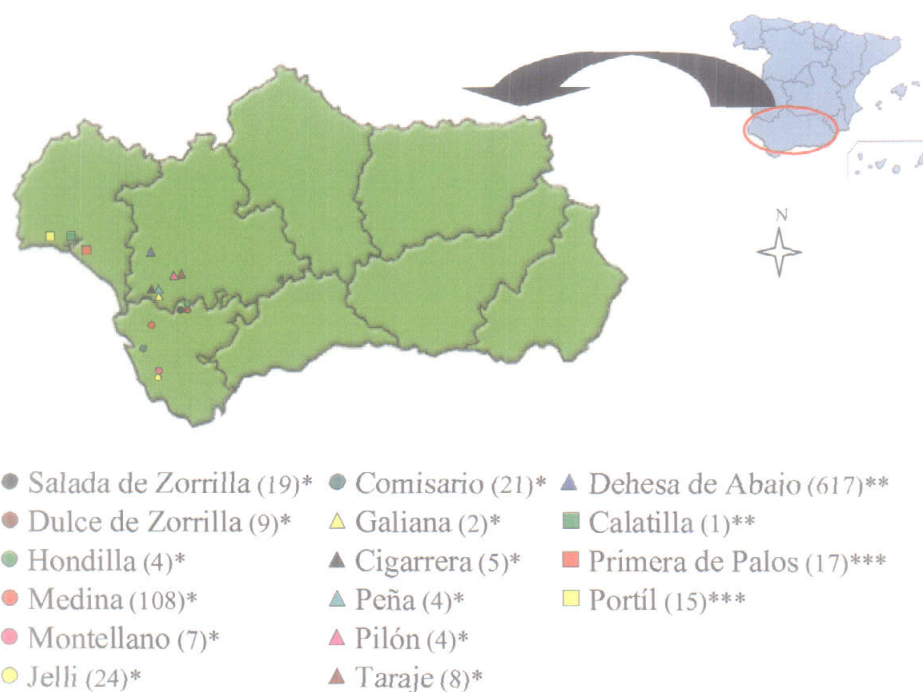




## ÁREA DE ESTUDIO

### Humedales del sudoeste de España

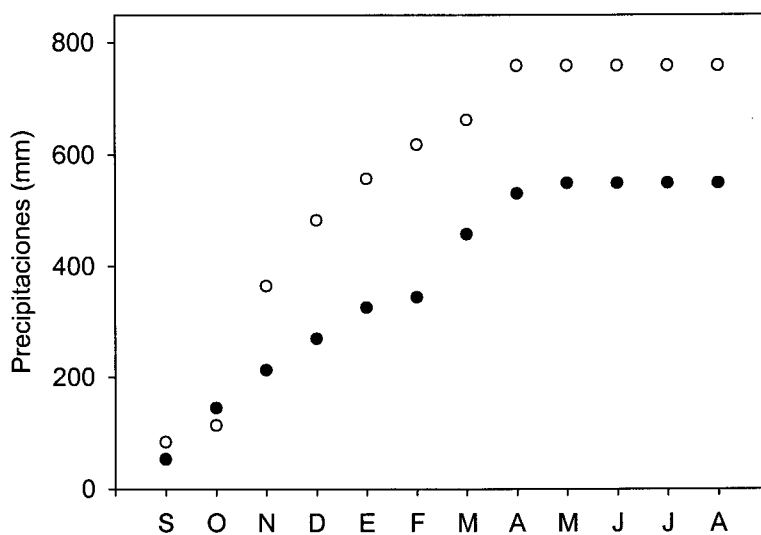
El trabajo de campo de esta tesis se realizó en aquellos humedales del sudoeste de España donde se localiza, actualmente, uno de los mayores enclaves de focha moruna, no sólo de España sino también de Europa (Cramp & Simmon 1980, Taylor & Van Perlo 1998). Los estudios se llevaron a cabo en un total de 16 humedales, 12 interiores, dos litorales/costeros y dos artificiales (Fig. 1-1).



\* Humedal continental; \*\* humedal artificial; \*\*\* humedal litoral/costera

**Figura 1-1.** Humedales del sudoeste de España en los que se realizaron los estudios de campo de esta tesis. Entre paréntesis se muestra la superficie de la cubeta (ha) de cada uno de los humedales (fuente: Moreira & Montes 2005).

Aunque Medina (108 ha) y la Dehesa de Abajo (617 ha) abarcan una amplia superficie de terreno, la mayoría de los humedales del área de estudio se caracterizan por ser de pequeñas dimensiones (Fig. 1-1), lo cual facilitó la realización de estudios observacionales sobre las fochas. En general, los humedales del sudoeste de España también se caracterizan por ser poco profundos, superando rara vez los 2 metros de profundidad máxima (véase Moreira & Montes 2005). Este carácter somero determina que la mayoría de estos humedales muestren una gran sensibilidad a los cambios ambientales, tanto naturales (por ejemplo, efecto del viento, precipitaciones, etc.), como a los provocados por agentes de origen antrópico externos al sistema.



**Figura 1-2.** Precipitaciones registradas en el área de estudio en 2002 (círculos negros) y 2003 (círculos blancos).

Los humedales del sudoeste de España están enmarcados en un clima Mediterráneo con tendencia semiárida, presentando un hidroperíodo temporal estacional (Amat 1984, Moreira & Montes 2005). Los veranos son secos y calurosos, mientras que durante el período invierno-primavera tienen lugar la mayor parte de las precipitaciones, si bien la cantidad de éstas muestra una gran variabilidad entre años (véase Romero et al. 1998, 1999). De hecho, 2002 y 2003, cuando se realizó la mayor parte del trabajo de campo de esta tesis, fueron años diferentes respecto a la cantidad de precipitaciones que se registró en el área de estudio (Fig. 1-2).

En la mayoría de los 16 humedales estudiados, la evaporación es el principal factor responsable del vaciado de las cubetas, siendo la relación precipitación- evaporación la que determina, fundamentalmente, la duración del período de inundación de cada humedal (Moreira & Montes 2005). Por tanto, y de forma generalizada, los humedales del área de estudio se caracterizan por presentar una marcada estacionalidad tanto dentro de un mismo año como entre años diferentes (véase Amat 1984). El carácter estacional provoca fluctuaciones en la calidad ambiental de estos humedales, lo cual va a ser clave desde una perspectiva ecológica, ya que dichas fluctuaciones van a determinar las estrategias de reproducción y los ciclos de vida de los organismos que se encuentran en ellos (véase Montes et al. 1982, Amat 1984 y Moreira & Montes 2005).

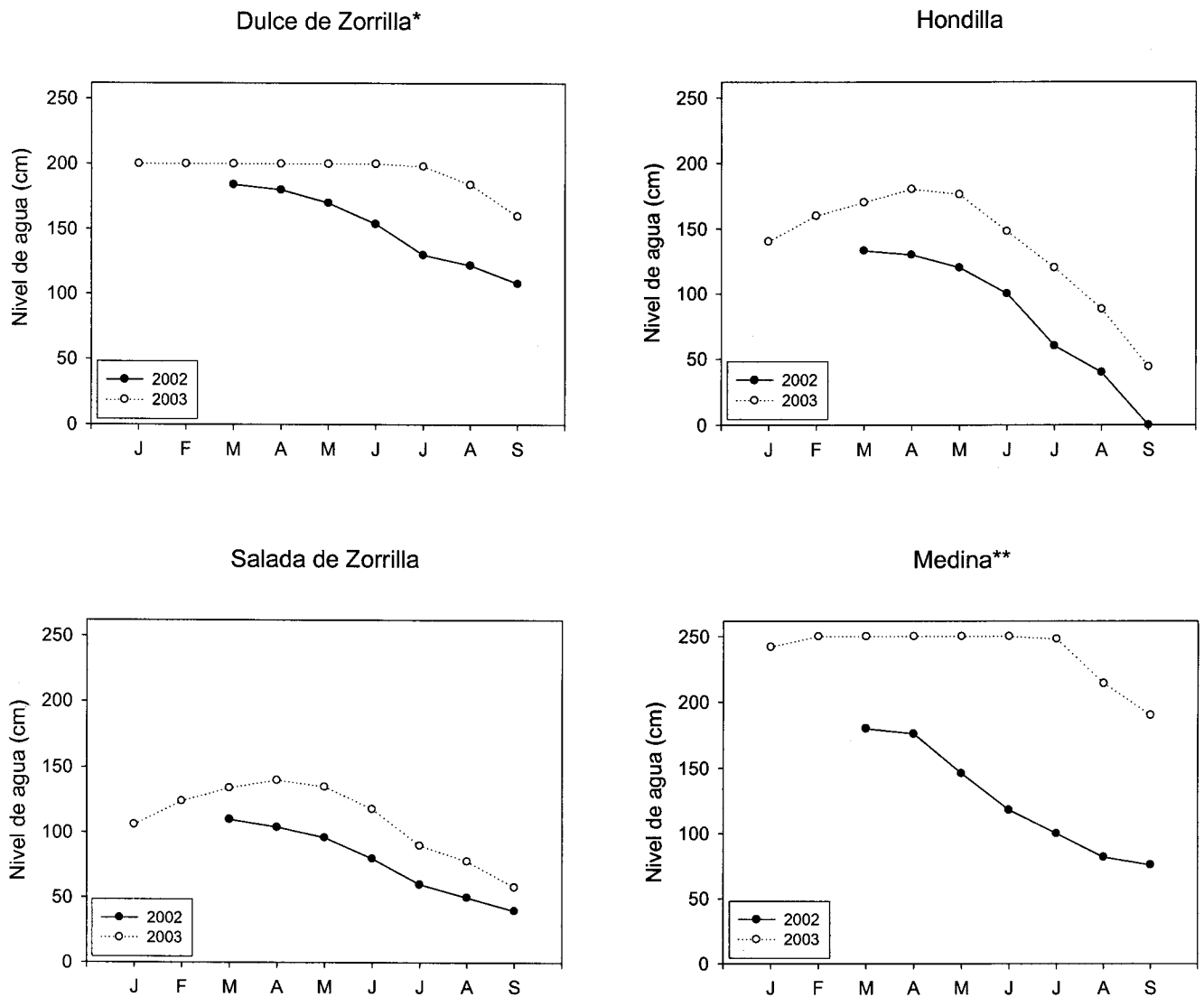
Durante este estudio, los 16 humedales que se visitaron presentaron mayores niveles de agua en 2003 que en 2002 (Tabla 1-1. & Fig. 1-3.). Así, en abril de 2002, sólo ocho (57,14 %) de los humedales tenían toda su superficie inundable ocupada por agua, mientras que en abril de 2003 todos los humedales visitados presentaban el 100 % de su superficie inundada. Por otro lado, a finales de agosto de 2002 cuatro humedales estaban secos y otros

cinco no pasaban de tener la mitad de su superficie inundable ocupada por agua. Sin embargo, a finales de agosto de 2003 todos los humedales presentaban al menos la mitad de su superficie inundable ocupada por agua.

**Tabla 1-1.** Estado de inundación de los diferentes humedales del sudoeste de España que se estudiaron, en abril, junio y agosto de 2002 y 2003. Se indica la proporción (estimada según Amat 1984) de la superficie inundable que estaba cubierta por el agua para cada humedal.

	Superficie inundada					
	2002			2003		
	Abril	Junio	Agosto	Abril	Junio	Agosto
<i>Cádiz</i>						
Medina	1	3/4	1/2	1	1	1
Hondilla	1	1/2	¼	1	1	3/4
D. de Zorrilla	1	3/4	½	1	1	1
S. de Zorrilla	¾	1/4	¼	1	3/4	1/2
Montellano	-	-	-	1	1	3/4
Jeli	-	-	-	1	3/4	1/2
<i>Huelva</i>						
Calatilla	1	-	-	1	1	1
El Portil	1	-	¾	1	1	1
Primera de Palos	1	-	¾	1	1	1
<i>Sevilla</i>						
Taraje	1	3/4	-	1	1	1
Pilón	½	0	0	1	1/2	1/4
Galiana	¼	0	0	1	3/4	1/2
Cigarrera	¾	3/4	½	1	1	3/4
Dehesa de Abajo	1	3/4	0*	1	3/4	1/2

\*se secó artificialmente en Agosto



\* El medidor de profundidad situado en el humedal (2 m de altura) estaba cubierto por el agua

\*\* El medidor de profundidad situado en el humedal (2,5 m de altura) estaba cubierto por el agua

**Figura 1-3.** Niveles de agua que presentaron los humedales Dulce de Zorrilla, Salada de Zorrilla, Hondilla y Medina en 2002 y 2003.

En la vegetación palustre de estos humedales encontramos, básicamente, especies como el carrizo *Phragmites australis*, la enea *Typha domingensis*, el junco *Juncus acutus* y

el taraje *Tamarix africana*. En ocasiones, también se encuentran ciperáceas del género *Scirpus* como es el caso, por ejemplo, de la castañuela *Scirpus maritimus*. Con mucha frecuencia, esta vegetación se encuentra alterada por las actividades agrícolas que se realizan en los terrenos adyacentes al humedal. Por otra parte, en estos humedales podemos encontrar una gran variedad de macrófitos acuáticos sumergidos que sirven de alimento a la comunidad de herbívoros que habitan en ellos, tales como *Potamogeton pectinatus*, *Ruppia* spp., *Miryophyllum* spp., *Zanichelia obtusifolia*, carófitos de los géneros *Chara* y *Tolypella*, etc.

### **Humedales de Marruecos**

En Marruecos se visitaron 19 humedales (Tabla 1-2), principalmente aquéllos en los que se había citado con anterioridad la presencia de fochas morunas (Green *et al* 2002). De estos 19 humedales, 13 están localizados geográficamente en la región del Atlas Medio, cinco en la costa noroeste del país, y uno, Dayet Et Roumi, entre ambas zonas geográficas.

Los humedales ubicados en la costa noroeste de Marruecos son muy similares a los humedales estudiados en el sudoeste de España. Estos son poco profundos (~ 2 m), predomina el clima mediterráneo, y sus niveles del agua muestran marcadas variaciones estacionales (Morgan 1982). Además, y al igual que ocurre en el sudoeste de España, el aumento de la actividad agrícola que está teniendo lugar entorno a los humedales de la costa noroeste de Marruecos suponen la principal amenaza de conservación para estos humedales (Green *et al.* 2002).

En la comunidad de macrófitos acuáticos sumergidos de los humedales del noroeste de Marruecos hay que destacar la presencia de *Zannichelia palustris*, *Potamogeton*

*pectinatus*, *Ruppia* sp., *Ranunculus* sp., y numerosas especies de caraceas. Respecto a la vegetación emergente hay que destacar la presencia de *Scirpus maritimus*, *Thypha angustifolia* o *Phragmites* sp. (véase Morgan 1982, Green et al. 2002).

**Tabla 1-2.** Localización geográfica y altura sobre el nivel del mar de los humedales de Marruecos que se estudiaron.

Humedal	Latitud	Longitud	Altitud (m)
<b><i>Atlas Medio</i></b>			
Dayet Aoua	33°39'20''	5°00'02''	1493
Dayet Hachlaf	33°32'48''	5°00'01''	1698
Dayet Ifrach	33°33'45''	4°55'45''	1620
Dayet Iffer	33°36'	4°55'	1547
Aguelmam Afourgagh	33°37'	4°53'	1428
Aguelmam Afennourir	33°16'50''	5°15'	1820
Lac de Ouiouane	33°07'59''	5°20'05''	1623
Plan D'eau de Zerrouqa	33°15'13''	5°04'11''	1800
Aguelmams Sidi-Ali-Ta'nzoult	33°04'34''	5°00'13''	2100
Aguelmam N'tifounassine	33°09'15''	5°05'30''	1900
Aguelmam Azegga	32°58'	5°27'	--
Aguelmam Baghane	--	--	1630
Aguelmam Tegha	32°37'28''	5°34'31,9''	1855
<b><i>Costa</i></b>			
Merja de Oulad Skher	35°03'10''	6°12'32''	20
Merja Bargha	35°01'18''	6°12'58''	20
Merja Al Halloufa	34°57'53''	6°14'53''	32
Merja de Sidi Bou Ghaba	34°14'18''	6°40'23''	5
Marais du bas Loukos	35°09'15''	6°06'30''	4
<b><i>Atlas Medio – Costa</i></b>			
Dayet Et Roumi	33°45'47''	6°10'28''	397



**Tabla 1-3.** Estado de inundación de los diferentes humedales de Marruecos que se estudiaron en abril y octubre de 2002, octubre de 2003 y abril de 2004. Se indica la proporción (estimada según Amat 1984) de la superficie inundable que estaba cubierta por el agua para cada humedal (véase métodos).

Humedal	Superficie inundada			
	Abril 02	Octubre 02	Octubre 03	Abril 04
Dayet Aoua	0	0	¼	1
Dayet Hachlaf	0	0	1/4	1/4
Dayet Ifrah	1/4	1/4	1/2	1
Dayet Iffer	-	1/4	1/4	1/2
Aguelmam Afourgagh	-	1/2	1/2	1/2
Aguelmam Afenourir	1	1	1	1
Lac de Ouiouane	-	1	1	1
Plan d'eau de Zerrouqa	1	1	1	1
Aguelmam Sidi Ali-Ta'nzoult	3/4	3/4	3/4	1
Aguelmam N'tifounassine	-	-	-	3/4
Aguelmam N'tifounassine 2*	-	0	1/2	3/4
Aguelmam Azegga	-	1/2	1	-
Aguelmam Baghane	-	1/2	3/4	3/4
Aguelmam Tegha	-	0	-	1/2
Merga de Oulad Skher	1/2	1/4	1	3/4
Merga Bargha	1	1	1	1
Merga Al Halloufa	1	1	1	1
Merga de Sidi Bou Ghaba	1	1/4	3/4	1
Marais du Bas Loukos	1	1	1	1
Dayet Et Roumi	-	0	0	0

\* Zona encharcada próxima al Aguelmam N'tifounassine

En el Atlas Medio, los humedales están situados a gran altitud (Tabla 1-2), y aunque la profundidad máxima ronda los 3-4 m, hay humedales que pueden llegar a los 100 m de profundidad (Morgan 1982, Green et al. 2002). Estos humedales se caracterizan por la presencia de abundante vegetación sumergida entre la que destacan especies como

*Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus* sp., y numerosas especies de caraceas. En cuanto a la vegetación emergente hay que destacar la presencia del carrizo y del junco, si bien en algunos de estos humedales la presencia de este tipo de vegetación no existe (véase Morgan 1982).

Durante este estudio, y de forma general, los humedales de Marruecos presentaron los niveles más altos de agua en abril de 2004. Sin embargo, en la visita que se realizó en octubre de 2002 fue donde éstos mostraron los niveles de agua más bajos (Tabla 1-3). En abril de 2002 se visitaron un total de 11 humedales marroquíes, de los cuales el 73,73 % (ocho humedales) tenían al menos la mitad de su superficie inundable cubierta por agua (Tabla 1-3). Además, de estos ocho humedales, seis presentaban toda su superficie inundada (Tabla 1-3). En esta visita realizada en abril de 2002, sólo dos de los humedales que se estudiaron estaban secos (Tabla 1-3). En octubre de 2002, se visitaron 19 humedales. De estos 19 humedales el 52,63% (10 humedales), tenían al menos la mitad de su superficie inundable cubierta por agua, y el 21,05 % (cuatro humedales) estaban secos (Tabla 1-3). En octubre de 2003 fueron 18 los humedales marroquíes que se visitaron, de los cuales el 77,78 % (14 humedales) tenían al menos la mitad de su superficie inundable cubierta por agua, y sólo un humedal estaba seco (Tabla 1-3). En la visita de abril de 2004, de los 19 humedales que se visitaron, el 89,47 % (17 humedales) tenían al menos la mitad de su superficie inundable cubierta por agua, y sólo un humedal permanecía seco (Tabla 1-3). De todos los humedales visitados, sólo Dayet Et Roumi permaneció siempre seco (Tabla 1-3).

## ESPECIES DE ESTUDIO

### **La especie amenazada: focha moruna**

La focha moruna, *Fulica cristata* G. (Rallidae), es un ave acuática de mediano tamaño (longitud 35-42 cm.; envergadura de ala 75-85 cm.). En esta especie no hay dimorfismo sexual apreciable, y los individuos tienen plumaje completamente negro, pico gris azulado y escudete frontal blanco en cuya parte superior se encuentran dos protuberancias rojas (Fotos 1 y 2).



**Fotos 1 y 2.** Focha moruna (Fotos Francisco Jamarido).

Aunque la focha moruna es considerada como una especie principalmente herbívora, alimentándose básicamente de macrófitos acuáticos sumergidos, también forman parte de su dieta, aunque en menor medida, insectos y pequeños artrópodos acuáticos (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998). Normalmente, hace una sola puesta en cada

estación de reproducción, aunque en algunos sitios, y donde la calidad del hábitat lo permite, pueden tener más de una nidada por año (Cramp & Simmons 1980).

La focha moruna presenta una distribución mundial alopátrica (Fig. 1-5) con un núcleo poblacional localizado en la región Etiópica (desde Sudáfrica hasta el sur de Eritrea) y Madagascar, y otro localizado en la región Paleártica (norte de Marruecos y sur de España). Aunque la focha moruna no es una especie amenazada a nivel mundial, durante el último siglo sus efectivos han disminuido de número en Europa y norte de África (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998, Green et al. 2002). Así, en Europa, la focha moruna es una de las especies más amenazadas de extinción en la actualidad, y son los humedales del sudoeste de España donde se encuentra el principal enclave para esta especie dentro de esta región (Cramp & Simmons 1980, Fernández-Palacios & Raya 1991, Taylor & Van Perlo 1998, Amat & Raya 2004).

Entre los humedales del sudoeste de España, aquéllos que se ubican en la provincia de Cádiz fueron los más importantes para la focha moruna durante este estudio, especialmente las localidades de Medina, Hondilla, Dulce de Zorrilla y Salada de Zorrilla. Así, en estos cuatro humedales se llegó a controlar al 71 % del total de fochas morunas censadas en los humedales del sudoeste de España en 2002 y 2003 (Tabla 1-4), excluyendo el Parque Nacional de Doñana. Por otra parte, en Marruecos se realizaron cuatro censos de fochas morunas, abril y octubre de 2002, octubre de 2003 y abril de 2004 (Tabla 1-5). En el censo de octubre de 2003 se registró el mayor número de fochas morunas (2924) y en el de abril de 2002 el menor número (1273). De los humedales marroquíes que se censaron, en las marismas del Loukos se contabilizó el mayor número de individuos (2075 en octubre de 2002).

Tabla 1-4. Fochas morunas censadas entre febrero y septiembre de 2002 y 2003 en los humedales del sudoeste de España.

	2002								2003							
	F	M	A	M	J	J	A	S	F	M	A	M	J	J	A	S
<b>MED</b> <sup>1</sup>	17	17	17	18	28	27	-	-	19	26	30	33	34	35	32	31
<b>SZO</b> <sup>1</sup>	0	0	1	4	2	0	0	0	3	5	9	9	8	8	0	0
<b>DZO</b> <sup>1</sup>	9	9	9	11	8	1	1	1	2	4	5	7	7	6	2	2
<b>HON</b> <sup>1</sup>	10	10	10	10	8	1	0	0	11	11	11	11	12	10	10	0
<b>JEL</b> <sup>1</sup>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	4	4	5	5	4	2
<b>MON</b> <sup>1</sup>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>COM</b> <sup>1</sup>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>GAL</b> <sup>2</sup>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	0	0
<b>PIL</b> <sup>2</sup>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>CIG</b> <sup>2</sup>	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>PEÑ</b> <sup>2</sup>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>TAR</b> <sup>2</sup>	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<b>DHE</b> <sup>2</sup>	10	10	10	10	10	-	-	0	5	10	13	13	9	8	3	0
<b>POR</b> <sup>3</sup>	2	2	2	2	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<b>CAL</b> <sup>3</sup>	2	2	2	2	2	2	2	-	2	3	3	3	3	3	2	-
<b>PAL</b> <sup>3</sup>	2	2	3	3	3	3	3	-	-	3	3	3	-	2	3	-

<sup>1</sup> Cádiz. <sup>2</sup> Sevilla. <sup>3</sup> Huelva.

**MED** = Medina; **SZO** = Salada de Zorrilla; **DZO** = Dulce de Zorrilla; **HON** = Hondilla; **JEL** = Jelli; **MON** = Montellano; **COM** = Comisario; **GAL** = Galiana; **PIL** = Pilón; **GIG** = Cigarrera; **PEÑ** = Peña; **TAR** = Taraje; **DHE** = Dehesa de Abajo; **POR** = Portíl; **CAL** = Calatilla; **PAL** = Primera de Palos.

**Tabla 1-5.** Fochas morunas censadas en los humedales de Marruecos en abril y octubre de 2002, octubre de 2003 y abril de 2004.

	<b>Abril 2002</b>	<b>Octubre 2002</b>	<b>Octubre 2003</b>	<b>Abril 2004</b>
<i>Atlas Medio</i>				
AFE	228	2	215	181
IFR	56	220	755	132
HAC	*0	*0	*0	166
ZER	49	40	50	29
BAG	-	41	3	0
TIF	-	-	-	206
ALI	0	10	0	0
AOU	*0	*0	*0	260
OUI	-	22	32	26
<b>TOTAL</b>	<b>333</b>	<b>325</b>	<b>1055</b>	<b>1000</b>
<i>Costa</i>				
BOU	54	0	295	260
BAR	38	15	74	87
HAL	-	0	0	3
SKH	-	0	20	111
LOU	940	2060	1480	167
<b>TOTAL</b>	<b>1032</b>	<b>2075</b>	<b>1869</b>	<b>628</b>
<b>GRAN TOTAL</b>	<b>1365</b>	<b>2400</b>	<b>2924</b>	<b>1628</b>

\* Humedales secos

AFE = Aguelman Afennourir; IFR = Dayet Ifrah; HAC = Dayet Hachlaf; ZER = Plan D'eau de Zerrouqa; BAG = Aguelman Baghane; TIF = Aguelman N'Tifounassine; ALI = Aguelmans Sidi Ali-Ta'nzoult; AOU = Dayet Aoua; OIU = Lac de Ouiouane; BOU = Merja de Sidi Bou Ghaba; BAR = Merja Bargha; HAL = Merja Al Halloufa; SKH = Merja des Oulad Skher; LOU = Loukkos.

**Tabla 1-6.** Desplazamientos de fochas morunas entre humedales del sudoeste de España. La localidad 1ª indica el lugar donde se controló el individuo en primavera. La localidad 2ª indica el lugar donde se controló el individuo a finales de verano o principios de otoño.

Collar	1º localidad	2º localidad
<b>2002</b>		
42	Hondilla (Ca)	Brazo del Este (Se)
AR	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
56	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
L5	El Portil (Hu)	Brazo del Este (Se)
J8	Dulce de Campillos (Ma)	Cañada de los Pájaros (Se)
J8	Dulce de Campillos (Ma)	Veta la Palma (Se)
M4	El Rincón (Co)	Cañada de los Pájaros (Se)
M4	El Rincón (Co)	Veta la Palma (Se)
L9	El Hituelo (Ja)	Veta la Palma (Se)
<b>2003</b>		
073	Tiscar (Co)	Veta la Palma (Se)
85	Galiana (Se)	Marismas del Rocío (Hu)
AR	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
56	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
AL	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
4M	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
4J	Hondilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
6N	Dulce de Zorrilla (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
9C	Medina (Ca)	Cañada de los Pájaros (Se)
00V	Primera de Palos (Hu)	Cañada de los Pájaros (Se)
59	Montequinto (Se)	Cañada de los Pájaros (Se)
07V	Jaén	Cañada de los Pájaros (Se)
00R	Córdoba	Cañada de los Pájaros (Se)

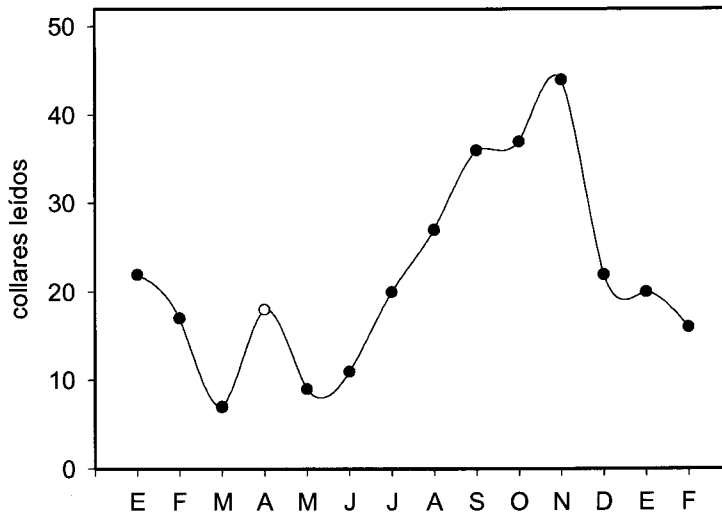
Se = Sevilla; Ca = Cádiz; Hu = Huelva; Ja = Jaén; Ma = Málaga; Co = Córdoba

En el sudoeste de España, la focha moruna es considerada como una especie residente, si bien, y debido al carácter estacional de muchos de los humedales de esta

región (véase área de estudio), en la especie se observan desplazamientos entre humedales a lo largo de las diferentes épocas del año (Fernández-Palacios & Raya 1991), de tal manera que sólo algunos de estos humedales son utilizados por la especie para reproducirse y otros para pasar la época desfavorable, coincidiendo ésta última con el período de sequía estival.

Los censos de fochas morunas realizados en este estudio (Tabla 1-4) muestran como el período durante el cual la especie permanecía en el humedal no abarcó todo el año. Así, a finales de verano, tanto en 2002 como en 2003, se observaron desplazamientos de fochas morunas desde los diferentes humedales del sudoeste de España, donde las aves habían criado, hacia las Marismas del Guadalquivir (Tabla 1-6). Se controlaron fochas morunas marcadas con collares de PVC en diferentes localidades de estas marismas, como Veta la Palma o Brazo del Este (Tabla 1-6). Sin embargo, la localidad que resultó ser más querenciosa para las fochas morunas marcadas con PVC, durante la época que abarca desde finales de verano y hasta que vuelven a los humedales para criar (principios de diciembre), fue la Cañada de los Pájaros (Tabla 1-6). Si observamos un ciclo anual de la Cañada de los Pájaros, en cuanto a presencia de fochas morunas marcadas con PVC se refiere (Fig. 1-4), se aprecia que entre marzo y junio (coincidiendo con la época de reproducción) fue cuando menos fochas morunas hubo en esta localidad. Posteriormente, en julio empezó a producirse un aumento en el número de fochas morunas presentes en la Cañada de los Pájaros, alcanzándose un pico de máxima presencia en octubre y noviembre (época de invernada). En diciembre el número de individuos marcados presentes en esta localidad de nuevo empezó a bajar, posiblemente debido a su dispersión hacia otros humedales del sudoeste de España para establecer sus territorios de cría e iniciar una nueva estación de reproducción.





**Figura 1-4.** Distribución del número de fochas morunas con collares de PVC leídos en la Cañada de los Pájaros durante enero 2003 – febrero 2004. El círculo blanco de abril indica que en esas fechas se realizó una suelta de fochas morunas nacidas en cautividad dentro de la Cañada de los Pájaros.

### **La especie abundante: focha común**

La focha común, *Fulica atra* L. (Rallidae), es un ave acuática muy similar en tamaño (longitud 36-38 cm.; envergadura de ala 70-80 cm.), y filogenéticamente muy relacionada (Livezey 1998) a la focha moruna. En esta especie, aunque no se aprecia un claro dimorfismo sexual, el macho y la hembra pueden ser diferenciados por el ancho del escudete frontal (Horsfall 1984). En ambos adultos el escudete frontal y el pico son

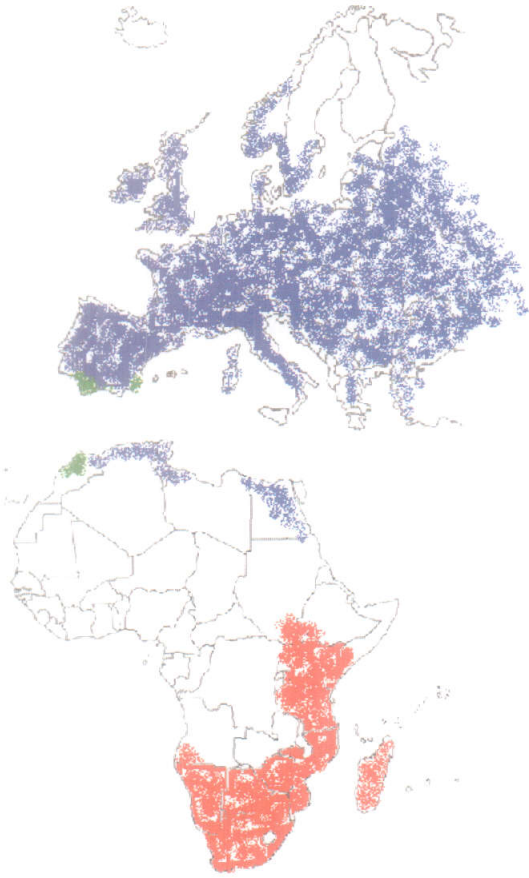
totalmente blancos, y el plumaje es completamente negro, salvo en los extremos inferiores de las cobertoras secundarias que son blancos (Fotos 3 y 4).



Fotos 3 y 4. Focha común (Fotos Francisco Jamardo).

Su régimen alimenticio es similar al de la focha moruna (véase arriba), y al igual que esta última especie, la focha común normalmente hace una puesta, aunque en determinadas áreas puede llegar a realizar varias (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998).

La focha común se encuentra principalmente distribuida por toda Eurasia y norte de África (Fig. 1-5), llegando también a islas como las Azores, las Canarias y Japón. Algunos ejemplares también son encontrados en Nueva Guinea, Australia, Tasmania y Nueva Zelanda. El sur de España y el norte de Marruecos son las únicas regiones donde la especie vive en simpatria con la focha moruna (Cramp & Simmons 1980, Fernández-Palacios & Raya 1991, Taylor & Van Perlo 1998).



**Figura 1-5.** Distribución principal de las fochas moruna (zonas rojas) y común (zonas azules) a nivel mundial. En verde se muestra la zona donde ambas especies viven en simpatria (según: Taylor & Van Perlo 1998).

## BIBLIOGRAFÍA

- Amat, J.A.** 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* **31**: 61-79.
- Amat, J.A. & Raya, C.** 2004. Focha Moruna *Fulica cristata*. In **A. Madroño, C. González & J.C. Atienza (eds.)** Libro Rojo de las Aves de España: 199-202. Dirección General para la Biodiversidad- SEO/Birdlife, Madrid
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1980. The birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press, Oxford
- Fernández-Palacios, J. & Raya, C.** 1991. Biología de la Focha Cornuda (*Fulica cristata*) en el Bajo Guadalquivir: situación y biología. *Alytes* **6**: 159- 185.
- Green, A.J., El Hamzaoui, M., El Agbani, M.A. & Franchimont, J.** 2002. The conservation status of moroccan wetlands with particular reference to waterbirds and to changes since 1978. *Biological Conservation* **104**:71-82.
- Horsfall, J.A.** 1984. Brood reduction and brood division in Coots. *Animal Behaviour* **32**: 216-225.
- Livezey, B.C.** 1998. A phylogenetic analysis for the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **353**. 2077-2151.
- Montes, C., Amat, J.A. & Ramírez-Díaz, L.** 1982. Ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (SW España). II. Variación estacional de las características físico-químicas y biológicas de las aguas. *Studia Oecológica* **3**: 159-180.

- Moreira, J.M., Montes, C.** 2005. Caracterización Ambiental de Humedales en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Morgan, N. C.** 1982. An ecological survey of standing waters in North West Africa: III. Site descriptions for Morocco. *Biological Conservation* **24**:161-182.
- Romero, R., Guijarro, J.A., Ramis, C. & Alonso, S.** 1998. A 30-years (1964-1993) daily rainfall data base for the Spanish Mediterranean Regions: first exploratory study. *International Journal of Climatology* **18**: 541-560.
- Romero, R., Ramis, C. & Guijarro, J.A.** 1999. Daily rainfall pattern in the Spanish Mediterranean Area: objective classification. *International Journal of Climatology* **19**: 95-112.
- Taylor, B. & Van Perlo, B.** 1998. Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World. Pica Press, Sussex.

**CAPÍTULO II. BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN**

## RESUMEN

1. La información sobre la biología de la reproducción puede ser esencial para evaluar el riesgo de extinción y planear las medidas de conservación en una especie de interés. Además, la comparación de la biología de la reproducción de especies filogenéticamente próximas puede ayudar a explicar diferencias de distribución y abundancia dentro de una determinada región.
2. Se analizaron aspectos de la biología de la reproducción de la focha moruna y común en humedales del sudoeste de España. El estudio se realizó durante dos años consecutivos en los que los humedales tuvieron diferentes niveles de agua. Se pretendía analizar diferencias inter-específicas e inter-anales en los parámetros de la reproducción de ambas especies, así como analizar las características de la zona de ubicación de los nidos, y ver cómo éstas podrían estar afectando al éxito de la reproducción de las fochas.
3. El tamaño del territorio de cría fue similar en ambas especies, y tanto para la focha moruna como para la común, éstos fueron mayores el año en el que el nivel de agua de los humedales fue más bajo. Las características de la zona donde ambas especies ubicaron los nidos también fueron similares, estando éstos rodeados por abundante vegetación emergente. Ambas especies pusieron puestas grandes (5-7 huevos). El tamaño inicial de nidada fue similar en las fochas moruna y común, aunque aquél varió entre años dentro de especie. La tasa de supervivencia de los pollos fue más baja en la focha moruna (36% y 57% de los pollos en 2002 y 2003, respectivamente) que en la común (93% y 91% de los pollos en 2002 y 2003, respectivamente). Sólo en el caso de

la primera especie se encontró una relación negativa y estadísticamente significativa entre la tasa de supervivencia de los pollos y el porcentaje de tiempo que los adultos invirtieron en el forrajeo.

- 4 . Estos resultados sugieren que las diferencias encontradas en el éxito de la reproducción entre las fochas moruna y común están, probablemente, afectando a la dinámica de sus poblaciones, y ello podría ser una de las principales causas de las actuales diferencias que existen en el estatus de conservación de ambas especies en España.

## INTRODUCCIÓN

La información sobre la biología de la reproducción puede ser esencial para evaluar el riesgo de extinción y plantear las medidas de conservación necesarias para una especie de interés (Suárez et al. 2000, Silveira & Bartmann 2001, Keit et al. 2003, Margalida et al. 2003, Currie et al. 2004). Así, por ejemplo, cambios en las características de los territorios de cría, en las características de la zona donde se ubican los nidos, o en los valores de los parámetros de la reproducción (tamaño de puestas, tamaños de nidada, supervivencia de pollos, etc.) pueden alterar la estabilidad de una población de aves silvestres (Cody 1971, Inmelman 1971, Gardali et al. 2000, Ifat et al. 2004, Suárez et al. 2000, Margalida et al. 2003). A pesar de que en España la focha moruna está considerada como una especie vulnerable a la extinción (Amat & Raya 2004), se tiene muy poca información sobre su biología de la reproducción en esta región (Fernández-Palacios & Raya 1991). Ante este



escenario, aquí se estudió la biología de la reproducción de la focha moruna en humedales del sudoeste de España, durante dos años consecutivos.

La comparación de la biología de la reproducción entre especies filogenéticamente próximas puede ayudar a explicar diferencias de distribución y abundancia dentro de una determinada región (Lack 1968, Alonso 1984, Norment 1992, Schaefer et al. 2006). Particularmente, en el caso de las fochas moruna y común ello podría resultar muy útil para ayudar a explicar sus diferentes estatus de conservación en España, ya que aunque ambas especies fueron abundantes en la primera mitad del siglo XX en esta región (Valverde 1960, Maluquer-Maluquer 1971), todavía no se conocen con certeza las razones para explicar el declive de la población de focha moruna en España. Por ejemplo, la caza excesiva, la recolección de huevos (Valverde 1960), y la degradación y pérdida de hábitat (Fernández-Palacios & Martos 1991, Amat & Raya 2004) son algunas de las causas que han sido propuestas para explicarlo. Sin embargo, no está claro por qué estos mismos factores no han afectado simultáneamente a la focha común.

En este estudio, se estimó el tamaño del territorio de cría y se caracterizó las zonas donde las fochas ubicaron sus nidos. Se tomaron datos sobre los parámetros de la reproducción de la focha moruna en casi todos los humedales donde la especie estuvo presente en el sudoeste de España, desde la fecha en la que se establecieron las parejas hasta la supervivencia de los pollos, y se compararon con aquellos datos recogidos para la focha común en los mismos humedales. Además, para las dos especies, se analizó la relación que hubo entre el porcentaje de tiempo que los adultos invirtieron en tareas de forrajeo y el número de pollos volantones por pareja que se observó en cada humedal, ya que la habilidad de los progenitores a la hora de adquirir recursos mediante sus

comportamientos de forrajeo puede ayudar a explicar la tasa de supervivencia de los pollos (Martin 1987, Brinkhof & Cavé 1997, Weimerskirch et al. 1999, Schultz & Klomp 2000, Hennicke & Culik 2005). Finalmente, se documentó la variación interanual de los parámetros de la reproducción de las fochas moruna y común en el sudoeste de España.

## **MÉTODOS**

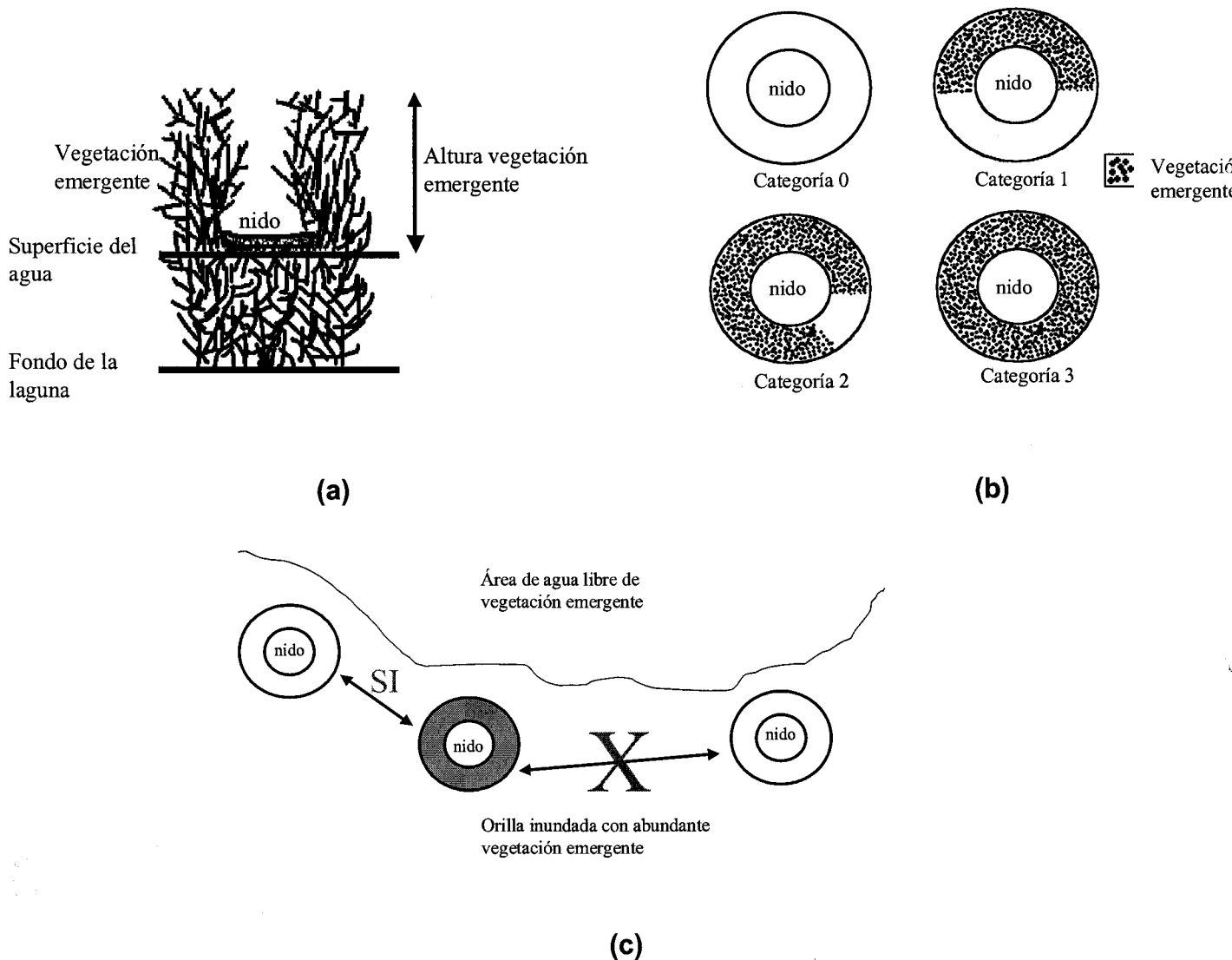
### **Métodos de muestreo**

La biología de la reproducción de las fochas moruna y común se estudió durante 2002 y 2003 en 16 humedales del sudoeste de España (Tabla 2-1; véase capítulo I para obtener información detallada sobre las características de estos humedales). En cada humedal, la frecuencia de observación fue de 2 veces al mes durante octubre-enero, y al menos una vez a la semana durante febrero-septiembre. Se utilizaron los mismos métodos para estudiar a las dos especies.

Los territorios de cría de las fochas moruna y común se localizaron mediante la observación del comportamiento de las aves desde la orilla del humedal con la ayuda de un telescopio, ya que durante el período de reproducción las fochas son muy territoriales (Cramp & Simmons 1980, Horsfall 1984a). Una vez que los territorios de cría de las fochas estaban localizados, se procedió a entrar en el humedal para buscar los nidos y: (1) estimar la cantidad de vegetación emergente que les rodeaba, y (2) medir la altura de esta vegetación emergente. Para estimar la cantidad de vegetación emergente que rodeaba al nido se establecieron las siguientes categorías: (0) cuando no había cobertura emergente

alrededor del nido, (1) entre el 1% y el 50%, (2) el 51% y el 90% y (3) > 90% del diámetro externo del nido estaba rodeado por vegetación emergente (Fig. 2-1). La altura de la vegetación emergente que rodeaba al nido se midió en tres zonas próximas a éste (< 1m), utilizando una cinta métrica  $\pm 1$  cm., y posteriormente se calculó el promedio (Fig. 2-1). Por último, se utilizó la distancia más corta que hubo entre dos nidos vecinos para estimar el tamaño del territorio de cría de las fochas (Fig. 2-1). La distancia entre nidos se midió con una cinta métrica  $\pm 1$  cm.

Los nidos de las fochas se visitaron al menos una vez durante el período de incubación para poder estimar el tamaño de puesta. Además, en algunos nidos se midió la longitud y el ancho de los huevos  $\pm 0,1$  mm con un calibre digital. Se estimó la tasa de supervivencia de los pollos en las fochas moruna y común, para lo cual se realizó un seguimiento de las nidadas de ambas especies desde la eclosión y hasta que los pollos tuvieron 60 días de edad, que es la edad a la que éstos dejan de depender de los adultos para alimentarse (Horsfall 1984a, Amat 1995). El número exacto de pollos que nacieron en cada nidada resultó casi imposible poder determinarlo debido a las características de la vegetación emergente que rodeaba al nido. Sin embargo, y gracias al carácter precoocial de los pollos de las fochas (Cramp & Simmons 1980, Horsfall 1984a), a los pocos días del nacimiento se pudo registrar el número de éstos que nadaban junto a sus padres mientras que eran alimentados. Bajo estas circunstancias, la edad de los pollos se clasificó en las siguientes categorías de edad: edad 0 cuando habían transcurridos menos de seis días desde la eclosión, y edad 15, 30, 45 y 60 cuando los pollos tenían entre 6-15, 16-30, 31-45, y 46-60 días de edad, respectivamente.



**Figura 2-1.** En el panel a, se representa gráficamente cómo se midió la altura de la vegetación emergente que rodeaba al nido. En el panel b, se representa gráficamente cómo se estimó la cantidad de vegetación emergente que rodeaba a cada nido. En el panel c, se representa gráficamente la distancia que se tomó para estimar el tamaño del territorio de cría de las fochas.

Finalmente, se registró el tiempo que los adultos de ambas especies invirtieron en tareas de alimentación en cinco humedales del área de estudio. En todos estos humedales, las observaciones se realizaron, desde la orilla y con la ayuda de un telescopio, entre las 8:00h y las 18:00h (GMT +2h). Cada individuo se siguió durante 3 minutos, grabándose en un microcassette todas las actividades que éste realizaba durante ese período de tiempo. En total se grabaron 417 minutos para la focha moruna y 615 minutos para la focha común. Las grabaciones se transcribieron posteriormente en el laboratorio (véase capítulo V, para obtener información más detallada sobre como se transcribieron las cintas en el laboratorio)

### **Análisis estadísticos**

Los efectos de especies, año y su interacción sobre el tamaño del territorio de cría, y la altura de la vegetación emergente en la zona donde se ubicaba el nido (se aplicó la transformación de la raíz cuadrada para normalizar los datos en ambos casos) se analizaron con un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Además, las estimas obtenidas sobre la cantidad de vegetación emergente que rodeaba a cada nido (véase arriba) fueron analizadas mediante un análisis de frecuencias  $\chi^2$ .

Se midieron 210 huevos de focha moruna y 386 huevos de focha común. Se promedió la longitud y el ancho del huevo para cada nido, ya que las dimensiones de los huevos dentro de un mismo nido no son independientes. Usando estos promedios, se calculó las dimensiones medias de los huevos para cada especie. Bajo estas circunstancias, el tamaño de muestra que se utilizó para realizar los análisis está referido al número de nidos y no al número de huevos medidos. El volumen de los huevos se estimó mediante la ecuación  $V = 0,51 \cdot LB^2$  (Hoyt 1979), donde L es la longitud y B es el ancho del huevo.

Por un lado, se analizó el efecto de año en el volumen de los huevos mediante un ANOVA, y por otro lado, se analizó el efecto de especie, año y su interacción en el tamaño de puesta mediante un ANOVA de dos vías. La tasa de supervivencia de los pollos se estimó como la proporción de pollos de la clase de edad 0 que sobrevivieron hasta la clase de la edad 60 (véase arriba). El efecto de especie, año y su interacción en el tamaño inicial de la nidada y en la supervivencia de los pollos (arcsen transformada) se analizó con un ANOVA de dos vías. Todas las interacciones estadísticamente significativas obtenidas con los análisis de varianza, se estudiaron, posteriormente, con un análisis de slice para ver cual de los dos factores que presentan la interacción es el que la determinó.

Finalmente, se utilizó una correlación de Spearman para examinar la relación entre el número de pollos volantones por pareja y el porcentaje de tiempo que los adultos invirtieron en tareas de alimentación en cada humedal. Este último se estimó como el porcentaje de tiempo que los adultos invirtieron en tareas de forrajeo relativo al tiempo total de observación. Todos los tests estadísticos se realizaron con STATISTICA 6.0.

## **RESULTADOS**

Dentro del área de estudio, la población reproductora de focha moruna se estimó en 22 parejas en 2002. Durante este año, la especie sólo crió en seis de los 16 humedales que se estudiaron (Tabla 2-1). Por otro lado, en 2003, el número de parejas reproductoras de focha moruna se estimó en 28 parejas, criando la especie en ocho de los humedales estudiados, aunque el 92,86 % de las parejas (26 parejas) criaron en cinco de los seis humedales donde

la especie había criado en 2002 (Tabla 2-1). En contraste a la focha moruna, la focha común crió en los 16 humedales que se estudiaron.

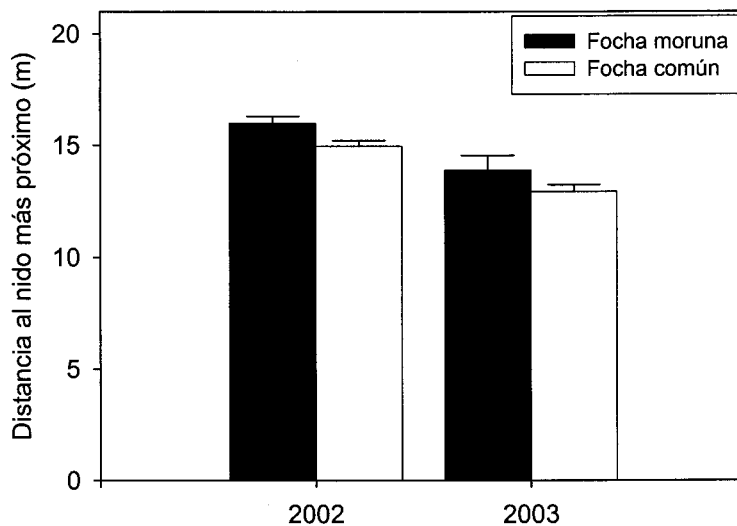
**Tabla 2-1.** Número de individuos y número de parejas reproductoras de focha moruna en cada uno de los humedales del área de estudio, en 2002 y 2003.

Humedal	2002		2003	
	Número de individuos	Parejas reproductoras	Número de individuos	Parejas reproductoras
Medina	19	8	33	11
Jelli	0	0	4	1
Montellano	0	0	0	0
Comisario	0	0	0	0
Salada de Zorrilla	4	0	9	3
Dulce de Zorrilla	12	4	7	1
Hondilla	10	4	11	5
Galiana	0	0	2	1
Pilón	0	0	0	0
Peña	0	0	0	0
Taraje	0	0	0	0
Cigarrera	0	0	0	0
Dehesa de Abajo	10	5	13	5
Portíl	2	0	1	0
Primera de Palos	2	0	3	0
Calatilla	2	1	3	1
<b>Total</b>	<b>61</b>	<b>22</b>	<b>86</b>	<b>28</b>

### Tamaño del territorio de cría y características de los nidos

Las fochas moruna y común empezaron a ocupar los territorios de cría a finales de diciembre - principios de enero. El tamaño de estos territorios fue similar entre especies, sin

embargo, tanto en el caso de la focha moruna como en el de la común éstos fueron mayores en 2002 que en 2003 (ANOVA 2-vías; entre especies  $F_{1,185} = 2,79$ ,  $P = 0,096$ ; entre años  $F_{1,185} = 12,36$ ,  $P = 0,001$ ; interacción especie \* año  $F_{1,185} = 0,01$ ,  $P = 0,939$ ). Por otra parte, el hecho de que el nido vecino fuera o no de una pareja de la misma especie no influyó sobre el tamaño del territorio de cría, ni en la focha moruna ( $F_{1,12} = 0,23$ ,  $P = 0,642$  y  $F_{1,28} = 2,49$ ,  $P = 0,126$  en 2002 y en 2003, respectivamente) ni en la focha común ( $F_{1,27} = 2,62$ ,  $P = 0,117$  y  $F_{1,114} = 0,52$ ,  $P = 0,474$  en 2002 y 2003, respectivamente).

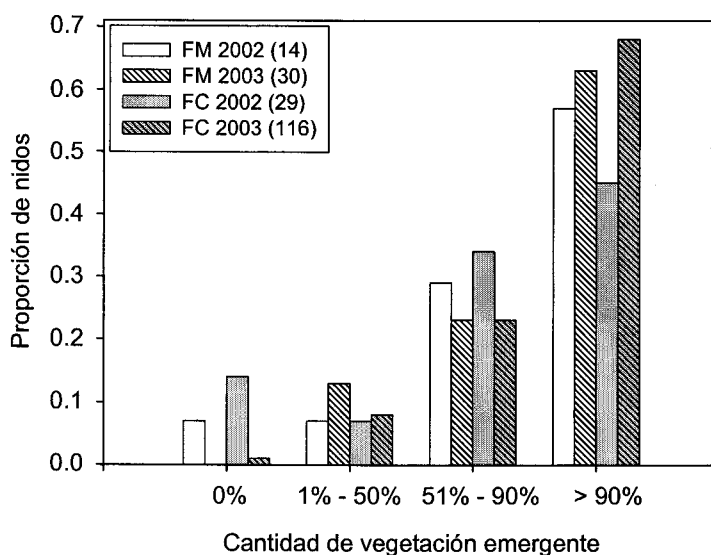


**Figura 2-2.** Distancia al nido más próximo (media  $\pm$  e.e.) desde los nidos de focha moruna y de focha común en 2002 y 2003.

La mayoría de los nidos se ubicaron en tramos de orilla con abundante vegetación emergente (para la focha moruna:  $\chi^2 = 9,43$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0,05$  y  $\chi^2 = 26,79$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0,001$



en 2002 y 2003, respectivamente; para la focha común:  $\chi^2 = 10,86$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0,05$  y  $\chi^2 = 127,17$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0,001$  en 2002 y 2003, respectivamente). En promedio, el 66% de los nidos de focha moruna se encontraron anclados en *Phragmites australis*, el 25 en *Juncus acutus*, y el 9% en otras especies de vegetación acuática emergente (por ejemplo, *Scirpus maritimus*, *Tamarix africana* y *Typha domingensis*). El 56 % de los nidos de focha común se encontraron anclados en *Phragmites australis*, el 24 en *Tamarix africana*, el 11% en *Juncus acutus*, y el 9% en otros tipos de vegetación acuática emergente (por ejemplo, *Scirpus maritimus*, *Typha domingensis*).



**Figura 2-3.** Cantidad de vegetación emergente que rodeaba los nidos de focha moruna (FM) y de focha común (FC).

La altura de la vegetación emergente (media  $\pm$  e.e.) en la zona donde se ubicaron los nidos de las fochas morunas fue de  $207,6 \pm 17,46$  cm. y de  $222,1 \pm 10,27$  cm. en 2002 y 2003, respectivamente. En el caso de la focha común la altura de esta vegetación fue de  $190,6 \pm 16,74$  cm. y de  $197,8 \pm 5,35$  cm. en 2002 y 2003, respectivamente. De esta manera, la altura de la vegetación emergente que rodeaba a los nidos de las fochas no varió significativamente ni entre especies ( $F_{1,185} = 2,86$ ,  $P = 0,09$ ), ni entre años ( $F_{1,185} = 2,82$ ,  $P = 0,09$ ). La interacción especie \* año no fue estadísticamente significativa ( $F_{1,185} = 0,03$ ,  $P = 0,870$ ).

### **Período y tamaño de puesta, y dimensiones de los huevos**

En ambos años de estudio, el período de tiempo durante el cual ambas especies pusieron sus huevos fue más corto en la focha moruna que en la focha común. Además, se observó que en ambas especies este período de tiempo fue más corto en 2002 que en 2003. Así tenemos que, la focha moruna hizo sus puestas entre febrero – mayo en 2002 y entre marzo – agosto en 2003, mientras que la focha común realizó sus puestas entre febrero – junio en 2002 y entre finales de enero – septiembre en 2003.

El tamaño de puesta fue similar entre especies y entre años dentro de una misma especie (ANOVA de 2-vías; entre especies  $F_{1,199} = 0,02$ ,  $P = 0,886$ , entre años  $F_{1,199} = 0,91$ ,  $P = 0,340$ ; interacción especie \* año  $F_{1,199} = 0,97$ ,  $P = 0,326$ . Tabla 2-2). Las dimensiones de los huevos variaron entre años dentro de una misma especie. Así, tanto en la focha moruna como en la común los huevos fueron más largos en 2003 que en 2002 (ANOVA 1-vía;  $F_{1,35} = 10,92$ ,  $P = 0,002$  y  $F_{1,65} = 11,26$ ,  $P = 0,001$  en la focha moruna y común, respectivamente. Tabla 2-2). Por otro lado, los huevos también resultaron ser más

anchos en 2003 que en 2002 en las dos especies de fochas (ANOVA 1-vía;  $F_{1,35} = 16,77$ ,  $P < 0,001$  y  $F_{1,65} = 4,02$ ,  $P = 0,049$  en la focha moruna y en la focha común, respectivamente. Tabla 2-2). Así, el volumen de los huevos fue mayor en 2003 que en 2002 en las dos especies (ANOVA 1-vía;  $F_{1,35} = 15,46$ ,  $P < 0,001$ ,  $F_{1,65} = 8,35$ ,  $P = 0,005$  en la focha moruna y en la focha común, respectivamente. Tabla 2-2).

**Tabla 2-2.** Tamaños de puesta, dimensiones y volúmenes de los huevos, tamaño inicial de nidada, número de juveniles por pareja y supervivencia de los pollos (medias  $\pm$  d.e.) de la focha moruna y de la focha común en 2002 y 2003. Entre paréntesis se indica el número de muestra (nidos estudiados).

	Focha moruna		Focha Común	
	2002	2003	2002	2003
Tamaño de puesta	5,9 $\pm$ 1,28 (13)	5,8 $\pm$ 1,29 (31)	5,6 $\pm$ 1,50 (30)	6,1 $\pm$ 1,26 (129)
Longitud del huevo (mm)	52,2 $\pm$ 2,39 (10)	54,7 $\pm$ 1,89 (27)	51,0 $\pm$ 2,86 (22)	53,0 $\pm$ 1,84 (45)
Ancho del huevo (mm)	35,4 $\pm$ 1,16 (10)	36,9 $\pm$ 0,86 (27)	36,2 $\pm$ 0,89 (22)	36,5 $\pm$ 1,17 (45)
Volumen del huevo (cc)	33,5 $\pm$ 3,46 (10)	38,0 $\pm$ 2,88 (27)	34,1 $\pm$ 3,12 (22)	36,1 $\pm$ 3,08 (45)
Tamaño de nidada	2,4 $\pm$ 0,88 (15)	3,8 $\pm$ 1,34 (32)	2,4 $\pm$ 0,70 (49)	3,2 $\pm$ 0,98 (107)
Juveniles / nidada	0,8 $\pm$ 1,05 (15)	2,3 $\pm$ 1,55 (32)	2,2 $\pm$ 0,59 (49)	3,0 $\pm$ 1,09 (107)
Supervivencia de pollos*	0,36 $\pm$ 0,44 (15)	0,55 $\pm$ 0,33 (32)	0,93 $\pm$ 0,15 (49)	0,91 $\pm$ 0,16 (107)

\* Proporción de pollos con edad 0 que sobrevivieron hasta la edad 60 (véase métodos)

En 2002, se observó que sólo una pareja de focha moruna realizó una segunda puesta, lo cual se debió al fracaso de esta pareja en su primer intento de criar. Sin embargo, en 2003, se observaron cuatro parejas de focha moruna con segundas nidadas. En el caso de la focha común se observaron segundas nidadas en los dos años de estudio, aunque no se pudo determinar el número exacto de éstas. Para realizar su segunda puesta, las fochas no

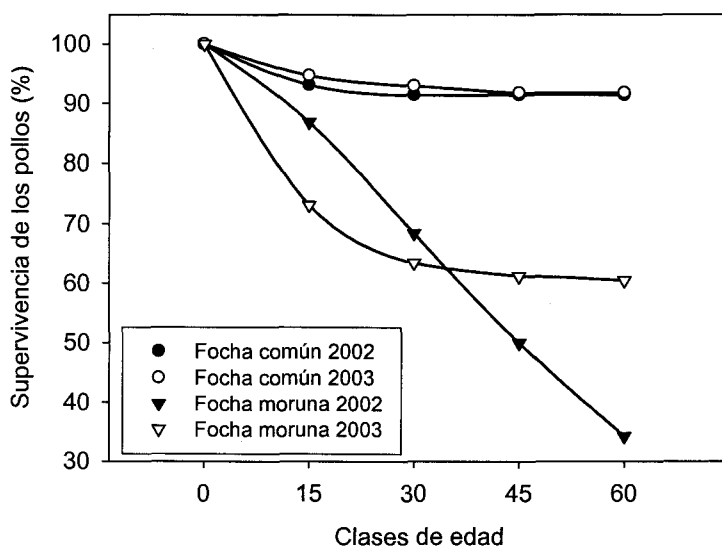
cambiaron de territorio de cría, y este segundo nido siempre se ubicó a pocos metros de distancia (< 7 m) del nido en el cual la pareja había realizado su primera puesta.

### **Tamaño de nidada y supervivencia de los pollos**

Durante 2002 y 2003, el tamaño inicial de la nidada (número de pollos observados con edad 0) y la supervivencia de los pollos se monitoreó en 47 parejas de focha moruna y en 156 parejas de focha común. En ambas especies, el tamaño inicial de la nidada fue mayor en 2003 que en 2002 (Tabla 2-2). El análisis de slice de la interacción marginalmente no significativa especie \* año (ANOVA 2-vías;  $F_{1,199} = 3,61$ ,  $P = 0,059$ ) indicó que las diferencias en el tamaño inicial de la nidada en la focha moruna y la focha común fueron significativas entre años ( $F_{1,199} = 23,8$ ,  $P < 0,001$  y  $F_{1,199} = 23,23$ ,  $P < 0,001$  en la focha moruna y en la focha común, respectivamente. Tabla 2-2), mientras que el tamaño inicial de la nidada sólo varió significativamente entre especies en 2003, año en el que la focha moruna mostró un tamaño inicial de la nidada mayor que el de la focha común ( $F_{1,199} = 0,0007$ ,  $P = 0,98$  y  $F_{1,199} = 11,06$ ,  $P = 0,001$  en 2002 y 2003, respectivamente. Tabla 2-2).

El número de juveniles observados (pollos con edad 60; véase métodos) fue mayor en 2003 que en 2002, tanto para la focha moruna como para la focha común (Tabla 2-2). Tras la eclosión de los huevos, el patrón de supervivencia de los pollos fue diferente en ambas especies (Fig. 2-4). Así, se encontró que la mayoría de los pollos de focha común observados en la clase de edad 0 alcanzaron la clase de edad 60 (91,4 % y 91,8 % en 2002 y 2003, respectivamente). Sin embargo, sólo el 34,2 % y el 60,5 % de los pollos de focha moruna observados en la clase de edad 0 alcanzaron la clase de edad 60, en 2002 y 2003, respectivamente. Si tenemos en cuenta el tamaño medio de puesta de ambas especies (Tabla

2-2), sólo el 40,5 % y el 65,9 % de los huevos puesto por la focha moruna dieron pollos que alcanzaron la clase de edad 0 en 2002 y 2003, respectivamente, pero sólo el 13,8 % y el 39,8 % de los huevos dieron lugar a pollos que alcanzaron la clase de edad 60 en 2002 y 2003, respectivamente. En el caso de la Focha Común, el 42,1 % y el 51,96 % de los huevos dieron lugar a pollos de edad 0 en 2002 y 2003, respectivamente, pero sólo el 38,4 % y el 47,5 % de estos huevos dieron lugar a pollos de edad 60 en 2002 y 2003, respectivamente.

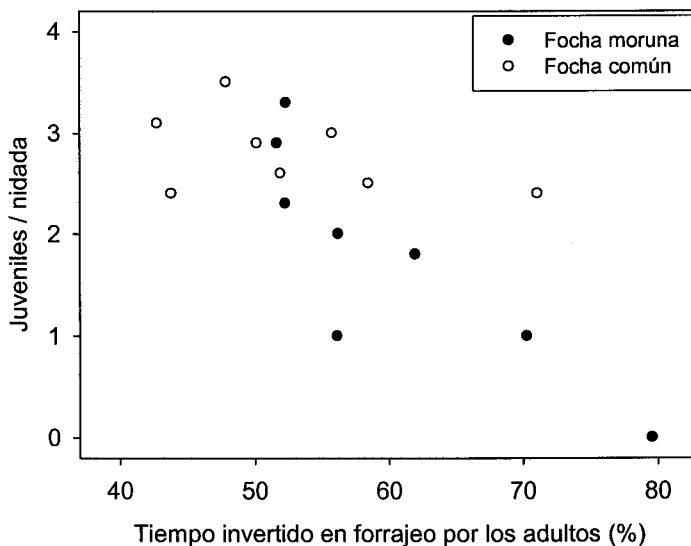


**Figura 2-4.** Patrón de supervivencia de los pollos de focha moruna y de focha común en diferentes clases de edad (véase métodos) en 2002 y 2003.

El análisis de slice de la interacción significativa especie \* año ( $F_{1,196} = 8,02$ ,  $P = 0,005$ ) indicó que las diferencias en la tasa de supervivencia de los pollos entre años sólo fueron estadísticamente significativas en el caso de la focha moruna ( $F_{1,196} = 7,67$ ,  $P =$

0,006 y  $F_{1,196} = 0,69$ ,  $P = 0,405$  en la focha moruna y en la focha común, respectivamente), mientras que la tasa de supervivencia de los pollos varió significativamente entre especies en los dos años de estudio ( $F_{1,196} = 74,67$ ,  $P < 0,001$  y  $F_{1,196} = 53,07$ ,  $P < 0,001$  en 2002 y 2003, respectivamente).

Además, en la focha moruna hubo una relación negativa y estadísticamente significativa entre el número de juveniles por nidada y el porcentaje de tiempo que los adultos invirtieron en tareas de alimentación ( $r_s = -0,826$ ,  $P = 0,011$ ,  $n = 8$  humedales. Fig. 2-5). Sin embargo, en la focha común esta relación fue negativa pero no fue estadísticamente significativa ( $r_s = -0,445$ ,  $P = 0,257$ ,  $n = 8$  humedales. Fig. 2-5).



**Figura 2-5.** Relación entre el número de juveniles / nidada y el porcentaje de tiempo que los adultos invirtieron en tareas de forrajeo, en la focha moruna y en la focha común. Cada punto representa un humedal.

## DISCUSIÓN

Estos resultados sugieren que la variabilidad climática característica de la región Mediterránea (Romero et al. 1998, 1999) es un factor importante que influye en la biología de la reproducción de las fochas que crían en los humedales del sudoeste de España, y que la menor supervivencia de los pollos de focha moruna está, probablemente, afectando de forma negativa a la conservación de esta especie en España.

Tener un comportamiento territorial puede asegurar a un ave el acceso a una serie de recursos que están limitados en el hábitat como, por ejemplo, el alimento o las zonas para ubicar los nidos. Sin embargo, defender un territorio suele ser muy costoso para sus propietarios (Davies 1980, Galeotti 1994, Dunn et al. 2004, López-Sepulcre & Kokko 2005, Camfield 2006). Por tanto, en muchas ocasiones el tamaño del territorio está inversamente relacionado con la calidad de éste (Hixon 1980, Smith & Shugart 1987, Galeotti 1994, Zharikov & Skilleter 2004). En el caso de las fochas moruna y común que crían en los humedales del sudoeste de España parece que esto ocurre así, como sugieren los resultados de este estudio. Las fochas son aves muy territoriales durante la estación de cría (Cramp & Simmons 1980, Horsfall 1984a, Fernández-Palacios & Raya 1991), y en los humedales del sudoeste de España ambas especies tuvieron territorios de cría más grandes cuando el nivel de agua fue más bajo. Aunque en este estudio no se obtuvieron datos sobre la abundancia de alimento, el hecho de que los humedales tuvieran mayores niveles de agua en 2003 causó, probablemente, un alargamiento en el ciclo de vida de los macrófitos sumergidos (véase, por ejemplo, Körner 2002), y consecuentemente un incremento en la disponibilidad de alimento en el humedal para las fochas moruna y común, ya que estas

plantas son el principal alimento de ambas especies (Cramp & Simmons 1980, Fairall 1991, Taylor & Van Perlo 1998, Amat & Raya 2004),.

La reproducción es un proceso muy costoso para los progenitores, de hecho los costes de la reproducción actual pueden comprometer el éxito de futuros episodios de reproducción (Milonoff et al. 2004, Barbraud & Weimerskirch 2005). Ante este escenario, la longitud de la estación de cría de un ave puede variar de un año para otro como consecuencia de los factores meteorológicos y la disponibilidad de alimento que hay en el hábitat (Perrins & Birkhead 1983, Martin 1987). Aquí, la estación de reproducción de las fochas moruna y común fue más larga en 2003 que en 2002, probablemente, como consecuencia de las mayores precipitaciones registradas en ese primer año. Las precipitaciones registradas en 2003 influyeron en que el nivel de agua de los humedales fuera más alto en ese año que en 2002, lo que, además de favorecer, probablemente, el desarrollo de los macrófitos acuáticos sumergidos (véase arriba), hizo que la vegetación emergente de las orillas permaneciera inundada durante un período de tiempo más largo (véase capítulo I). Bajo estas circunstancias, los territorios potenciales de cría para las fochas estuvieron disponibles durante más tiempo, ya que estos se ubican, normalmente, en una franja de orilla inundada con abundante vegetación emergente (Cramp & Simmons 1980, Fernández-Palacios & Raya 1991, este estudio).

En ambas especies, el tamaño de puesta fue similar entre años, pero no ocurrió lo mismo con las dimensiones de los huevos. Estudios previos demuestran como el volumen de los huevos en aves está positivamente relacionado con la abundancia de alimento en el territorio de cría, ya que la disponibilidad de alimento influye en la condición física de la hembra (Horsfall 1984b, Martin 1987, Lu 2003). Bajo este escenario, el hecho de que



ambas especies pusieran huevos más grandes en 2003 que en 2002 apoyaría la tesis de que la calidad del hábitat para las fochas en los humedales del sudoeste de España fue mejor en ese primer año. Además, se dan las circunstancias de que el tamaño de la nidada en fochas queda regulado en los primeros días tras la eclosión, como consecuencia de la muerte por inanición de algunos de los pollos de ésta (Horsfall 1984a, Amat 1995). Y aquí, aunque el tamaño de las puestas fue similar entre especies y entre años dentro de especie, el tamaño de la nidada fue mayor en 2003 que en 2002, sugiriendo que los padres de ambas especies encontraron más dificultades para poder alimentar a sus pollos en este último año (véase Martin 1987, véase también capítulo V).

Los resultados sobre la supervivencia de los pollos de focha común en los humedales del sudoeste de España fueron similares a los observados en el Reino Unido por Horsfall (1984a) para la misma especie, donde la mayoría de los pollos que sobrevivieron a los primeros días después de la eclosión sobrevivieron hasta independizarse de sus padres. Por otro lado, la tasa de supervivencia de los pollos fue siempre mayor en la focha común que en la moruna. Es posible que diferencias en las características de los sitios donde ambas especies ubicaron sus nidos pudieran explicar la más baja supervivencia de los pollos de focha moruna en estos humedales. En otras especies de aves se ha visto que las características de la zona donde se ubica el nido puede afectar a la probabilidad de supervivencia de los pollos (véase, por ejemplo, Alonso et al. 1991, Hipfner et al. 2001, Batáry et al. 2004, García-Borboroglu & Yorio 2004). Sin embargo, aquí las características de los sitios donde ambas especies construyeron sus nidos fueron similares. Por el contrario, lo que sí se observó fue una relación negativa entre el tiempo que los adultos de focha moruna invirtieron en tareas de forrajeo y el número de volantones por pareja que se

observó en cada humedal, sugiriendo que la supervivencia de los pollos de esta especie estuvo limitada por la cantidad del alimento disponible en el humedal.

Martin (1987) sugirió que el tiempo que invierten los padres en tareas de forrajeo esta inversamente relacionado con el tiempo que éstos pueden invertir en atender a sus crías. Además, otros estudios previos demuestran como la abundancia de comida determina la probabilidad de supervivencia de los pollos (Simons & Martin 1990, Brinkhof & Cavé 1997, Dewey & Kennedy 2001, Gill et al. 2002). El hecho de que la relación entre el número de volantones por pareja y el tiempo que los adultos invirtieron en tareas de forrajeo no fuera significativa en el caso de la focha común, sugirió que esta especie es menos sensible que la focha moruna a variaciones en la cantidad y/o calidad del alimento que hay disponible en el humedal.

En resumen, parece ser que las condiciones del hábitat de cría, a través de sus efectos en la disponibilidad de alimento, juega un papel importante en el éxito de la reproducción de las fochas moruna y común en los humedales del sudoeste de España, viéndose más negativamente afectada la focha moruna cuando disminuye la calidad del hábitat. Por lo tanto, un programa dirigido a la conservación del hábitat de estas especies, así como a restaurar humedales degradados, parece indispensable para la conservación de la focha moruna en España.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, J.A., Muñoz-Pulido, R., Bautista, L.M. & Alonso, J.C.** 1991. Nest-site selection and nesting success in the azure-winged magpie in central Spain. *Bird Study* **38**: 45-51.
- Alonso, J.C.** 1984. Estudio comparado de los principales parámetros reproductivos de *Passer hispaniolensis* y *Passer domesticus* en España centro-occidental. *Ardeola* **30**: 3-21.
- Amat, J.A.** 1995. Parent-offspring feeding relationship of coots (*Fulica atra*) in a varying environment. *Behaviour* **132**: 519-527.
- Amat, J.A. & Raya, C.** 2004. Focha Moruna *Fulica cristata*. In **A. Madroño, C. González & J.C. Atienza** (eds.) Libro Rojo de las Aves de España:199-202. Dirección General para la Biodiversidad- SEO/Birdlife, Madrid
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H.** 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* **86**: 682-692.
- Batary, P., Winkler, H. & Baldi, A.** 2004. Experiments with artificial nests on predation in reed habitats. *Journal of Ornithology* **145**: 59-63.
- Brinkhof, M.W.G. & Cavé, A.J.** 1997. Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European Coot. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**: 291-296.
- Camfield, A.F.** 2006. Resources value affects territorial defense by Broadtailed and Rufous hummingbirds. *Journal of Field Ornithology* **77**: 120-125.
- Cody, M.L.** 1971. Ecological aspects of reproduction. In **D.S. Farner, J.R. King and K.C. Parkes** (eds.) *Avian Biology* Vol 1. Academic Press, New York. pp 461-512.

- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1980. The birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press, Oxford
- Currie, D., Fanchette, R., Millett, J., Hoareau, C. & Shah, N.J.** 2004. The breeding biology of the critically endangered Seychelles Scops-owl *Otus insularis*: consequences for conservation and management. *Bird Conservation International* **14**: 123-137.
- Davies, N.B.** 1980. The economics of territorial behaviour in birds. *Ardea* **68**: 63-74.
- Dewey, S.R. & Kennedy, P.L.** 2001. Effects of supplemental food on parental care strategies and juvenile survival of Northern Goshawks. *The Auk* **118**: 352-365.
- Dunn, M. Copelston, M. & Workman, L.** 2004. Trade-off and seasonal variation in territorial defence and predator evasion in the European robin *Erithacus rubecula*. *Ibis* **146**: 77-84.
- Fairall, N.** 1981. A study of the bioenergetics of the Red-knobbed Coot *Fulica cristata* on a South African estuarine lake. *South African Journal of Wildlife Research* **11**: 1-4.
- Fernández-Palacios, J. & Martos, M.J.** 1991. Plan rector de uso y gestión de las Reservas Naturales de las Lagunas de Cádiz. Junta de Andalucía, Agencia de Medio Ambiente, Sevilla
- Fernández-Palacios, J. & Raya, C.** 1991. Biología de la Focha Cornuda (*Fulica cristata*) en el Bajo Guadalquivir: situación y biología. *Alytes* **6**: 159-185.
- Galeotti, P.** 1994. Patterns of territory size and defence level in rural and urban tawny owl *Strix aluco* populations. *Journal of Zoology* **234**: 641-658.
- García-Borboruglu, P. & Yoiro, P.** 2004. Effects of microhabitat preferences on kelp gull *Larus dominicanus* breeding performance. *Journal of Avian Biology* **35**: 162-169.

- Gardali, T., Grant, B., Nadav, N. & Goffrey, R.G.** 2000. Demography of a declining population of warbling vireos in coastal California. *The Condor* **102**: 601-609.
- Gill, V.A., Hatch, S.A. & Lanctot, R.B.** 2002. Sensitivity of breeding parameters to food supply in Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis* **144**: 268-283.
- Hennicke, J.C. & Culik, B.M.** 2005. Foraging performance and reproductive success of Humboldt penguins in relation to prey availability. *Marine Ecology Progress Series* **296**: 173-181.
- Hipfner, J.M., Gaston, A.J. & Storey, A.E.** 2001. Nest-site safety predicts the relative investment made in first and replacement eggs by two long-lived seabirds. *Oecologia* **129**: 234-242.
- Hixon, M.A.** 1980. Food production and competitor density as determinants of feeding territory size. *American Naturalist* **115**: 510-530.
- Horsfall, J.A.** 1984a. Brood reduction and brood division in Coots. *Animal Behaviour* **32**: 216-225.
- Horsfall, J.A.** 1984b. Food-supply and egg mass variation in the European Coot. *Ecology* **65**: 89-95.
- Hoyt, D.F.** 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* **96**: 73-77.
- Ifat, L.S., Leshem, Y., Alon, D. & Yom-Tov, Y.** (2004) Causes of population declines of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Israel. *Ibis* **146**: 145-152.
- Immelman, K.** 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. In **D.S. Farner, J.R. King & K.C. Parkes** (eds) *Avian Biology* Vol 1. : Academic Press., New York. pp 342-389.

- Keit, B.S., Tershy, B.R. & Croll, D.A.** 2003. Breeding biology and conservation of the Black-vented Shearwater *Puffinus opisthomelas*. *Ibis* **145**: 673-680.
- Körner, S.** 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany. *International Review of Hydrobiology* **87**: 375-384.
- Lack, D.** 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- López-Sepulcre, A., Kokko, H.** 2005. Territorial defense, territorial size and population regulation. *American Naturalist* **166**: 317-329.
- Lu, X. & Zheng, G.M.** 2003. Reproductive ecology of Tibetan Eared Pheasant *Crossoptilon harmani* in scrub environment, with special reference to the effect of food. *Ibis* **145**: 657-666.
- Maluquer-Maluquer, S.** 1971. La avifauna del Delta del Ebro en primavera-verano. *Volumen especial homenaje a F.Bernis*. pp 191-233.
- Margalida, A., García, D., Bertran, J. & Heredia, R.** 2003. Breeding biology and success of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the eastern Pyrenees. *Ibis* **145**: 244-252.
- Martin, T.E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 453-487.
- Milonoff, M., Poysa, H., Runko, P. & Ruusila, V.** 2004. Brood costs affect future reproduction in the precocial common goldeneye *Bucephala clangula*. *Journal of Avian Biology* **35**: 344-351.
- Norment, C.J.** 1992. Comparative breeding biology of Harris' sparrows and Gambel's white-crowned sparrows in the northwest territories, Canada. *The Condor* **94**: 955-975.
- Perrins, C.M. & Birkhead, T.R.** 1983. Avian Ecology. Blackie, Glasgow & London.

- Romero, R., Guijarro, J.A., Ramis, C. & Alonso, S.** 1998. A 30-years (1964-1993) daily rainfall data base for the Spanish Mediterranean Regions: first exploratory study. *International Journal of Climatology* 18: 541-560.
- Romero, R., Ramis, C. & Guijarro, J.A.** 1999. Daily rainfall pattern in the Spanish Mediterranean Area: objective classification. *International Journal of Climatology* 19: 95-112.
- Schaefer, T., Ledebur, G., Beier, J. & Leisler, B.** 2006. Reproductive responses of two related coexisting songbird species to environmental changes: global warming, competition, and population sizes. *Journal of Ornithology* 147: 47-56.
- Schultz, M.A. & Klomp, N.I.** 2000. Does the foraging strategy of adult short-tailed shearwaters cause obesity in their chicks?. *Journal of Avian Biology* 31: 287-294.
- Silveira, L.F. & Bartmann, W.D.** 2001. Natural history and conservation of brazilian merganser *Mergus octosetaceus* at Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Bird Conservation International* 11: 287-300.
- Simons, L.S. & Martin, T.E.** 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the Cactus Wren. *Ecology* 71: 869-876.
- Smith, T.M. & Shugart, H.H.** 1987. Territory size variation in the ovenbird: the role of habitat structure. *Ecology* 68: 695-704.
- Suárez, S., Balbontin, J. & Ferrer, M.** (2000) Nesting-habitat selection by booted eagles *Hieraetus pennatus* and implications for management. *Journal of Applied Ecology* 37: 215-223.
- Taylor, B. & Van Perlo, B.** 1998. Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World. Pica Press, Sussex.

- Valverde, J.A.** 1960. Vertebrados de las marismas del Guadalquivir. *Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería*. Vol. 9, C.S.I.C.
- Weimerskirch, H., Guillaume, F. & Yves, C.** 1999. Natural and experimental changes in chick provisioning in a long-lived seabird, the Antarctic prion. *Journal of Avian Biology* **30**: 165-174.
- Zharikov, Y. & Skilleter, G.A.** 2004 A relationship between prey density and territory size in non-breeding Eastern Curlews *Numenius madagascariensis*. *Ibis* **146**: 518-521.



**CAPÍTULO III. APROVISIONAMIENTO DE**  
**ALIMENTO A LOS POLLOS**

## RESUMEN

1. La información sobre el comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos puede ser esencial para: (1) explicar la supervivencia de éstos, y (2) evaluar la calidad del territorio de cría en aves. Aquí, se compararon algunos aspectos sobre el aprovisionamiento de alimento a los pollos de focha moruna y común en humedales del sudoeste de España durante las estaciones de cría de 2002 y 2003.
2. Se observó una división de la nidada en todas las parejas estudiadas de ambas especies. Los padres de focha moruna y común normalmente alimentaron a un único pollo cada vez que capturaron el alimento, encontrándose una relación positiva entre el número total de cebas que recibió cada pollo y la frecuencia con la que éstos fueron el pollo más próximo al adulto que capturó el alimento. La tasa de aprovisionamiento de alimento a los pollos fue más baja en 2002 que en 2003 en ambas especies. Aunque en 2003 las fochas moruna y común mostraron una tasa de aprovisionamiento de alimento a sus crías similar, ésta fue más baja en la primera especie en 2002 que la de la segunda.
3. En resumen, las variaciones en las condiciones del hábitat afectaron al comportamiento de aprovisionamiento de las fochas. A pesar de que tanto las fochas moruna y común dividieran la nidada a la hora de aprovisionar alimento a los pollos, el descenso en la calidad del hábitat afectó más negativamente a la primera especie, lo cual puede suponer un serio problema para la conservación de esta especie en España.

## INTRODUCCIÓN

El aprovisionamiento de alimento a los pollos representa una parte muy importante del comportamiento de cuidado parental, y aunque hay algunas excepciones, en aves lo más común es que el macho y la hembra aprovisionen a sus crías (Clutton-Brock 1991). La estrategia, así como la eficiencia con la que ambos alimenten a sus pollos, van a determinar la supervivencia de estos últimos (Brinkhof & Cavé 1997, Bukacinski et al. 1998, Ramos & Pacheco 2003, Hennicke & Culik 2005).

La habilidad de los padres para adquirir alimentos influye en la frecuencia con la que éstos ceban a sus crías (Martin 1987, Amat 1995, Brinkhof & Cavé 1997, Weimerskirch et al. 1999, Schultz & Klomp 2000, Hennicke & Culik 2005). Bajo estas circunstancias, la información sobre el comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos podría ser utilizada como una herramienta para evaluar de una manera indirecta la calidad del hábitat, como por ejemplo la disponibilidad de alimento, dentro del territorio de cría (Ricklefs 1984, Martin 1987, Brinkhof & Cavé 1997, Barlow & Croxall 2002). La calidad del hábitat en los humedales del sudoeste de España probablemente ha disminuido durante los últimos años como consecuencia de las acciones realizadas por el hombre en sus cuencas, lo cual podría estar afectando de forma desigual a las poblaciones de fochas moruna y común en esta región (Amat & Raya 2004). De hecho, en estos humedales se observó que la supervivencia de los pollos de focha moruna fue más baja que la de los de focha común, sugiriéndose que la falta de alimento idóneo para la focha moruna en los humedales podría ser la causa de tales diferencias entre especies (véase capítulo II).

En este escenario, los objetivos de este estudio fueron estudiar: (1) la estrategia de las fochas moruna y común a la hora de aprovisionar con alimento a sus pollos, y (2) el efecto de la variabilidad de las condiciones del hábitat en el comportamiento de aprovisionamiento a los pollos de ambas especies, a través de sus efectos en la tasa con la que los padres alimentan a sus pollos. Aquí, se predijo que la estrategia de las fochas moruna y común para aprovisionar alimento a sus crías estaría afectando a la probabilidad de supervivencia de estas últimas. Si esto fuera así, se esperaría que la estrategia de aprovisionamiento de la focha moruna fuera menos eficiente que la de la focha común, dado los resultados presentados en el capítulo anterior. Se predijo también que la disminución en la calidad del hábitat afectaría más negativamente al comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos en la focha moruna, en cuyo caso se esperaría que los padres de esta especie mostraran una más baja tasa aprovisionando a sus pollos que la focha común, ya que ellos tendrían más dificultades para encontrar alimento. Para comprobar estas dos predicciones, se analizó (1) la frecuencia con la que se alimentó a los pollos dentro de la nidada, (2) cómo se distribuyó el alimento entre los hermanos de una misma nidada, (3) el papel del macho y de la hembra en el aprovisionamiento de los pollos, y (4) las variaciones interanuales del comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos en las fochas moruna y común.

## MÉTODOS

### Métodos de muestreo

El estudio se realizó en los humedales de Medina, Hondilla, Dulce de Zorrilla y Salada de Zorrilla durante 2002 y 2003 (véase capítulo I para información sobre las características de estos humedales).

Se registraron en un microcassette 30 cebas consecutivas dadas por cada uno de los adultos a los pollos de la nidada. Todas las observaciones se realizaron a los pocos días de la eclosión (< 15 días), cuando los pollos de las fochas dependen casi exclusivamente de los padres para alimentarse (Horsfall 1984, Amat 1995), y aparece la mayor tasa de mortalidad entre ellos (Horsfall 1984). En cada observación, se anotó la identidad del pollo que recibió el alimento, la posición de éste dentro de la nidada respecto al adulto que capturó el alimento, y el tiempo que cada adulto invirtió en dar las 30 cebas consecutivas.

Se decidió no marcar a los pollos de las fochas, aunque ello hubiera facilitado el trabajo a la hora de realizar las observaciones en el campo, dado el estatus de protección legal que tiene la focha moruna en España (Amat & Raya 2004). Por lo tanto, y para no equivocar la identidad de los pollos durante las observaciones, se registraron 30 cebas consecutivas dadas a los pollos por uno de los adultos e inmediatamente después se registraron 30 cebas dadas a los pollos por el otro adulto. Y además, en cada observación siempre se tenía contacto visual con todos los pollos de la nidada. Las observaciones en las que no se pudo seguir lo expuesto anteriormente no se consideraron a la hora de realizar los análisis estadísticos. Así, y con estas limitaciones, se estudió el comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos en 23 parejas de focha moruna (cinco parejas

con dos pollos y 18 parejas con más de dos pollos) y en 33 parejas de focha común (10 parejas con dos pollos y 23 parejas con más de dos pollos) durante las temporadas de cría de 2002 y 2003.

Los pollos de una misma nidada se identificaron al transcribir las cintas como pollo a, b, c,..., de acuerdo al número de cebas que éstos recibieron por parte de la hembra. Los machos y las hembras de focha moruna se identificaron por diferencias en sus reclamos (obs. per.) y porque algunos adultos (36) estaban marcados con collares de PVC con códigos alfanuméricos individuales (véanse fotos 1 y 2 del capítulo I). En el caso de la focha común, sólo se realizaron observaciones sobre aquellas parejas donde los machos y las hembras pudieron ser identificados por las diferencias de tamaño existentes en sus escudetes frontales (Horsfall 1984).

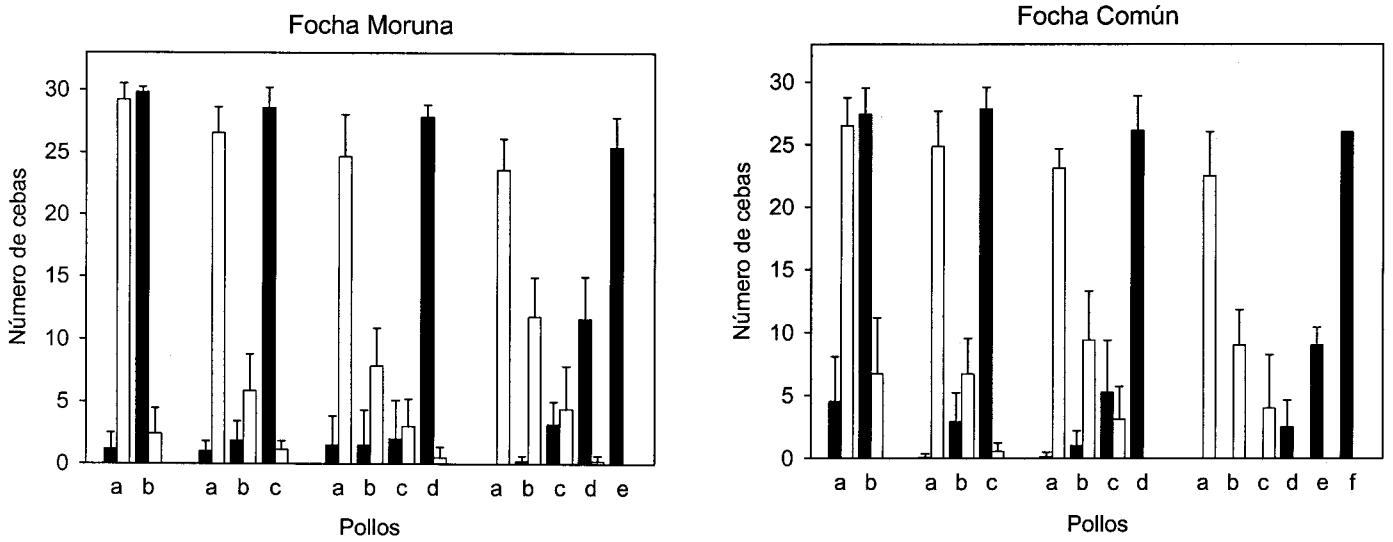
### **Análisis estadísticos**

La manera en la que se repartió el alimento entre los pollos de una misma nidada, se analizó con un análisis de frecuencia  $\chi^2$ . El mismo método se utilizó para comparar el número de cebas que cada pollo recibió por parte de la hembra y del macho. Se utilizó una correlación de Spearman para estudiar la relación entre el número de cebas que un pollo recibió y la frecuencia con la que éste fue el más próximo al adulto que recolectó el alimento. El efecto de especie, sexo, año y sus interacciones sobre el tiempo que invirtieron las fochas adultas en dar 30 cebas consecutivas a sus crías, se estudió con un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías. Todas las interacciones estadísticamente significativas que se obtuvieron en los análisis de varianza se estudiaron, posteriormente, con un análisis de slice para identificar

cual de los factores que presentan la interacción es el que la determinó. Todos los tests estadísticos se realizaron con STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., Tulsa, OK).

## RESULTADOS

Las fochas moruna y común mostraron división de nidada a la hora de aprovisionar alimento a sus pollos (Fig. 3-1). Así, ni el macho ni la hembra dieron el mismo número de cebas a todos los pollos de una misma nidada (en todas las parejas de focha moruna y de focha común  $\chi^2 > 18,5$  y  $P < 0,01$ ). En aquellas nidadas donde sólo había dos pollos, éstos recibieron el mismo número de cebas (en cinco nidadas de focha moruna con dos pollos  $\chi^2 < 0,4$ ,  $P > 0,05$ ; en 10 nidadas de focha común con dos pollos  $\chi^2 < 1,3$ ,  $P > 0,05$ ). Sin embargo, en 17 de las 18 nidadas (94,44%) de focha moruna que se estudiaron y que tenían más de dos pollos, los padres no alimentaron a todas sus crías con la misma frecuencia (en todos los casos;  $\chi^2 > 8,1$ ,  $P < 0,05$ ; Fig. 3-1). Algo similar se observó en el caso de la focha común, donde en 17 de las 23 nidadas (73,91%) que se estudiaron y que tenían más de dos pollos, éstos no recibieron el mismo número de cebas (en todos los casos;  $\chi^2 > 7,2$ ,  $P < 0,05$ ; Fig. 3-1).

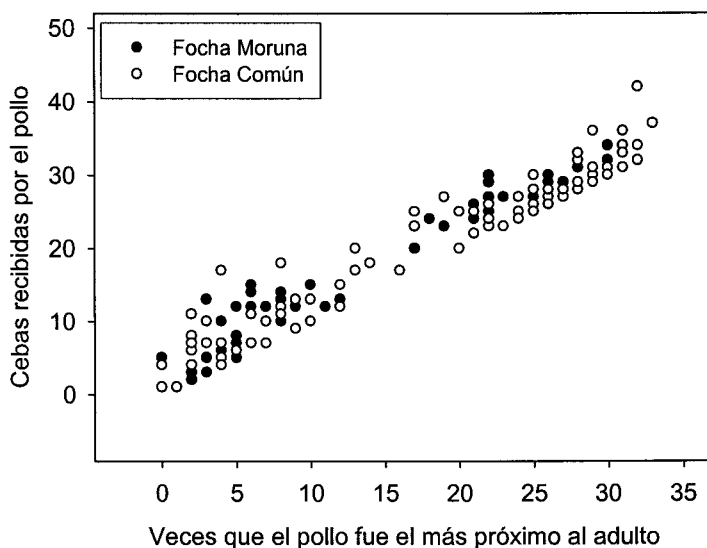


**Figura 3-1.** Distribución del alimento por la hembra y el macho en las nidadas de focha moruna y común con dos pollos (a, b), tres pollos (a, b, c), cuatro pollos (a, b, c, d), cinco pollos (a, b, c, d, e) y seis pollos (a, b, c, d, e, f). Las barras representan el número de cebas (media  $\pm$  d.e.) que recibió cada pollo de la nidada.

Los pollos que más tiempo permanecieron cerca de sus padres fueron aquéllos que más cebas recibieron dentro de la nidada (para la focha moruna en los dos años  $r_s > 0,88$  y  $P < 0,001$ ;  $n = 22$  y  $57$  pollos, en 2002 y 2003, respectivamente; para la focha común en los dos años  $r_s > 0,97$  y  $P < 0,001$ ;  $n = 43$  y  $60$  pollos, en 2002 y 2003, respectivamente. Fig. 3-2.). Aunque, por lo general, cada vez que un adulto recolectó alimento cebó a un único pollo, a veces los padres simultáneamente cebaron a dos crías. Así, por un lado, el porcentaje de cebas múltiples que se observó (media  $\pm$  d.e.) fue del  $5,55 \pm 4,33$  % en 2002 ( $n = 540$  cebas de 9 parejas), y  $21,19 \pm 14,93$  % en 2003 ( $n = 840$  cebas de 14 parejas) en el caso de la focha moruna. Por otro lado, en la focha común ese porcentaje fue  $3,67 \pm 3,52$  %



en 2002 (n = 899 cebas de 15 parejas) y  $17,33 \pm 8,58$  % en 2003 (n = 1077 cebas de 18 parejas).



**Figura 3-2.** Relación entre el número de veces que un pollo fue el más próximo al adulto cuando éste consiguió el alimento y el número de cebas que ese pollo recibió. Nótese que el número de cebas recibidas por cada pollo fue siempre igual o mayor que el número de veces que éste fue el pollo más próximo al adulto.

Se obtuvo una interacción estadísticamente significativa especie \* año sobre el tiempo que los adultos invirtieron en dar 30 cebas consecutivas a los pollos ( $F_{1,98} = 8,4, P = 0,005$ ). El estudio posterior de esta interacción indicó que los adultos de ambas especies invirtieron más tiempo en dar 30 cebas consecutivas sus crías en 2002 que en 2003 ( $F_{1,98} = 38,2, P < 0,001$  y  $F_{1,98} = 7,5, P = 0,007$  en la focha moruna y en la focha común, respectivamente. Tabla 3-1). Sin embargo, mientras en 2002 la focha moruna invirtió más

tiempo que la común en dar 30 cebas consecutivas a sus pollos ( $F_{1,98} = 24,22$ ,  $P < 0,001$ . Tabla 3-1), en 2003 ambas especies invirtieron el mismo tiempo ( $F_{1,98} = 1,95$ ,  $P = 0,166$ . Tabla 3-1). Por otro lado, los machos y las hembras de ambas especies invirtieron el mismo tiempo en dar 30 cebas consecutivas a sus pollos ( $F_{1,98} = 0,01$ ,  $P = 0,906$ . Tabla 3-1).

**Tabla 3-1.** Tiempo (media  $\pm$  d.e.) invertido por el macho y la hembra en dar 30 cebas consecutivas a los pollos en las fochas moruna y común en 2002 y en 2003. El tamaño de muestra se indica entre paréntesis.

	2002	2003
<b>Focha Moruna</b>		
Hembra	8,55 $\pm$ 2,04 min. (9)	6,17 $\pm$ 0,87 min. (14)
Macho	8,87 $\pm$ 2,52 min. (9)	6,12 $\pm$ 0,83 min. (14)
<b>Focha Común</b>		
Hembra	6,32 $\pm$ 0,47 min. (13)	5,81 $\pm$ 0,97 min. (17)
Macho	6,35 $\pm$ 0,50 min. (13)	5,95 $\pm$ 1,23 min. (17)

## DISCUSIÓN

Los pollos de las fochas moruna y común son nidífugos, abandonando el nido a las pocas horas de nacer, y permanecen al cuidado de sus padres hasta que alcanzan, aproximadamente, los 60 días de edad (Cramp & Simmons 1980, Horsfall 1984, Amat 1995, Taylor & Van Perlo 1998). Durante este período de tiempo las fochas adultas, además de ofrecer protección a la nidada frente a posibles predadores, participan en la alimentación de sus crías, y aunque estas últimas pueden alimentarse también del alimento

que obtienen por ellas mismas a medida que crecen (véase, Horsfall 1984, Amat 1995), en los primeros días tras la eclosión depende totalmente de sus progenitores para conseguir alimento (Horsfall 1984). Por tanto, y al igual que ocurre en otras especies de aves (véase, por ejemplo, Bukacinski et al. 1998, Ramos & Pacheco 2003, Hennicke & Culik 2005), la estrategia de las fochas adultas para aprovisionar alimento a sus crías podría determinar la probabilidad de supervivencia de estas últimas, sobre todo en esos primeros días de vida (véase Horsfall 1984).

Durante este estudio se observó que la división de nidada fue la estrategia que siguieron las fochas moruna y común para aprovisionar alimento a sus crías en los humedales del sudoeste de España. Esta estrategia ya la documentó Dean (1980) en Sudáfrica para la primera especie, y Horsfall (1984) en el Reino Unido para la segunda. Aunque aquí no se pudo comparar entre parejas con o sin división de nidada, esta estrategia afecta, probablemente, de forma positiva al éxito de la reproducción de las fochas. Por un lado, impediría que una sola cría acaparase todo los recursos que los padres pudieran aportar a la nidada (véase, por ejemplo, Moreno 1984, Harper 1985, Lessells 2002). En este caso en particular son al menos dos pollos los que obtienen la mayor parte del alimento que recolectan los padres, uno por cada grupo en los que se divide la nidada. Y además, también se reduciría, probablemente, el riesgo de que los pollos fueran predados (véase, por ejemplo, Harper 1985, Lessells 2002), ya que cada focha adulta tendría menos pollos a su cargo.

La agresividad entre hermanos dentro de las nidadas de fochas es muy baja (Dean 1980, Horsfall 1984, Lyon et al. 1994), y de hecho en este estudio no se observaron episodios de violencia entre hermanos de una misma nidada en ninguna de las dos especies.

Sin embargo, se observó que cuando un adulto cuidaba a más de un pollo, estos últimos no recibieron la misma cantidad de alimento por parte de sus padres, y siempre el pollo que más alimento recibió fue aquél que más veces se encontró al lado del adulto cuando éste obtuvo el alimento. Es de preveer, por tanto, que las fochas adultas pudieron controlar el reparto de alimento dentro de la nidada mostrando, probablemente, preferencia por algunos pollos concretos. De hecho, Horsfall (1984) observó que los padres de focha común agredieron a algunas de sus crías cuando éstas les solicitaban alimento, y Lyon et al. (1994) observaron que en las nidadas de focha americana, *Fulica americana*, los padres alimentaron a sus crías atendiendo a determinados rasgos morfológicos de éstas.

La falta de comida en el área de cría disminuye la eficiencia de forrajeo de los padres, influyendo negativamente en la tasa con la que estos ceban a sus crías (Martin 1987, Amat 1995, Brinkhof & Cavé 1997, Ifat et al. 2004). Por tanto, diferencias en la disponibilidad de alimento en los humedales del sudoeste de España entre 2002 y 2003 podrían explicar el hecho de que los padres de focha moruna y común invirtieran más tiempo en ese primer año en dar 30 cebas a sus pollos que en el segundo. El principal alimento de las fochas adultas son los macrófitos acuáticos sumergidos (Cramp & Simmons 1980, Fairall 1981, Taylor & Van Perlo 1998, Amat & Raya 2004), y aunque aquí no se obtuvieron datos sobre la abundancia de estas plantas en los humedales del sudoeste de España, los macrófitos fueron, probablemente, más abundantes y de mejor calidad nutritiva para las aves en estos humedales en 2003, cuando el nivel de agua fue mayor (véase capítulo I), que en 2002, ya que el mayor o menor nivel de agua en un humedal puede, respectivamente, alargar o acortar el ciclo de vida de un macrófito, así como aumentar o reducir su calidad nutritiva (Montes et al. 1982, Strand & Weisner 2001, Körner 2002). De esta manera la eficiencia de

forrajeo de las fochas moruna y común sería mayor en 2003 (véase capítulo V). Aunque los pollos de las fochas son alimentados en gran medida de materia animal durante sus primeros días de vida (fundamentalmente pequeños invertebrados acuáticos; véase Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998), el hecho de que las fochas adultas tuvieran que invertir más tiempo en 2002 en su propia alimentación que en 2003, permitiría que en este último año las fochas dispusiesen de más tiempo para capturar pequeños invertebrados acuáticos con los que alimentar a sus crías. En 2003 los padres de ambas especies invirtieron el mismo tiempo en dar 30 cebas a sus pollos, sin embargo, en 2002 los padres de focha moruna invirtieron más que los de focha común. Por tanto, y asumiendo que la disponibilidad de alimento en los humedales estudiados fue mayor en 2003 (véase arriba), estos resultados sugieren que el descenso en la calidad del hábitat afectó más negativamente al comportamiento de aprovisionamiento de la focha moruna que aquél de la focha común.

En resumen, aunque las variaciones en las condiciones del hábitat afectaron el comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos de ambas especies, el descenso en la calidad del hábitat afectó más negativamente a este comportamiento en la focha moruna. Bajo este escenario, el descenso en la calidad del hábitat que se está produciendo en los humedales del sudoeste de España, como consecuencia del desarrollo de la agricultura que está teniendo lugar en las cuencas de los humedales (Amat & Raya 2004), puede suponer un serio problema para la conservación de la focha moruna en España, ya que las diferencias observadas entre especies en la supervivencia de los pollos en los humedales del sudoeste de España (véase capítulo II), probablemente se deban a las

diferencias encontradas entre sus comportamientos de aprovisionamiento de alimento a los pollos como sugieren los resultados de este estudio.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amat, J.A.** 1995. Parent-offspring feeding relationship of coots (*Fulica atra*) in a varying environment. *Behaviour* **132**: 519-527.
- Amat, J.A. & Raya, C.** 2004. Focha Moruna *Fulica cristata*. In **Madroño, A., González, C. & Atienza, J.C.** (eds) Libro Rojo de las Aves de España: 199-202. Dirección General para la Biodiversidad- SEO/Birdlife, Madrid.
- Barlow, K.E. & Croxall, J.P.** 2002. Provisioning behaviour of Macaroni Penguins *Eudyptes chrysolophus*. *Ibis* **144**: 248-258.
- Brinkhof, M.W.G. & Cavé, A.J.** 1997. Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European Coot. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**: 291-296.
- Bukacinski, D., Bukacinska, M. & Apaans, A.L.** 1998. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*. *Ibis* **140**: 422-430.
- Clutton-Brock, T.H.** 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1980. The birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press: Oxford.
- Dean, W.R.J.** 1980. Brood division by redknobbed coot. *Ostrich* **51**: 125-126.
- Fairall, N.** 1981. A study of the bioenergetics of the Redknobbed Coot *Fulica cristata* on a South African estuarine lake. *South African Journal Wildlife Research* **11**: 1-4.
- Harper, D.G.C.** 1985. Brood division in robins. *Animal Behaviour* **33**: 466-480.

- Hennicke, J.C. & Culik, B.M.** 2005. Foraging performance and reproductive success of Humboldt penguins in relation to prey availability. *Marine Ecology Progress Series* **296**: 173-181.
- Horsfall, J.A.** 1984. Brood reduction and brood division in Coots. *Animal Behaviour* **32**: 216-225.
- Ifat, L.S., Leshem, Y., Alon, D. & Yom-Tov, Y.** (2004) Causes of population declines of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Israel. *Ibis* **146**: 145-152.
- Körner, S.** 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany. *International Review of Hydrobiology* **87**: 375-384.
- Lessells, C.M.** 2002. Parentally-biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **357**: 381-403.
- Lyon, B.E., Eadie, J.M. & Hamilton, L.D.** 1994. Parental choice selects for ornamental plumage in American coot chicks. *Nature* **371**: 241-243.
- Martin, T.E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:453-487.
- Montes, C., Amat, J.A. & Ramírez-Díaz, L.** 1982. Ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (SW España). II. Variación estacional de las características físico-químicas y biológicas de las aguas. *Studia Oecológica* **3**:159-180.
- Moreno, J.** 1984. Parental care of fledged young, division labor, and development of foraging techniques in the northern wheather *Oenanthe oenanthe*. *Auk* **101**: 741-752.



- Ramos, J.A. & Pacheco, C.** 2003. Chick growth and provisioning of surviving and nonsurviving white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*). *Wilson Bulletin* **115**: 414-422.
- Ricklefs, R.E.** 1984. Meal sizes and feeding rates of christmas shearwaters and phoenix petrels on Christmas Island, central Pacific Ocean. *Ornis Scandinavica* **15**: 16-22.
- Schultz, M.A. & Klomp, N.I.** 2000. Chick-provisioning behaviour of two shearwaters breeding in south-eastern Australia. *Austral Ecology* **25**: 319-326.
- Strand, J.A & Weisner, S.E.B.** 2001. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriolillum spicatum*). *Journal of Ecology* **89**: 166-175.
- Taylor, B. & Van Perlo, B.** 1998. Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World. Pica Press, Sussex.
- Weimerskirch, H., Guillaume, F. & Yves, C.** 1999. Natural and experimental changes in chick provisioning in a long-lived seabird, the Antarctic prion. *Journal of Avian Biology* **30**: 165-174.

**CAPÍTULO IV. EVALUACIÓN DE DIFERENTES**

**ACCIONES DE MANEJO SOBRE LA**

**POBLACIÓN DE FOCHA MORUNA**

## RESUMEN

1. Conocer cómo los diferentes estados del ciclo de vida de una especie afectan a la tasa de crecimiento de su población ( $\lambda$ ) es crucial para comprender y manejar, cuando sea necesario, la dinámica de su población. Aquí se estudió que acciones de manejo serían las más apropiadas para asegurar la persistencia de la focha moruna en el sudoeste de España, para lo cual se desarrolló una versión determinista de un modelo matricial de poblaciones, usando datos de la población de focha moruna de esta región durante el período 1999-2004. Y posteriormente, se desarrolló un modelo en el que se introdujeron los procesos de estocasticidad ambiental y demográfica para evaluar la probabilidad de extinción de la población de focha moruna en el sudoeste de España ante los diferentes escenarios de manejo que se simularon.
2. La tasa de crecimiento de la población fue  $\lambda = 0,924 \pm 0,076$ . El límite superior con una confianza del 95% fue 1,0764, por lo que la estima de  $\lambda$  para la población de focha moruna no difirió significativamente de aquella de una población estable ( $\lambda = 1$ ). Los análisis de sensibilidad indicaron que  $\lambda$  fue más sensible a cambios en los valores de la supervivencia de los adultos, seguido por la supervivencia de los jóvenes, supervivencia de los pollos, tamaño de nidada, proporción de adultos que intentan criar y por último el número de huevos por adulto.
3. Utilizando el valor medio de  $\lambda$ , la probabilidad de extinción de esta población fue de más del 90 % en 20 años. Sin embargo, reduciendo la mortalidad de los adultos en un 20% la probabilidad de extinción de la población en 20 años se redujo al 65 %. El hecho de mantener sueltas anuales de jóvenes de focha moruna nacidas en cautividad

fue la única acción de manejo que garantizaría la persistencia de la especie en el sudoeste de España.

## INTRODUCCIÓN

En el caso de que una especie tenga problemas de conservación, conocer los efectos que tienen los diferentes estados de su ciclo de vida sobre la tasa de crecimiento de su población ( $\lambda$ ) puede ser crucial para asegurar su persistencia, y los modelos de dinámica de poblaciones son una buena opción para estudiar de una forma clara y sencilla dichos efectos (Caswell 2001). Hoy en día, estos modelos se han convertido en una herramienta esencial para estudiar o conocer la viabilidad de la población para muchas especies de interés (Caswell 2001, Beissinger et al. 2006), y buena prueba de ello es que cada vez estos modelos son más utilizados en estudios de conservación (véase, por ejemplo, Hiraldo et al. 1996, Morales et al. 2005, Beissinger et al. 2006).

A través de los análisis de sensibilidad vamos a poder identificar que rasgos de la historia de vida de una especie (por ejemplo, fecundidad, tasa de supervivencia de los adultos, tasa de supervivencia de los jóvenes, etc.) influye más sobre la tasa de crecimiento de su población  $\lambda$  (Wisdom et al. 2000, Caswell 2001). Este tipo de información puede ser de gran valor desde un punto de vista de la conservación, ya que el éxito o el fracaso de una estrategia de conservación, que se elabore para asegurar la persistencia de una especie determinada, dependerá de las decisiones que se tomen sobre el tipo de medidas de manejo que se tienen que ejecutar, y de donde se tienen que ejecutar dichas medidas. Así, por

ejemplo, si resulta que para una especie determinada la probabilidad de supervivencia de los adultos es el rasgo de su historia de vida que más afecta a  $\lambda$ , las medidas de conservación que se plantearan deberían ir enfocadas a aumentar la probabilidad de supervivencia de los ejemplares adultos de la especie.

Durante los últimos años, se han ejecutado planes de conservación para algunas aves acuáticas en el sudoeste de España, como es el caso de la malvasía cabeciblanca *Oxyura leucocephala* o el calamón común *Porphyrio porphyrio*, que han resultado ser altamente exitosos. Con la focha moruna, se están llevando a cabo medidas de manejo similares a las realizadas con las dos especies anteriormente mencionadas, sin embargo, estas medidas no están dando los resultados deseados. Bajo estas circunstancias, surgen preguntas sobre la estrategia que se está llevando a cabo para la conservación de la focha moruna en el sudoeste de España, como: ¿son correctas las medidas de manejo que actualmente se están realizando para la conservación de esta especie?, y si son correctas ¿son suficientes estas medidas para asegurar la persistencia de la especie en esta región?. Por lo tanto, y para intentar responder a estas preguntas, sería de gran utilidad poder simular diferentes escenarios de manejo para la focha moruna y estudiar las respuestas de esta especie en cada uno de ellos.

En este estudio, y usando datos demográficos de la población de focha moruna del sudoeste de España pertenecientes al período de tiempo 1999-2004, primero se realizó una versión determinista de un modelo matricial de poblaciones para calcular la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ) de la población de focha moruna en el sudoeste de España, su error estándar, y la sensibilidad de  $\lambda$  a posibles cambios en los valores de los diferentes parámetros del modelo (Caswell 2001). Posteriormente, se desarrolló un modelo

matemático en el que se introdujeron los procesos de estocasticidad ambiental y demográfica para estimar la probabilidad de extinción de la población de focha moruna en el sudoeste de España (Akçakaya 2000, Caswell 2001, Beissinger et al. 2006), y así poder evaluar la probabilidad de extinción de esta población ante diferentes medidas de manejo. Con este estudio se pretendía identificar que estrategias maximizarían la conservación de la focha moruna en el sudoeste de España.

## MÉTODOS Y RESULTADOS

### Descripción del modelo matricial de la población

El objetivo de un modelo matricial de poblaciones es poder proyectar la población de una especie desde el tiempo  $t$  hasta el tiempo  $t + 1$  (Leslie 1945, Caswell 2001, Beissinger et al. 2006), de tal manera que esta proyección puede ser expresada, convenientemente, como:

$$N_{t+1} = M * N_t$$

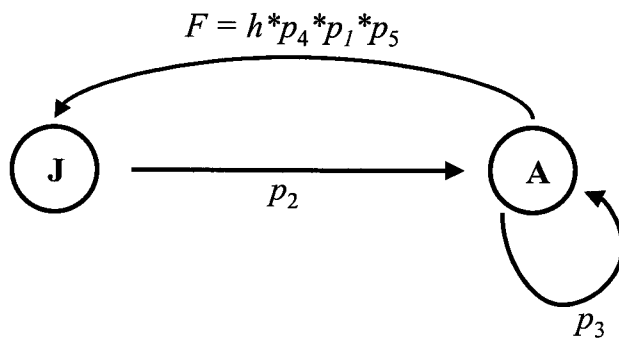
donde  $M$  es la matriz de proyección de la población en la que se introducen datos de fecundidad y tasas de supervivencia de cada estado o clase de edad de la población (Caswell 2001). Y donde  $N_t$  es un vector en el que se refleja la abundancia de los individuos pertenecientes a cada estado o clase de edad dentro de la población.

En el caso particular de este estudio, se dividió a la población de focha moruna en dos clases de edad para desarrollar el modelo matricial (Fig. 6-1): juveniles (> 60 días de edad) y adultos (1ª estación de reproducción tras el nacimiento). Las observaciones de campo realizadas durante este estudio indicaron que las fochas morunas suelen criar al siguiente

año tras su nacimiento. Por lo tanto, y teniendo en cuenta esta información el modelo matricial tomó la forma:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{J} \\ \mathbf{A} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & F \\ p_2 & p_3 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} \mathbf{J} \\ \mathbf{A} \end{pmatrix}_t$$

donde  $\mathbf{J}_{t+1}$  es el número de juveniles de focha moruna que hay en el tiempo  $t + 1$ ;  $\mathbf{A}_{t+1}$  es el número de adultos de focha moruna que hay en el tiempo  $t + 1$ ;  $p_2$  es la tasa de supervivencia de los juveniles;  $p_3$  es la tasa de supervivencia de los adultos; y  $F = h * p_1 * p_4 * p_5$  es la fecundidad de los adultos (véase abajo).



**Figura 6-1.** Ciclo de vida para la focha moruna: J = juveniles; A = adultos;  $h$  = número medio de huevos por individuo;  $p_1$  = tasa de supervivencia de los pollos;  $p_2$  = probabilidad de que un juvenil llegue a adulto reproductor;  $p_3$  = probabilidad de que un adulto en  $t$  sobreviva en  $t+1$ ;  $p_4$  = probabilidad de que un huevo llegue a pollo;  $p_5$  = proporción de adultos de la población que intentan criar.

### **Estimación de parámetros demográficos**

#### Fecundidad (parámetro $h \cdot p_4 \cdot p_5 \cdot p_1$ )

La fecundidad de las fochas adultas ( $F$ ) se estimó mediante el producto de otros cuatro parámetros: ( $h$ ) número medio de huevos por adulto \* ( $p_4$ ) tamaño de nidada o éxito de eclosión \* ( $p_1$ ) probabilidad de supervivencia de los pollos \* ( $p_5$ ) proporción de adultos que crían dentro de la población. Cada uno de estos parámetros se calculó para los años 2002, 2003 y 2004 (Tabla 6-1). El número medio de huevos por adulto se estimó como el número de huevos por puesta dividido entre los dos adultos de la pareja. El tamaño de nidada o éxito de eclosión se estimó como la proporción entre el número de pollos (< 6 días de edad) por puesta que se observó nadando junto a los adultos y el número de huevos que comprendía dicha puesta. La tasa de supervivencia de los pollos se estimó a partir de los datos obtenidos durante el seguimiento de la estación de reproducción de la focha moruna en humedales del sudoeste de España durante 2002, 2003 (véanse resultados más detallados para estos dos años en capítulo II), y 2004. Para cada uno de estos años, este parámetro se estimó como el número de pollos por nidada que llegó al estado juvenil (Tabla 6-1). La proporción de adultos de la población que intentó criar se estimó como el número total de fochas implicadas en tareas de reproducción dentro de la población dividido por el número total de fochas observadas durante la estación de cría.



**Tabla 6-1.** Valor medio ( $\pm$  d.e.) del número medio de huevos por adulto ( $h$ ), del tamaño de nidada o éxito de eclosión ( $p_4$ ), y de probabilidad de supervivencia de los pollos ( $p_1$ ) para la focha moruna en 2002, 2003 y 2004. También, se muestra la proporción de adultos de la población de focha moruna que intentó criar ( $p_5$ ) en esos mismos años.

	Media	d.e.	$n^*$
<b>Parámetro <math>h</math></b>			
2002	2,92	0,64	13
2003	2,90	0,64	31
2004	2,77	0,73	13
<b>Parámetro <math>p_4</math></b>			
2002	0,42	0,17	13
2003	0,68	0,22	31
2004	0,70	0,26	13
<b>Parámetro <math>p_1</math></b>			
2002	0,37	0,45	13
2003	0,58	0,32	31
2004	0,56	0,30	13
<b>Parámetro <math>p_5</math></b>			
2002	0,69	-	-
2003	0,65	-	-
2004	0,67	-	-

\* Número de nidadas

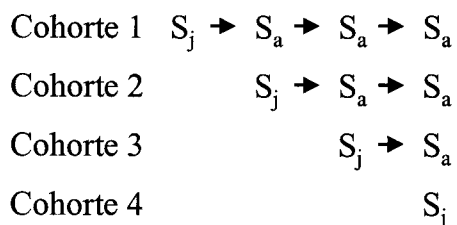
### Probabilidades de supervivencia de jóvenes y adultos (parámetros $p_2$ y $p_3$ )

Debido al estatus de conservación de la focha moruna en España, y como ya se mencionaba en los métodos del capítulo III, los juveniles de esta especie no pudieron ser marcados. Por lo tanto, para poder tener alguna estima sobre la tasa de supervivencia de los juveniles de focha moruna en los humedales del sudoeste de España, se utilizó la base de datos de individuos nacidos en cautividad, dentro del programa de reintroducción de la

especie llevado a cabo por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, y que posteriormente eran liberados al medio natural como jóvenes marcados con collares de PVC. Quizás por ello, las estimas sobre la supervivencia de los juveniles que se obtuvieron en este estudio podrían estar un poco infladas. Para este estudio, se utilizaron los datos de un total de 179 fochas liberadas entre 1999 y 2003, y que fueron controladas hasta 2004 (Tabla 6-2). La misma base de datos se utilizó para obtener una estima sobre la tasa de supervivencia de ejemplares de fochas morunas adultas.

**Tabla 6-2.** Historia de vida para las fochas morunas nacidas en cautividad y liberadas como jóvenes marcados con collar de PVC en humedales andaluces desde 1999 hasta 2003, y controlados hasta 2004.

Historia de vida	Número de individuos
100000	11
110000	1
100010	1
111110	1
010000	10
010100	1
011000	1
010111	1
001000	18
001110	5
001100	9
001111	5
000100	53
000110	17
000111	11
000010	30
000011	4



**Figura 6-2.** Matriz de probabilidad de supervivencia en un modelo de cohortes con dos clases de edad, juveniles (**j**) y adultos (**a**).  $S_j$  hace referencia a la supervivencia de los juveniles en cada cohorte (o suelta), y  $S_a$  hace referencia a la supervivencia de los adultos.

Se utilizó un modelo Cormack-Jolly-Seber (CJS) para estimar las tasas de supervivencia de juveniles y adultos (Lebreton et al. 1993). Los tests 2 y 3 calculados con el programa RELEASE se usaron para comprobar el ajuste de los datos al modelo inicial ( $S_t, P_t$ ), donde la tasa de supervivencia ( $S$ ) así como la probabilidad de recaptura ( $P$ ) fueron tiempo ( $t$ ) dependientes. En este caso, la bondad de ajuste para el modelo ( $S_t, P_t$ ) no fue rechazada (Test 2 + Test 3, programa RELEASE  $\chi^2_9 = 12,98$   $P = 0,163$ ). Posteriormente, se utilizó el programa MARK para: (1) fijar diferentes escenarios dentro de un modelo de cohortes en el que se contaba con dos clases de edad (juveniles y adultos; Fig. 6-2), y (2) calcular la bondad de ajuste de cada uno de ellos. En el modelo se asumió que cada año de suelta representó una cohorte de fochas. Por lo tanto, **cohorte 1** serían las fochas liberadas en 1999, **cohorte 2** serían las fochas liberadas en 2000,....., **cohorte 5** serían las fochas liberadas en 2003. En cada cohorte la probabilidad de sobrevivir del paso 0 (liberación de los individuos como juveniles) al paso 1 (siguiente estación de reproducción tras su

nacimiento) se consideró como la supervivencia de los juveniles, y la probabilidad de sobrevivir del paso 1 en adelante como la supervivencia de los adultos (Fig. 6-2).

<b>a</b>		<b>b</b>	
Cohorte 1	1 → 2 → 2 → 2 → 2	Cohorte 1	1 → 6 → 6 → 6 → 6
Cohorte 2	1 → 2 → 2 → 2	Cohorte 2	2 → 6 → 6 → 6
Cohorte 3	1 → 2 → 2	Cohorte 3	3 → 6 → 6
Cohorte 4	1 → 2	Cohorte 4	4 → 6
Cohorte 5	1	Cohorte 5	5
<b>c</b>		<b>d</b>	
Cohorte 1	1 → 6 → 7 → 8 → 9	Cohorte 1	1 → 2 → 3 → 4 → 5
Cohorte 2	2 → 7 → 8 → 9	Cohorte 2	1 → 3 → 4 → 5
Cohorte 3	3 → 8 → 9	Cohorte 3	1 → 4 → 5
Cohorte 4	4 → 9	Cohorte 4	1 → 5
Cohorte 5	5	Cohorte 5	1

**Figura 6-3.** Matrices de probabilidad de supervivencia para las cuatro combinaciones examinadas de tiempo-dependencia en la supervivencia tanto de juveniles como de adultos. **a)** supervivencia de juveniles y adultos constante en el tiempo. **b)** supervivencia de juveniles tiempo dependiente y supervivencia de adultos constante en el tiempo. **c)** supervivencia de juveniles y de adultos tiempo dependientes. **d)** supervivencia de juveniles constante en el tiempo y supervivencia de adultos tiempo dependiente.

**Tabla 6-3.** Modelos de supervivencia potenciales para los juveniles y los adultos de focha moruna en los humedales del sudoeste de España. El modelo que mejor ajustó con los datos disponibles (menor AIC) se resalta en negritas.

Modelo	np*	AIC	desviación
$S_{(a2-t)}P_{(t)}^1$	13	401,21	25,97
$S_{(a2-t)}P_{(t)}^2$	11	396,89	26,09
<b><math>S_{(a2-t)}P_{(t)}^3</math></b>	<b>7</b>	<b>393,28</b>	<b>31,15</b>
$S_{(a2-t)}P_{(t)}^4$	10	395,72	27,12

<sup>1</sup> modelo **c** en la figura 6-3. <sup>2</sup> modelo **b** en la figura 6-3. <sup>3</sup> modelo **a** en la figura 6-3. <sup>4</sup> modelo **d** en la figura 6-3. (\*) Número de parámetros que estimó el modelo

Se examinaron varias combinaciones de tiempo-dependencia tanto en la supervivencia de los juveniles, como en la de los adultos, asumiendo siempre que la probabilidad de recaptura de un individuo fue dependiente en el tiempo (Fig. 6-3), ya que no siempre hubo el mismo número de personas para la realización de los censos. Se utilizó el AIC (Akaike's Information Criterion) para seleccionar cuál de los diferentes modelos examinados fijaba mejor, es decir cuál era el más parsimonioso con los datos disponibles. Se consideró que el modelo con el AIC más bajo fue el más parsimonioso, y por lo tanto fue el que se utilizó para estimar la probabilidad de supervivencia tanto de los juveniles como de los adultos de focha moruna (Tabla 6-3). En este estudio, el modelo más parsimonioso fue aquél en el que la supervivencia tanto de jóvenes como de adultos fue constante en el tiempo (Tabla 6-3). Así, se obtuvo una tasa de supervivencia para los jóvenes de 0,44 y una tasa de supervivencia para los adultos de 0,65.

### Parámetros utilizados en el modelo de la población

**Tabla 6-4.** Parámetros demográficos utilizados en el modelo de la población de focha moruna en los humedales del sudoeste de España.

Parámetro	Media	d.e.
$h$	2,86	0,08
$p_1$	0,50	0,12
$p_2$	0,44	-
$p_3$	0,65	-
$P_4$	0,60	0,16
$P_5$	0,67	0,02

$h$  = número de huevos por adulto;  $p_1$  = supervivencia de los pollos;  $p_2$  = supervivencia de los juveniles;  $p_3$  = supervivencia de los adultos;  $p_4$  = tamaño de nidada o éxito de eclosión;  $p_5$  = proporción de adultos que intentó criar.

### Proyección de la población

Utilizando el programa ULM (Unified Life Models) y de acuerdo a la matriz de proyección de la población de focha moruna que se estudió (véase arriba), la tasa de crecimiento para dicha población fue  $\lambda = 0,924$ . La distribución de edad en el estado estable de la población ( $w$ ) fue dominada por los pollos (0,42 pollos; 0,35 adultos; 0,23 juveniles), mientras que el valor reproductivo ( $v$ ), es decir, la clase de edad que aporta más a la tasa de crecimiento de la población ( $\lambda$ ), fue dominado por los adultos (0,58 adultos; 0,27 juveniles; 0,15 pollos).

### Límites de confianza de $\lambda$

Primero, se calculó la varianza de  $\lambda$  para calcular los límites de confianza de  $\lambda$ , siguiendo la siguiente ecuación (Lande 1988):

$$\sigma_{\lambda}^2 = \Sigma (\text{sensibilidad de } \pi)^2 * \sigma_{\pi}^2$$

donde  $\pi$  representa a cada uno de los parámetros del modelo (por ejemplo,  $h$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$ ,  $p_4$ ,  $p_5$ ), y  $\sigma_{\pi}^2$  es la varianza de  $\pi$  estimada de  $N_{\pi}$  individuos de la población (Kendall & Stuart 1977).

Posteriormente, se calculó el error estándar de  $\lambda$  como la raíz cuadrada de  $\sigma_{\lambda}^2$  (Lande 1988). Así, el error estándar de  $\lambda$  para la población de focha moruna en el sudoeste de España fue  $\sigma_{\lambda} = 0,0762$ . De tal manera que el límite superior de  $\lambda$  con una confianza del 95% fue 1,0764, por lo que la estima de  $\lambda$  para esta población no difirió significativamente de aquella que tendría una población estable ( $\lambda = 1$ ).

### **Análisis de sensibilidad y elasticidad**

La sensibilidad de  $\lambda$  respecto a los cambios en los valores de los diferentes parámetros demográficos, que puede ser medida tanto en términos absolutos (**sensibilidad**), como en términos relativos (**elasticidad**), nos va a indicar que parámetros tienen un mayor impacto sobre la tasa de crecimiento de la población (Lande 1988, Caswell 2001). En este estudio, el análisis de sensibilidad (Tabla 6-5) indicó que los cambios, tanto absolutos como relativos, en la supervivencia de las fochas adultas tuvieron los mayores impactos en la tasa de crecimiento de la población de focha moruna.

**Tabla 6-5.** Sensibilidad y elasticidad de  $\lambda$  a los diferentes parámetros demográficos de la población de focha moruna

<b>Parámetro</b>	<b>Sensibilidad</b>	<b>Elasticidad</b>
<i>h</i>	0,074	0,229
<i>p</i> <sub>1</sub>	0,422	0,229
<i>p</i> <sub>2</sub>	0,480	0,229
<i>p</i> <sub>3</sub>	0,771	0,543
<i>p</i> <sub>4</sub>	0,352	0,229
<i>p</i> <sub>5</sub>	0,315	0,229

### **Simulación de diferentes escenarios de manejo**

Se desarrolló un modelo para estimar la probabilidad de extinción de la población de focha moruna en el sudoeste de España en el que se tuvo en cuenta el proceso de estocasticidad ambiental, ya que las características del clima Mediterráneo que predominan en la mayor

parte del sudoeste de España (Romero et al. 1998, 1999), junto con las características de los humedales de esta región (Amat 1984, Moreira & Montes 2005; véase también capítulo I), hacen que las condiciones ambientales sean el principal factor que determina la calidad del hábitat disponible para la focha moruna en el sudoeste de España (Fernández-Palacios & Raya 1991, Amat & Raya 2004; véase también Capítulo II). Y además, se tuvo en cuenta el proceso de estocasticidad demográfica, ya que posibles cambios en las transiciones del ciclo de vida de la focha moruna pueden tener efectos muy importantes dado el pequeño tamaño de la población de esta especie en el sudoeste de España (Shaffer 1981, Legendre et al. 1999, Heppell et al. 2000, Caswell 2001, Beissinger et al. 2006). Este modelo se estudió mediante simulaciones de Monte Carlo.

En el modelo, la población de focha moruna en un tiempo  $t$  se estimó como:

$$n_t = A + J$$

donde  $A$  es el número de adultos y  $J$  es el número de jóvenes. El número de adultos se introdujo en el modelo como:

$$A = \text{Binomf}(A, p_3) + \text{Binomf}(J + k, p_2)$$

donde  $p_3$  es la probabilidad de supervivencia de un adulto,  $k$  hace referencia al número de fochas morunas jóvenes que nacen en cautividad y se liberan al medio natural (véase abajo), y  $p_2$  es la probabilidad de que un juvenil alcance la edad adulta. Por otro lado, el número de jóvenes se introdujo en el modelo como:

$$\text{Poissonf}(J, f)$$

donde  $f$  es la fecundidad (véase arriba).

El parámetro  $k$  fue introducido en el modelo como una constante ( $k = 36$  que fue el valor medio de las sueltas de fochas realizadas entre 1999 y 2003). El parámetro  $h$  fue



introducido como una variable aleatoria con una distribución normal, y los parámetros  $p_1$ ,  $p_4$  y  $p_5$  fueron introducidos como variables aleatorias con una distribución beta, ya que estos parámetros al ser probabilidades variaron entre 0 y 1 (ULM 4.1).

Las diferentes estrategias de manejo, que podrían ser aplicadas para la conservación de la focha moruna en el sudoeste de España, fueron evaluadas a través de sus efectos en la probabilidad de extinción de la población de esta especie que había en 2003 en los humedales del Bajo Guadalquivir (véanse capítulos I y II). El número de ejemplares de focha moruna adultas que se censaron en esta región representó alrededor del 45% del total de la población de focha moruna censada en el sudoeste de España durante la temporada de reproducción de ese año (fochas morunas adultas censadas en la población del Bajo Guadalquivir 86, fochas morunas adultas censadas en todo el sudoeste de España 195). Los escenarios de manejo fueron simulados 10000 veces, y cada simulación fue de 25 años de duración.

### Sin manejo

Con los actuales valores de los diferentes parámetros de la población de focha moruna en el sudoeste de España, la probabilidad de extinción de esta población supera el 90% en 20 años (Fig. 6-4).

### Reducción de la mortalidad de los adultos

De acuerdo a los análisis de sensibilidad, la supervivencia de las fochas adultas fue el parámetro con un mayor impacto en  $\lambda$ . El éxito de un plan de manejo que se fundamente en un único parámetro de la historia de vida de una especie dependerá de dos cosas: 1) de sí el

parámetro en cuestión, dentro de la población que se está estudiando, está alterado respecto al mismo parámetro de una población mejor conservada, y 2) de sí el parámetro es flexible al manejo del hombre. Respecto al primer punto, no se disponen de datos sobre la supervivencia de fochas morunas adultas en una población mejor conservada. Sin embargo, y aunque son pocos los ejemplares que se han podido recuperar, si que se dispone de alguna información sobre mortandad de fochas morunas adultas en los humedales del sudoeste de España (Tabla 6-6).

**Tabla 6-6.** Causas de mortandad en los ejemplares de focha moruna recuperados en los humedales del sudoeste de España durante 2002 y 2003.

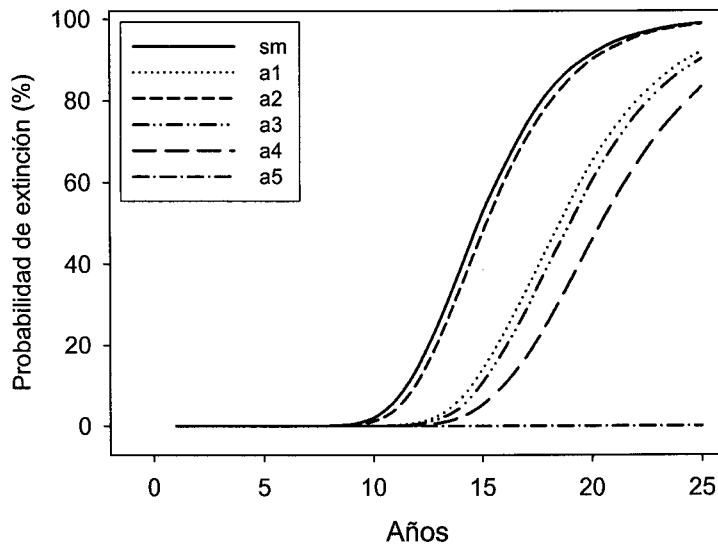
	Número de fochas	(%)	Causas de la muerte
	2	13	Predado
	8	53	Pesticidas
	3	20	Caza
	2	13	Otras
<b>Total</b>	<b>15</b>		

Aunque los datos de la tabla 6-6 sugieren a la caza como la segunda causa de mortandad entre los adultos de focha moruna, probablemente los datos para la mortandad derivada de esta práctica están subestimados debido a la dificultad de recuperar a los ejemplares cazados. Aun así, si consideramos este porcentaje como bueno, con la prohibición de la caza de la focha común, al menos en aquellos humedales donde coincide con la focha moruna, se podría evitar entorno al 20% de la mortandad de los adultos de esta última especie, lo cual incrementaría la supervivencia de los adultos de focha moruna en un

9,7% (de 0,65 a 0,72). Con esta medida de manejo la probabilidad de extinción de la focha moruna en los humedales del sudoeste de España en 20 años sería del 65% (Fig. 6-4), lo que supone una reducción del 25% respecto a la probabilidad de extinción que se obtuvo para esta población si no se llevaran a cabo medidas de manejo (véase arriba).

#### Reducción de la mortandad juvenil

Como ocurre con los ejemplares adultos, no se dispone de información sobre la supervivencia de juveniles de focha moruna en una población estable. Todos los humedales del sudoeste de España donde crían las fochas morunas están protegidos, sin embargo, tanto los juveniles como los adultos de esta especie tienen que desplazarse hacia otros humedales como consecuencia de la sequía estival (véase capítulo I), y es durante este período cuando se lleva a cabo la caza de la focha común. Por lo tanto, las mismas medidas que se tomen para reducir la mortandad de los adultos, probablemente reduzcan también la mortandad entre los juveniles de focha moruna. Así, si se redujera la mortalidad de los juveniles de focha moruna en un 20%, reducción similar a la simulada para los adultos, la supervivencia de estos incrementaría de 0,44 a 0,55 (un incremento del 20%). El modelo de simulación con el nuevo valor para la supervivencia de los juveniles de focha moruna indicó que la probabilidad de extinción de la población es del 90% en 20 años, lo cual sugiere que esta medida si se lleva a cabo de forma aislada tampoco aseguraría la persistencia de la especie en el sudoeste de España.



**Figura 6-4.** Probabilidad de extinción de la población de focha moruna en el sudoeste de España ante diferentes escenarios de manejo. **sm** (sin manejo), **a1** (mejora de la probabilidad de supervivencia de las fochas adultas), **a2** (mejora de la probabilidad de supervivencia de las fochas jóvenes), **a3**, (mejora de la probabilidad de supervivencia de las fochas adultas y jóvenes de forma simultánea), **a4** (mejora de la probabilidad de supervivencia de los pollos y de las fochas adultas y jóvenes de forma simultánea), y **a5** (sueltas de fochas jóvenes nacidas en cautividad).

#### Incremento en la supervivencia de adultos, jóvenes y pollos de forma simultánea

La principal causa de mortandad entre los pollos de fochas es la falta de alimento en el área de cría (Horsfall 1984, Brinkhof & Cavé 1997). Por lo tanto, un aumento en las condiciones del hábitat podría reducir la mortandad entre los pollos (véanse capítulo II y III). Aquí, se simuló un incremento en la supervivencia de los pollos de 0,50 a 0,58 (un incremento del 13,8%), que fue la supervivencia observada en 2003, la mayor que se registró durante este

estudio (Tabla 6-1). El modelo de simulación con el nuevo valor de la supervivencia de los pollos, y teniendo en cuenta los valores mejorados para la supervivencia de fochas adultas y jóvenes (véase arriba), indicó que la probabilidad de extinción para la población es del 60% en 20 años.

#### Sueltas de fochas jóvenes

Desde 1992, en los diferentes humedales del sudoeste de España se vienen realizando sueltas de ejemplares jóvenes de focha moruna nacidos en cautividad, con el fin de reforzar la población de esta especie en ésta región. Aquí, se simuló una suelta anual de 36 ejemplares jóvenes (tamaño medio de las sueltas de focha moruna que se han realizado hasta la fecha en los humedales del sudoeste de España) nacidos en cautividad. El modelo de simulación con este tamaño de suelta de jóvenes indicó que la probabilidad de extinción para la población es cero.

## **DISCUSIÓN**

A lo largo del último siglo la focha moruna ha sufrido una fuerte regresión en la Península Ibérica, no sólo en su tamaño poblacional, sino también en su área de distribución (Cramp & Simmons 1980, Fernández-Palacios & Raya 1991, Taylor & Van Perlo 1998, Amat & Raya 2004). Este estudio mostró que la tasa de crecimiento actual de la población de focha moruna en el sudoeste de España es  $\lambda = 0,924$ , lo cual sugiere que la población puede llegar a extinguirse si no se toman las medidas de conservación adecuadas (Caswell 2001). De

hecho, se estimó que la probabilidad de que la especie se extinga en esta región es superior al 90 % en 20 años. Probablemente, han sido varias las causas implicadas en la disminución del tamaño poblacional de la focha moruna en España (Valverde 1960, Fernández-Palacios & Martos 1991, Amat & Raya 2004), y es necesario tener en cuenta esto a la hora de proponer medidas de gestión y conservación para la especie.

La focha moruna es un ave de vida larga (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998), y la sensibilidad de los diferentes parámetros de su ciclo de vida nos va a indicar cual de ellos afecta más a la tasa de crecimiento de la población (Wisdom et al. 2000, Caswell 2001). Los resultados de este estudio mostraron que la probabilidad de supervivencia de las fochas adultas fue el parámetro con un mayor valor de la sensibilidad, seguido por la probabilidad de supervivencia entre los jóvenes, y la probabilidad de supervivencia de los pollos. Esta es la misma frecuencia que se ha encontrado también para otras aves de vida larga (véase, por ejemplo, Hiraldo et al. 1996, Jenouvrier et al. 2005, Morales et al. 2005).

La caza ha sido señalada como una de las principales causas que han llevado casi hasta la extinción a la focha moruna en España (Valverde 1960). En la época de caza, y coincidiendo con el período del año en el que las fochas tienen que abandonar sus sitios de cría, como consecuencia de la sequía estival (véase capítulo I), las fochas morunas se mezclan en amplios bandos con la focha común, lo cual puede llevar a su caza accidental (Tabla 6-6). En este estudio se observó que con un aumento de un 9,7% en la probabilidad de supervivencia de los adultos de focha moruna, la que se obtendría si se eliminara la caza de la focha común (véase arriba), la esperanza de vida de la población de esta especie aumentaría en un 25 % en el sudoeste de España, aún así la probabilidad de extinción de la

focha moruna en esta región seguiría siendo alta. Sin embargo, la dificultad encontrada para obtener datos sobre fochas morunas cazadas probablemente este subestimando las estimas obtenidas en este estudio sobre la esperanza de vida de su población en el sudoeste de España. Por lo tanto, la prohibición de la caza de la focha común, probablemente tenga un efecto positivo mayor que el estimado aquí.

Las sueltas al medio natural de ejemplares nacidos en cautividad, es una medida de manejo muy utilizada en conservación para reforzar y preservar las poblaciones de las especies amenazadas en aves (Madero & Ferrer 2002, Wanless et al. 2002, Carter & Newbery 2004, Van Heezik et al. 2005). Además, en el caso particular de la focha moruna, la variación anual en el número de individuos observados en los humedales del sudoeste de España se explica por el número de aves nacidas en cautividad y liberadas en los diferentes humedales (Amat & Varo 2004). Los resultados de este estudio indicaron que la suelta de ejemplares de focha moruna nacidas en cautividad eliminaría el riesgo de extinción de la especie en el sudoeste de España, sugiriendo que la actual población de focha moruna en esta región es incapaz de mantenerse por si misma y requiere de la incorporación de ejemplares externos a la población procedentes, bien de las sueltas o bien de Marruecos (véase Capítulo IV).

En resumen, y a la vista de los resultados de este estudio, se hace necesario el llevar a cabo acciones de manejo sobre la población de focha moruna en el sudoeste de España para asegurar su persistencia en esta región. Sin embargo, la estrategia de conservación más eficaz sería aquélla que también contemplara medidas de protección sobre la población marroquí para asegurar la inmigración de ejemplares procedentes de esta población.

## BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H.R.** 2000. Population viability analyses with demographically and spatially structured models. *Ecological Bulletins* **48**: 23-38.
- Amat, J.A.** 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* **31**: 61-79.
- Amat, J.A. & Raya, C.** 2004. Focha Moruna *Fulica cristata*. In **A. Madroño, C. González & J.C. Atienza** (eds.) Libro Rojo de las Aves de España:199-202. Dirección General para la Biodiversidad- SEO/Birdlife, Madrid
- Beissinger, S.R., Walters, J.R., Catanzaro, D.G., Smith, K.G., Dunning, J.B.Jr., Haig, S.M., Noon, B.R. & Stith, B.M.** 2006. Modeling approaches in avian conservation and the role of field biologist. *Ornithological Monographs* **59**: 1-56.
- Brinkhof, M.W.G., Cavé, A.J.** 1997. Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European Coot. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**: 291-296.
- Carter, I. & Newbry, P.** 2004. Reintroduction as tool for population recovery of farmland birds. *Ibis* **146**: 221-229.
- Caswell, H.** 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1980. The birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.



- Fernández-Palacios, J. & Martos, M.J.** (eds) 1991. Plan rector de uso y gestión de las Reservas Naturales de las Lagunas de Cádiz. Junta de Andalucía, Agencia de Medio Ambiente, Sevilla.
- Heppell, S.S., Caswell, H. & Crowder, L.B.** 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* **81**: 654-665.
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donazar, J.A. & Gaona, P.** 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology* **33**: 1085-1093.
- Horsfall, J.A.** 1984a. Brood reduction and brood division in Coots. *Animal Behaviour* **32**: 216-225.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H.** 2005. Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology* **86**: 2889-2903.
- Kendall, M. & Stuart, A.** 1977. The advanced theory of statistics. Vol. 1. Distribution theory, 4th edn. Macmillan, New York.
- Lande, R.** 1988. Demographic models of the Northern Spotted Owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* **75**: 601-607.
- Lebreton, J.D., Pradel, R. & Clobert, J.** 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 91-95.
- Legendre, S. & Clobert, J.** 1995. ULM a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* **22**: 817-834.

- Legendre, S., Clobert, J., Moller, A.P. & Sorci, G.** 1999. Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: the case of passerines introduced to New Zeland. *American Naturalist* **153**: 449-463.
- Leslie, P.H.** 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**: 183-212.
- Madero, A. & Ferrer, M.** 2002. La reintroducción del Aguila Imperial en Andalucía. *Quercus* **202**: 19-21.
- Morales, M.B., Bretangnolle, V. & Arroyo, B.** 2005. Viability of the Endangered Little Bustard Tetrax Tetrax Population of western France. *Biodiversity and Conservation* **14**: 3135-3150.
- Moreira, J.M., Montes, C.** 2005. Caracterización Ambiental de Humedales en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Romero, R., Guijarro, J.A., Ramis, C. & Alonso, S.** 1998. A 30-years (1964-1993) daily rainfall data base for the Spanish Mediterranean Regions: first exploratory study. *International Journal of Climatology* **18**: 541-560.
- Romero, R., Ramis, C. & Guijarro, J.A.** 1999. Daily rainfall pattern in the Spanish Mediterranean Area: objective classification. *International Journal of Climatology* **19**: 95-112.
- Shaffer, M.L.** 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* **31**: 131-134.
- Taylor, B. & Van Perlo, B.** 1998. Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World. Pica Press, Sussex.

- Valverde, J. A.** 1960. Vertebrados de las marismas del Guadalquivir. *Archivos del instituto de Aclimatación de Almería Volumen 9*. C.S.I.C.
- Van Heezik, Y., Lei, P., Maloney, R. & Sancha, E.** 2005. Captive breeding for reintroduction: Influence of management practices and biological factors on survival of captive Kaki (Black stilt). *Zoo Biology* **24**: 459-474.
- Wanless, R.M., Cunningham, J., Hockey, P.A.R., Wanless, J., White, R.W. & Wiseman, R.** 2002. The success of a soft-release reintroduction of the flightless Aldabra rail (*Dryolimnas (cuvieri) aldabranus*) on Aldabra Atoll, Seychelles. *Biological Conservation* **107**: 203-210.
- Wisdom, M.J., Mills, L.S. & Doak, D.F.** 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* **8**: 628-641.

**APÍTULO V. COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO**

## RESUMEN

1. El estudio del comportamiento de forrajeo es una buena herramienta para evaluar la calidad del hábitat de una especie. Actualmente, la población permanente de focha moruna en el Paleártico se localiza en Marruecos y España, donde la especie está en declive, aunque la situación es mucho más crítica en el último país. Sin embargo, en España la focha común no tiene problemas de conservación. Se ha sugerido que la población española de focha moruna depende de la inmigración de ejemplares procedentes de Marruecos, por lo que los humedales de este último país podrían ser considerados como hábitats fuentes para la especie, mientras que los humedales del sudoeste de España podrían actuar como sumideros.
2. En este estudio se comparó el comportamiento de forrajeo de las fochas moruna y común en humedales del sudoeste de España. Y además, se comparó el comportamiento de forrajeo de la focha moruna en humedales del sudoeste de España, costa noroeste de Marruecos y Atlas Medio.
3. Las fochas moruna y común dedicaron entre el 43% y el 82% de su tiempo diurno al forrajeo. La focha moruna gastó más tiempo forrajeando que la focha común, tanto en primavera como en verano. Además, la primera especie gastó más tiempo forrajeando mediante el método del picoteo en la superficie del agua que la última especie. Por otro lado, la focha moruna gastó menos tiempo forrajeando, y obtuvo el alimento más frecuentemente por métodos que requieren forrajear bajo el agua en los humedales del Atlas Medio que en los humedales de la costa noroeste de Marruecos y del sudoeste de España.

4. Los resultados de este estudio indicaron que la calidad del hábitat para la focha moruna, como sugirió su comportamiento de forrajeo, es actualmente mejor en Marruecos que en España. Sin embargo, se encontraron evidencias que indican que el hábitat de las fochas en el noroeste de Marruecos puede estar deteriorándose. La conservación de los humedales del noroeste de Marruecos puede ser esencial para facilitar la persistencia de la focha moruna en España, no sólo como una fuente de individuos, sino también por permitir la conectividad entre los humedales del sudoeste de España y otros humedales de Marruecos, como pueden ser los situados en la región del Atlas Medio.

## INTRODUCCIÓN

La población de focha moruna en Marruecos parece haber declinado en las últimas décadas (Green et al. 2002). Sin embargo, el descenso de esta población no ha sido tan acusado como en España, donde la especie está en peligro de extinción (Amat & Raya 2004), o como en otros países de la Región Paleártica (Túnez, Argelia o Portugal), donde la especie incluso ha desaparecido (Cramp & Simmons 1980, Taylor & Van Perlo 1998).

Amat & Raya (2004) han sugerido que el mantenimiento de la focha moruna en el sudoeste de España puede depender de la inmigración de ejemplares procedentes de Marruecos. Hoy en día, las condiciones de hábitat que se dan en los humedales del sudoeste de España parecen no ser las más idóneas para la especie, y una buena prueba de ello es el bajo éxito de la reproducción que tiene la focha moruna en dichos humedales (véase capítulo II). Por tanto, los humedales del sudoeste de España pueden ser considerados como

un hábitat sumidero para esta especie, ya que la población de focha moruna podría extinguirse en esta región ante la ausencia de inmigración (Pulliam 1988, Dias 1996; véase también capítulo IV). Por el contrario, en Marruecos, los humedales del Atlas Medio y de la costa noroeste del país, pueden ser consideradas como un hábitat fuente (Pulliam 1988, Dias 1996) para la focha moruna, ya que las aves de esa población parecen ser suficientes para balancear la tasa de mortalidad, y probablemente permiten la emigración de individuos a otras zonas (Pulliam 1988, Dias 1996).

La aceleración en el proceso de colmatación de los humedales, como consecuencia de la intensificación de la actividad agrícola que se lleva a cabo en sus cuencas, podría ser una de las principales causas del descenso experimentado por la población de focha moruna en España durante el siglo XX (Amat & Raya 2004). Actualmente, la degradación es una de las consecuencias más notables de la elevada presión humana a la que son sometidos los humedales en Marruecos (Green et al. 2002). Sin embargo, el nivel de degradación no es el mismo en todas las regiones del país, y son los humedales ubicados en la costa noroeste de Marruecos los que más sufren las consecuencias de las actividades humanas (Dakki & El Agbani 1995, Green et al. 2002). Por lo tanto, y bajo estas circunstancias, es probable que en estos humedales esté disminuyendo la calidad del hábitat disponible para la focha moruna.

La focha moruna principalmente se alimenta de macrófitos acuáticos sumergidos (véase capítulo I). Una consecuencia de la colmatación de los humedales es que el período de tiempo durante el cual se desarrollan este tipo de plantas podría verse acortado, viéndose afectada su calidad nutritiva (Körner 2002). Por lo tanto, en el sudoeste de España, la calidad nutritiva del alimento disponible para la focha moruna puede ser hoy día más baja

que antes de que se realizaran alteraciones en las cuencas de los humedales (Amat & Raya 2004). Bajo estas circunstancias, las fochas deberían incrementar el esfuerzo de forrajeo para poder compensar la falta de calidad en el alimento que consumen, lo cual podría influir negativamente en otros aspectos ecológicos de la especie (véase Martin 1987).

El estudio del comportamiento normalmente no es utilizado para resolver problemas de conservación, aunque un plan de conservación puede llegar a ser más efectivo si se consideran aspectos del comportamiento de las especies de interés (Caro 1998, Sutherland 1998, Blumstein & Fernández-Juricic 2004). Además, las señales de deterioro de un hábitat pueden ser detectadas por el comportamiento de los animales antes de que se produzca el descenso numérico de la población. Bajo este escenario, el estudio de los patrones de comportamiento puede ser esencial para diagnosticar la calidad del hábitat y anticiparse a una situación crítica para la especie que se quiere conservar.

En este estudio se comparó el comportamiento de forrajeo de la focha moruna entre humedales del sudoeste de España, Atlas Medio y costa noroeste de Marruecos. Se predijo que, si la calidad del hábitat es más baja en el sudoeste de España que en Marruecos, el tiempo dedicado por la focha moruna a las actividades de forrajeo debería ser mayor en la primera región. Además, en el sudoeste de España, también se comparó el comportamiento de forrajeo de la focha moruna entre primavera y verano. El hecho de estudiar el patrón de forrajeo en diferentes estaciones del año se debe a que el descenso en el nivel de agua que experimentan los humedales de esta región durante el verano (véase capítulo I) afecta negativamente a la producción de macrófitos acuáticos (Moreira & Montes 2005). Por lo tanto, la cantidad y la calidad del alimento disponible para las fochas probablemente son diferentes entre estaciones. Así, y bajo estas circunstancias, se esperaría que el esfuerzo de



forrajeo de la focha moruna fuera más bajo en primavera que en verano. Y por último, también se comparó el comportamiento de forrajeo de las fochas moruna y común en humedales del sudoeste de España. En esta ocasión se predijo que, si las condiciones del hábitat de estos humedales son más desfavorables para la focha moruna que para la común, el esfuerzo de forrajeo debería ser mayor en la primera especie.

El hecho de monitorear el comportamiento de forrajeo de la focha moruna en las regiones de Marruecos, donde ella es todavía una especie abundante (humedales del Atlas Medio y costa noroeste del país; Green et al. 2002), puede ser esencial para detectar señales de degradación del hábitat de esta especie en ese país. Además, documentar si el esfuerzo de forrajeo de una especie es más grande en un hábitat considerado para ella como sumidero que en un hábitat considerado como fuente, podría ser esencial para conocer las razones de por qué su éxito ecológico es más bajo en un hábitat considerado como sumidero. Si en el caso de la focha moruna ocurriera así, el plan de manejo de su población mediante la liberación al medio natural de ejemplares nacidos en cautividad no sería suficiente para su recuperación en España, por lo que sería necesario llevar a cabo otras acciones de manejo para que los humedales del sudoeste de España dejaran de ser un hábitat sumidero para la especie.

## MÉTODOS

### Métodos de muestreo

El comportamiento de forrajeo de las fochas se estudió en los humedales de tres regiones: (1) sudoeste de España, (2) Atlas Medio, y (3) costa noroeste de Marruecos (véase el capítulo I para información sobre las características de los humedales tanto del sudoeste de España como de Marruecos). Por un lado, en el sudoeste de España, los estudios se llevaron a cabo en tres humedales durante 2002 (Medina, Dulce de Zorrilla y Hondilla), y en cinco humedales durante 2003 (Medina, Dulce de Zorrilla, Hondilla, Salada de Zorrilla y Dehesa de Abajo). Estos humedales albergaron el 41% y el 74% de las fochas morunas que se censaron en junio de 2002 y 2003, respectivamente, en el sudoeste de España. Por otro lado, el estudio realizado en Marruecos se llevó a cabo durante la primavera de 2002 en tres humedales del Atlas Medio (Aguelman Afenourir, Plan d'eau de Zerrouqa y Dayet Ifrah), y en dos humedales de la costa noroeste del país (Merga Bargha y Merga de Sidi Bou Ghaba).

Se realizaron observaciones de 3 minutos sobre individuos focales para caracterizar el comportamiento de forrajeo de las fochas (Altmann 1974). Primero se localizó a la focha desde la orilla con la ayuda de un telescopio, y se registró en un microcassette todas las pautas de comportamiento que el ave desarrolló durante ese período de tiempo. Posteriormente, las cintas se transcribieron en el laboratorio, midiéndose la duración de cada actividad que realizó el ave utilizando un cronómetro digital con una precisión de 0,1s. Todas las observaciones se realizaron entre las 8:00 y las 18:00 h (GMT + 2 horas).

Dentro del comportamiento de forrajeo de las fochas se diferenciaron cuatro pautas: (1) **Buceo**: el ave zambulle todo el cuerpo, (2) **Capota**: el ave sólo zambulle la mitad delantera del cuerpo, (3) **Cabeza**: el ave sólo zambulle el cuello y la cabeza, y (4) **Pica**: el ave picotea en superficie (Pérez Mellado 1975). El porcentaje de tiempo que una focha invirtió en el forrajeo se estimó como:

$$((T_b + T_c) / T_t) * 100$$

donde  $T_b$  es el tiempo que el ave invirtió en buscar alimento,  $T_c$  es el tiempo que el ave estuvo comiendo, y  $T_t$  es el tiempo total de observación. También, se estimó el tiempo que una focha forrajó mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua para lo cual se excluyó del tiempo total de forrajeo el tiempo que ésta estuvo comiendo de plantas traídas a la superficie del agua después de bucear, capotar o sumergir la cabeza. Y finalmente, se estimó la eficiencia de buceo de las fochas (EB) como:

$$EB = C / (B + C)$$

donde C es el tiempo que la focha estuvo comiendo plantas traídas a la superficie del agua tras el buceo, y B es el tiempo que la focha estuvo bajo el agua.

### **Análisis estadísticos**

Se utilizó un modelo lineal generalizado (Proc GLIMMIX, SAS, 2004), con la opción de efecto aleatorio, para estudiar los efectos de especie, estación y año sobre la eficiencia de buceo de las fochas y el tiempo que éstas gastaron en: (1) el forrajeo, y (2) el forrajeo mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua. También, se utilizó el mismo procedimiento para estudiar el efecto de región (sudoeste de España, Atlas Medio y costa

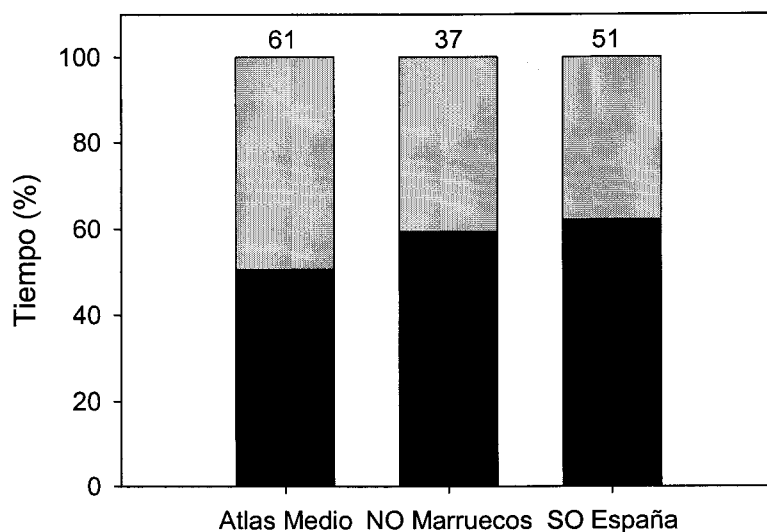
noroeste de Marruecos) en la eficiencia de buceo de la focha moruna, así como en el tiempo que esta especie gastó en el forrajeo, y en el forrajeo mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua. En los análisis se consideró al humedal como el efecto aleatorio. La eficiencia del buceo se promedió para cada ave, ya que los buceos que realiza un mismo individuo no son independientes. Por lo tanto, el tamaño de muestra que se utilizó para realizar los análisis está referido al número de individuos y no al número de buceos grabados. Finalmente, se utilizó un análisis log-lineal para identificar cuál de las asociaciones de los factores actividad, especie y estación contribuyó más significativamente a explicar la frecuencia con la que las fochas moruna y común usaron los diferentes métodos de forrajeo para obtener alimento bajo el agua (buceo, capota, cabeza). Sólo se consideró una observación por individuo, por ejemplo, el primer método de forrajeo para obtener alimento bajo el agua que se grabó durante los 3 minutos de observación. El modelo lineal generalizado se realizó con el programa SAS 9.0, mientras que el análisis log-lineal se realizó con el programa STATISTICA 6.0.

## **RESULTADOS**

### **Tiempo que invirtieron las fochas en el forrajeo**

En los humedales del sudoeste de España, las fochas moruna y común invirtieron entre el 42 y el 82% del día en el forrajeo (Tabla 4-1). De forma general, las fochas gastaron más tiempo forrajeando cuando el nivel de agua del humedal fue más bajo (véase capítulo I para ver nivel de agua de los humedales). Así, tanto la focha moruna como la común gastaron

más tiempo forrajeando en verano que en primavera (ANOVA de 3 vías;  $F_{1,664} = 19,3$ ,  $P < 0,001$ ), y en 2002 que en 2003 ( $F_{1,664} = 58,6$ ,  $P < 0,001$ ). Entre especies, la focha moruna invirtió más tiempo que la focha común en tareas de forrajeo ( $F_{1,664} = 34,0$ ,  $P < 0,001$ ). Ninguna de las posibles interacciones resultó estadísticamente significativa (especie \* estación:  $F_{1,664} = 1,1$ ,  $P = 0,291$ ; especie \* año:  $F_{1,664} = 0,6$ ,  $P = 0,435$ ; estación \* año:  $F_{1,664} = 1,1$ ,  $P = 0,291$ ; especie \* estación \* año:  $F_{1,664} = 0,01$ ,  $P = 0,987$ ).



**Figura 4-1.** Tiempo gastado en el forrajeo (relativo al tiempo total de observación) por la focha moruna en los humedales del Atlas Medio, noroeste de Marruecos y sudoeste de España en la primavera de 2002. El tamaño de muestra (número de observaciones de 3 minutos de duración que se realizaron) se muestra en la parte superior de las barras. El área negra de la barra representa el tiempo que las fochas estuvieron forrajeando. El área gris de la barra representa el tiempo que las fochas estuvieron realizando otro tipo de actividades no relacionadas con el forrajeo.

## Ecología de las fochas moruna y común

**Tabla 4-1.** Tiempo medio ( $\% \pm 1$  e.e.) que las fochas moruna y común estuvieron forrajando (relativo al tiempo de observación), y forrajando mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua (relativo al tiempo total de forrajeo) en los humedales del sudoeste de España en primavera y verano de 2002 y 2003.

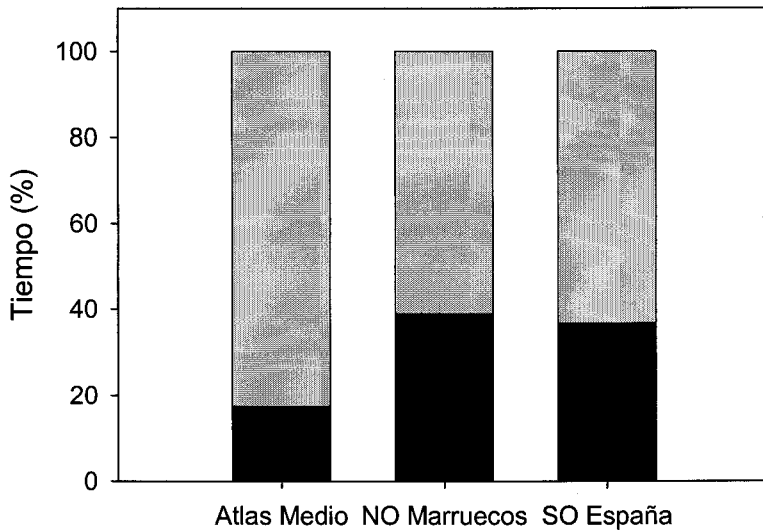
	Focha Moruna		Focha Común	
	Forrajeo	Picoteo	Forrajeo	Picoteo
<b>Medina</b>				
Primavera 2002	52,3 $\pm$ 3,6 (21)	29,1 $\pm$ 5,20	43,8 $\pm$ 4,5 (28)	19,9 $\pm$ 4,0
Verano 2002	68,9 $\pm$ 4,7 (28)	54,4 $\pm$ 6,34	60,4 $\pm$ 3,4 (41)	40,8 $\pm$ 3,9
Primavera 2003	51,7 $\pm$ 3,3 (24)	25,4 $\pm$ 4,21	47,9 $\pm$ 3,2 (33)	12,8 $\pm$ 3,2
Verano 2003	56,2 $\pm$ 2,3 (22)	36,6 $\pm$ 4,58	48,7 $\pm$ 1,8 (36)	29,5 $\pm$ 2,3
<b>Hondilla</b>				
Primavera 2002	79,6 $\pm$ 4,3 (14)	36,6 $\pm$ 4,76	71,1 $\pm$ 2,8 (28)	28,2 $\pm$ 2,9
Verano 2002	81,7 $\pm$ 3,5 (16)	63,5 $\pm$ 5,92	71,3 $\pm$ 3,8 (26)	49,4 $\pm$ 4,2
Primavera 2003	52,4 $\pm$ 4,0 (20)	28,0 $\pm$ 4,70	42,8 $\pm$ 3,6 (24)	16,2 $\pm$ 4,0
Verano 2003	61,7 $\pm$ 2,9 (19)	40,4 $\pm$ 5,03	51,0 $\pm$ 2,5 (21)	34,4 $\pm$ 2,7
<b>Dulce de Zorrilla</b>				
Primavera 2002	70,3 $\pm$ 4,4 (16)	36,1 $\pm$ 6,16	58,5 $\pm$ 4,1 (24)	29,4 $\pm$ 3,6
Verano 2002	73,8 $\pm$ 1,8 (20)	61,5 $\pm$ 4,17	62,0 $\pm$ 1,9 (26)	47,3 $\pm$ 2,7
Primavera 2003	56,2 $\pm$ 2,4 (16)	29,5 $\pm$ 4,00	50,2 $\pm$ 2,9 (21)	17,3 $\pm$ 2,9
Verano 2003	60,6 $\pm$ 1,8 (16)	42,7 $\pm$ 5,18	54,3 $\pm$ 2,1 (22)	35,3 $\pm$ 3,6
<b>Salada de Zorrilla</b>				
Primavera 2002	N.O. <sup>1</sup>		N.O.	
Verano 2002	N.O.		N.O.	
Primavera 2003	56,4 $\pm$ 5,0 (12)	30,5 $\pm$ 6,1	51,9 $\pm$ 3,7 (26)	21,5 $\pm$ 3,6
Verano 2003	68,5 $\pm$ 3,5 (16)	39,6 $\pm$ 4,4	60,5 $\pm$ 2,5 (19)	50,0 $\pm$ 3,3
<b>Dehesa de Abajo</b>				
Primavera 2002	N.O.		N.O.	
Verano 2002	N.O.		N.O.	
Primavera 2003	62,0 $\pm$ 2,3 (16)	43,6 $\pm$ 5,4	57,8 $\pm$ 2,8 (21)	24,9 $\pm$ 3,2
Verano 2003	N.O.		N.O.	

<sup>1</sup>No observación

El tiempo que la focha moruna gastó en tareas de forrajeo fue diferente entre regiones ( $F_{2,143} = 7,6$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 4-1). En particular, las fochas pasaron menos tiempo forrajeando en los humedales del Atlas Medios que en los del sudoeste de España ( $t_{143} = 3,9$ ,  $P < 0,001$ ), y que en los de la costa noroeste de Marruecos ( $t_{143} = 2,1$ ,  $P = 0,03$ ). Entre estas dos últimas regiones, el tiempo que la focha moruna estuvo forrajeando no difirió significativamente ( $t_{143} = 1,4$ ,  $P = 0,160$ ).

### **Forrajeo mediante picoteo en la superficie del agua**

Además de bucear, capotar o sumergir la cabeza, las fochas forrajearon mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua. En los humedales del sudoeste de España, las fochas moruna y común gastaron menos tiempo picando en la superficie del agua en primavera que en verano en los dos años de estudio (ANOVA de 3 vías;  $F_{1,653} = 129,1$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 4-1). Además, ambas especies gastaron menos tiempo picando en 2003 que en 2002 ( $F_{1,653} = 26,8$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 4-1). Entre especies, la focha moruna gastó más tiempo que la focha común picando en la superficie del agua ( $F_{1,653} = 41,9$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 4-1). Ninguna de las posibles interacciones resultó ser estadísticamente significativa (especie \* estación:  $F_{1,653} = 0,2$ ,  $P = 0,652$ ; estación \* año:  $F_{1,653} = 2,1$ ,  $P = 0,152$ ; especie \* año:  $F_{1,653} = 0,1$ ,  $P = 0,767$ ; especie \* estación \* año:  $F_{1,653} = 3,4$ ,  $P = 0,070$ ).



**Figura 4-2.** Tiempo que la focha moruna pasó forrajeando mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua (área negra) relativo al tiempo total de forrajeo, en los humedales del Atlas Medio, costa noroeste de Marruecos y sudoeste de España en la primavera de 2002. El tamaño de muestra véase en figura 4-1.

En la primavera de 2002, el tiempo que la focha moruna forrajeó mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua varió entre regiones ( $F_{2,143} = 3,6$ ,  $P = 0,03$ ; Fig. 4-2). Así, las fochas morunas gastaron menos tiempo picando en la superficie del agua en los humedales del Atlas Medio que en los humedales del sudoeste de España ( $t_{143} = 2,3$ ,  $P = 0,02$ ), y que en los humedales de la costa noroeste de Marruecos ( $t_{143} = 2,4$ ,  $P = 0,02$ ). Sin embargo, el tiempo que la focha moruna pasó picoteando alimento en la superficie del agua no difirió significativamente entre estas dos últimas regiones ( $t_{143} = 0,2$ ,  $P = 0,84$ ).



### **Obtención de alimento bajo la superficie del agua**

La observación de los diferentes métodos utilizados por las fochas para obtener alimento bajo la superficie del agua generó una tabla de contingencia (Tabla 4-2), cuyos datos fueron analizados mediante un modelo log-lineal (la bondad de ajuste del modelo fue  $\chi^2_3 = 0,70$   $P = 0,872$ ). En promedio, el método del buceo fue el más utilizado por las fochas moruna y común para obtener alimento bajo el agua 473:72:102 ~ 13:2:3 (bucea, capota y sumerge la cabeza, respectivamente).

Las interacciones estadísticamente significativas entre los diferentes efectos (actividad, especie y estación) se ordenaron por su importancia relativa según sus valores residuales estandarizados (interacción actividad \* estación:  $\chi^2_2 = 31,43$  valor residual estandarizado ( $\chi^2/\text{gl}$ ) rango = 1; interacción actividad \* especie:  $\chi^2_2 = 13,37$  valor residual estandarizado ( $\chi^2/\text{gl}$ ) rango = 2). La comparación de los valores residuales estandarizados asociados a las interacciones de las variables estación y especie con la variable actividad, indicó que la estación (valor residual estandarizado  $\chi^2/\text{gl} = 15,72$ ) fue el doble de importante que la especie ( $\chi^2/\text{gl} = 6,69$ ) a la hora de determinar el uso de los diferentes métodos para obtener alimento bajo el agua. Utilizando las frecuencias de la tabla 4-2, se calcularon los cocientes de disparidad para identificar las correlaciones proporcionadas por las interacciones estadísticamente significativas (Tabla 4-3).

Actividad \*especie: La probabilidad de observar a una focha moruna o a una focha común buceando o capotando fue casi la misma. Sin embargo, la probabilidad de ver a una focha moruna sumergiendo la cabeza para obtener el alimento fue casi el doble que en la focha común (Tabla 4-3).

Actividad \* estación: La probabilidad de ver a una focha buceando o capotando fue la misma en primavera que en verano. Sin embargo, la probabilidad de ver a una focha sumergiendo la cabeza en el agua fue tres veces mayor en verano que en primavera (Tabla 4-3).

**Tabla 4-2.** Tabla de contingencia que muestra las frecuencias con la que la focha moruna y la focha Común utilizaron los diferentes métodos para obtener alimento debajo del agua (bucea, capota y sumerge la cabeza) en primavera y en verano.

Actividad	Especie	Estación	Frecuencia
Bucea	Focha Moruna	Primavera	102
Bucea	Focha Común	Primavera	168
Capota	Focha Moruna	Primavera	16
Capota	Focha Común	Primavera	17
Sumerge la cabeza	Focha Moruna	Primavera	17
Sumerge la cabeza	Focha Común	Primavera	10
Bucea	Focha Moruna	verano	75
Bucea	Focha Común	verano	126
Capota	Focha Moruna	verano	16
Capota	Focha Común	verano	21
Sumerge la cabeza	Focha Moruna	verano	40
Sumerge la cabeza	Focha Común	verano	33

**Tabla 4-3.** Coeficientes de disparidad asociados con las diferentes correlaciones producidas por las interacciones estadísticamente significativas entre los diferentes efectos (actividad, especie y estación) que se obtuvieron en el modelo log-lineal.

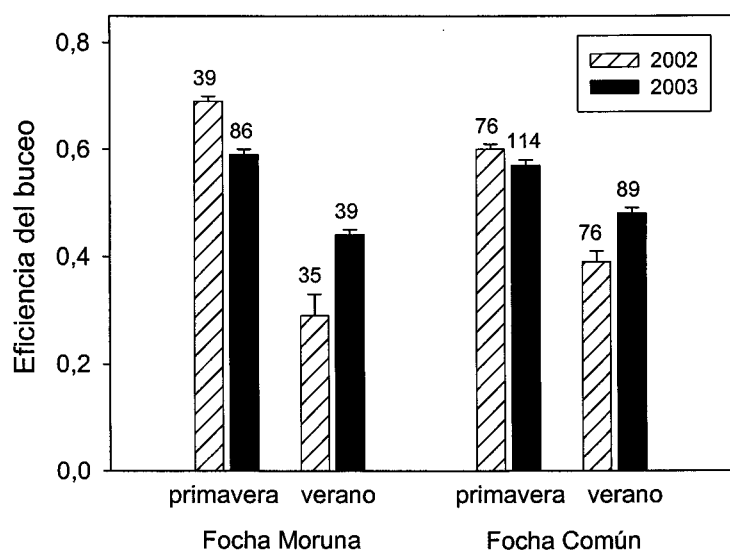
Interacción	Correlaciones producidas	Coefficiente de disparidad <sup>a</sup>
Actividad * especie	Focha Común * buceo	1,18
	Focha Moruna * capota	1,20
	Focha Moruna * sumerge la cabeza	1,75
Actividad * estación	Bucea * primavera	1,26
	Capota * verano	1,20
	Sumerge la cabezal * verano	3,00

<sup>a</sup> Los coeficientes de disparidad representan probabilidades de la tabla 4-2. Por ejemplo, para la interacción actividad \* especie, de las 266 fochas morunas que se observaron, 57 estaban con la cabeza sumergida. Por lo tanto, la probabilidad de que una focha moruna estuviera con la cabeza sumergida es  $57/266 = 0,21$ . Igualmente, de las 376 fochas comunes que se observaron, 44 estaban con la cabeza sumergida. Por lo tanto, la probabilidad de que una focha común estuviera con la cabeza sumergida es  $44/376 = 0,12$ . El coeficiente de disparidad de esta probabilidad ( $0,21/0,12$ ) es 1,75, lo cual establece una correlación entre tener la cabeza sumergida y la especie. La probabilidad de que una focha moruna obtenga el alimento sumergiendo la cabeza es casi el doble que en la focha común.

### Eficiencia de buceo

A la hora de analizar la eficiencia de buceo de las fochas en los humedales del sudoeste de España se obtuvo una interacción estadísticamente significativa especie \* estación \* año ( $F_{1,577} = 8,95$ ,  $P = 0,003$ ). Durante este estudio se observaron dos circunstancias que podrían ayudar a explicar esta triple interacción. Por un lado, está el hecho de que la eficiencia de buceo de la focha moruna fuera mayor que la de la focha común en primavera, mientras que en verano ocurrió al revés (Fig. 4-3). Y por otro lado, está el hecho de que aunque la eficiencia de buceo de ambas especies fue mayor en primavera que en verano, las

diferencias entre estaciones fueron diferentes entre años, siendo más grandes en 2002 que en 2003 (Fig. 4-3).



**Figura 4-3.** Eficiencia del buceo (media ± e.e.) de la focha moruna y de la focha común en los humedales del sudoeste de España en 2002 y 2003. La eficiencia del buceo de un individuo fue considerada como el promedio de todos sus buceos. El tamaño de muestra (número de individuos) se indica en la parte superior de las barras.

La eficiencia de buceo (media ± e.e.) de la focha moruna fue  $0,77 \pm 0,02$  ( $n = 157$  buceos de 53 individuos diferentes) en los humedales del Atlas Medio,  $0,76 \pm 0,02$  ( $n = 101$  buceos de 21 individuos diferentes) en los humedales de la costa noroeste de Marruecos y  $0,69 \pm 0,01$  ( $n = 122$  buceos de 39 individuos diferentes) en los humedales del sudoeste de España, siendo las diferencias estadísticamente significativas ( $F_{2,110} = 8,9$ ,  $P < 0,001$ ). Así, la eficiencia de buceo de la focha moruna fue más baja en los humedales del sudoeste de

España que en los humedales del Atlas Medio ( $t_{110} = 4,1$ ,  $P < 0,001$ ), y que en los humedales de la costa noroeste del país ( $t_{110} = 2,8$ ,  $P = 0,007$ ). Sin embargo, las diferencias en la eficiencia de buceo de esta especie entre los humedales de la costa noroeste de Marruecos y los humedales del Atlas Medio no fueron estadísticamente significativas ( $t_{110} = 0,4$ ,  $P = 0,695$ ).

## DISCUSIÓN

### Diferencias entre regiones

En los humedales del Atlas Medio, la focha moruna pasó menos tiempo forrajeando, y obtuvo el alimento más frecuentemente por métodos que requirieron forrajear bajo el agua (bucea, capota y sumerge la cabeza), que en los humedales de la costa noroeste de Marruecos y del sudoeste de España. Además, la eficiencia de los buceos también fue mayor en los humedales de la primera región. Estas diferencias entre sitios podrían estar relacionadas con la cantidad y la calidad del alimento disponible para las fochas. De hecho, estudios previos demuestran como estos dos factores, la calidad y la cantidad de alimento disponible, determinan el comportamiento de forrajeo en aves (Osborne & Green 1992, Ifat et al. 2004, Ropert-Coudert et al. 2006, Van Gils et al. 2006).

La densidad de la focha moruna en el Atlas Medio (4,7 individuos x ha<sup>-1</sup>), donde la especie gastó menos tiempo forrajeando durante el día, fue mayor que en los humedales del noroeste de Marruecos y sudoeste de España (1,7 y 0,7 individuos x ha<sup>-1</sup>, respectivamente). Aunque la densidad de una especie no tiene que estar, necesariamente, correlacionada con

la calidad del hábitat (Van Horne 1983), en el caso de la focha moruna si podría estarlo. Morgan (1982) encontró una buena relación entre la abundancia de fochas morunas y la cobertura de macrófitos sumergidos en humedales de Marruecos. Además, en los humedales del Atlas Medio la especie tiene una temporada de cría más larga que en las otras dos regiones de estudio (Cramp & Simmons 1980, obser. prop.).

### **Variación estacional**

El nivel de agua afectó al comportamiento de forrajeo de la focha moruna, probablemente, a través de sus efectos en la disponibilidad de alimento. Así, esta especie gastó más tiempo forrajeando en verano que en primavera, y en 2002 que en 2003. Cuando el nivel de agua fue más bajo, la focha moruna gastó más tiempo forrajeando mediante el picoteo de alimento en la superficie del agua, sugiriendo que la disponibilidad de macrófitos sumergidos disminuyó con el descenso del nivel de agua (véase Körner 2002). Esto está apoyado por el hecho de que la eficiencia de los buceos, que refleja la cantidad de alimento recolectado bajo el agua, fuera mayor en primavera que en verano, y por el hecho de que la magnitud de estas diferencias estacionales fueron mayores en 2002, cuando el nivel del agua fue más bajo, que en 2003.

La dedicación de más tiempo al forrajeo bajo condiciones ambientales más adversas podría afectar al tiempo que la especie puede dedicar a otras tareas, comprometiendo así su éxito ecológico (Martin 1987). De hecho, el éxito de la reproducción de la focha moruna fue más bajo en aquellos humedales del sudoeste de España en los que los adultos que estaban criando tuvieron que invertir más tiempo en el forrajeo (véase capítulo II).

### **Diferencias entre especies**

La focha moruna gastó más tiempo forrajeando que la focha común, tanto en primavera como en verano. La primera especie también gastó más tiempo forrajeando mediante el método del picoteo en la superficie del agua que la última. Aunque, la eficiencia de buceo de la focha moruna fue mayor que la de la focha común en primavera, en verano fue al contrario. Estos resultados sugieren que el descenso en el nivel de agua afectó más negativamente a la focha moruna que a la focha común. Las razones para estas diferencias podrían deberse a una peor eficiencia digestiva de la focha moruna cuando ésta se compara con la de la focha común, especialmente cuando incrementa el contenido de fibra en el alimento (véase Capítulo VI). En los humedales Mediterráneas esta situación es típica en verano principios de otoño, como consecuencia de un descenso en la producción de macrófitos acuáticos sumergidos (Van Wijk 1988, Menéndez 2002). Debido a la más baja eficiencia digestiva, la focha moruna debería gastar más tiempo forrajeando que la focha común para encontrar sus requerimientos energéticos diarios. Además, la más baja eficiencia del buceo de la focha moruna cuando la calidad nutritiva de los macrófitos es más baja (por ejemplo, verano) puede imponer limitaciones para el uso del buceo a la hora de obtener alimento, ya que este método es más costoso que los otros. Esto puede explicar por que en verano la focha moruna forrajeó más frecuentemente que la focha común por el método del picoteo en la superficie del agua.

### **Implicaciones para el manejo**

Los resultados de este estudio indicaron que la calidad del hábitat para la focha moruna, como sugirió su comportamiento de forrajeo, es actualmente mejor en Marruecos que en

España. Sin embargo, se encontraron indicios de que el hábitat de las fochas en la costa noroeste de Marruecos puede estar deteriorándose, ya que algunos aspectos del comportamiento de forrajeo de la focha moruna en los humedales de esta región fueron similares a los observados en los humedales del sudoeste de España.

Dado que el éxito de la reproducción de la focha moruna es bajo en el sudoeste de España (véase capítulo II), la conservación de los humedales del noroeste de Marruecos puede ser esencial para facilitar la persistencia de la especie en la primera región, no sólo como una fuente de individuos, sino también por permitir la conectividad entre los humedales del sudoeste de España y otros humedales de Marruecos como pueden ser los situados en la región del Atlas Medio. Por lo tanto, los esfuerzos de conservación de los humedales de Marruecos deberían ir dirigidos a prevenir las causas que determinan la aceleración de las tasas de colmatación, especialmente en los humedales de la costa noroeste del país donde, como consecuencia del desarrollo de la agricultura intensiva, las cuencas de los humedales han sido alteradas (véase Green et al. 2002). Además, aunque los humedales del sudoeste de España pueden ser consideradas como sumideros para la especie, la conservación de éstos puede ser muy importante para poder aumentar el tamaño de su población y asegurar la persistencia de la focha moruna en Europa (Howe et al. 1991).

Aquí se resalta la importancia de los estudios sobre ecología del comportamiento de especies amenazadas para la elaboración de planes de conservación, y se señala a la falta de calidad del hábitat como el principal problema de conservación de la focha moruna en el sudoeste de España, lo cual puede ayudar a explicar porqué el programa de reintroducción de la especie en los humedales de esta región no está siendo muy exitoso. Por lo tanto, y



bajo estas circunstancias, los principales esfuerzos para conservar a la especie deberían contemplar la restauración del hábitat, lo cual sería factible favoreciendo un mayor hidroperíodo, aumentando así la calidad y la cantidad del alimento disponible en el humedal para las fochas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Altmann, J.** 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.
- Amat, J.A., Raya, C.** 2004. Focha moruna *Fulica cristata*. In: **Madroño, C., González, C., Atienza, J.C. (Eds.)**, Libro Rojo de las Aves de España. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid, pp. 199-202.
- Bernis, F.** 1964. Información Española sobre Anátidas y Fochas. Época Invernal. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Blumstein, D.T., Fernández-Juricic, E.** 2004. The emergence of conservation behavior. *Conservation Biology* **18**: 1175-1177.
- Caro, T. (Ed.)**. 1998. Behavioral Ecology and Conservation Biology. Oxford University Press, New York.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. (Eds.)**. 1980. Birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Dakki, M., El Agbani, M.A.** 1995. The Moroccan wetlands: diversity and human impact. In: **Montes, C., Olivier, G., Molina, F., Cobos, J. (Eds.)**, Bases Ecológicas para la Restauración de Humedales en la Cuenca Mediterránea. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, pp. 299-307.
- Dias, P.C.** 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 326-330.

- Green, A.J., El Hamzaoui, M., El Agbani, M.A., Franchimont, J.** 2002. The conservation status of Moroccan wetlands with particular reference to waterbirds and changes since 1978. *Biological Conservation* **104**: 71-82.
- Howe, R.W., Davis, G.J., Mosca, V.** 1991. The demographic significance of 'sink' populations. *Biological Conservation* **57**: 239-255.
- Ifat, L.S., Leshem, Y., Alon, D. & Yom-Tov, Y.** 2004 Causes of population declines of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Israel. *Ibis* **146**: 145-152.
- Körner, S.** 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany. *International Review of Hydrobiology* **87**: 375-384.
- Martin, T.E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:453-487.
- Menéndez, M.** 2002. Net production of *Ruppia cirrhosa* in the Ebro Delta. *Aquatic Botany* **73**: 107-113.
- Moreira, J.M., Montes, C.** 2005. Caracterización Ambiental de Humedales en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Morgan, N.C.** 1982. An ecological survey of standing waters in North West Africa: III. Site descriptions for Morocco. *Biological Conservation* **24**: 161-182.
- Osborne, W.S. & Green, K.** 1992. Seasonal changes in composition, abundance and foraging behaviour of birds in the snowy mountains. *Emu* **92**: 93-105.
- Perez Mellado, V.** 1975. Sobre etología invernal de *Fulica atra*. *Ardeola* **21**: 325-346.
- Pulliam, H.R.** 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.

- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Wilson, R.P. & Cannell, B.** 2006. Foraging strategies and prey encounter rate of free-ranging little penguins. *Marine Biology* **149**: 139-148.
- SAS Institute.** 2004. SAS system for Microsoft Windows. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- Sutherland, W.J.** 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* **56**: 801-809.
- Taylor, B., Van Perlo, B.** 1998. Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World. Pica Press, Sussex.
- Urban, E.K., Fry, C.H., Keith, S.** (Eds.), 1986. The Birds of Africa, Vol. 2. Academic Press, London.
- Van Gils, J.A., Spaans, B., Dekinga, A. & Piersma, T.** 2006. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. *Ecology* **87**: 1189-1202.
- Van Horne, B.** 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* **47**: 893-901.
- Van Wijk, R.J.** 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquatic Botany* **31**: 211-258.

**CAPÍTULO VI. EFICIENCIA DIGESTIVA**

## RESUMEN

1. La disminución de la calidad del alimento que hay disponible para las fochas en los humedales, ha podido ser una de las causas responsables del declive de la población de focha moruna en España. Las alteraciones del hábitat sufridas en las cuencas de los humedales probablemente han afectado a la calidad de los macrófitos sumergidos de los que se alimentan estas aves, y ello podría estar impactando de forma diferente en las poblaciones de las fochas moruna y común.
2. El objetivo de este estudio fue evaluar si la calidad nutricional de los macrófitos sumergidos podría afectar diferencialmente a la eficiencia digestiva de las fochas moruna y común. Aquí, se realizaron dos experimentos, uno en otoño y otro en primavera, para determinar la eficiencia de asimilación de ambas especies en relación a la calidad del alimento que comieron. Se utilizaron tres dietas con diferente contenido en fibra (pienso comercial, *Potamogeton pectinatus* y *Ruppia* spp.) que se ofrecieron a las fochas morunas y comunes que eran mantenidas en cautividad. Se examinó la variación del tamaño de partícula en los excrementos entre especies y dietas, indicativo de la facilidad con la que el alimento puede ser asimilado. Y finalmente, se utilizó la técnica de isótopos estables para estudiar posibles diferencias entre especies en el fraccionamiento de isótopos estables (esto es, diferencias en la asimilación) desde el consumo del alimento hasta su excreción.
3. El tamaño de partículas fue mayor en los excrementos de focha moruna que en los de focha común cuando éstas se alimentaron con plantas acuáticas (mayor contenido en fibra). Sin embargo, éste fue similar entre especies cuando éstas se alimentaron con

pienso comercial (menor contenido en fibra). El tamaño de partículas en los excrementos de ambas especies fue mayor en otoño (mayor contenido en fibra) que en primavera (menor contenido en fibra) cuando se alimentaron de macrófitos acuáticos, pero fue similar entre estaciones cuando se alimentaron con pienso comercial. Por otro lado, excepto para el pienso comercial, y *Ruppia* en otoño,  $\delta^{15}\text{N}$  en los excrementos de focha moruna fue mayor que en los de focha común, sugiriendo un menor enriquecimiento de  $^{15}\text{N}$  en los tejidos de la focha moruna que en los de la común.

4. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la eficiencia digestiva de la focha moruna fue más baja que la de la focha común, y que las diferencias incrementaron cuando aumentó el contenido en fibra del alimento que consumieron.

## INTRODUCCIÓN

La dieta herbívora a menudo implica consumir alimentos difíciles de digerir. Aunque las plantas tienen componentes fácilmente metabolizables, como proteínas e hidratos de carbono (Karasov 1990), también contienen una alta proporción de componentes estructurales que dificultan su digestión (Drobney 1984, Buchsbaum et al. 1986, López-Calleja & Bozinovic 1999, Cornelissen et al. 2004). Uno de estos componentes es la fibra, que para las aves herbívoras puede representar una limitación en la eficiencia con la que asimilan el alimento (Durant 2003).

La fibra está principalmente compuesta por celulosa, hemicelulosa y lignina, y aunque las aves pueden digerir algo de celulosa y hemicelulosa, no son capaces de digerir la lignina (Durant 2003). Las aves no poseen enzimas para digerir la fibra, por lo que éstas dependen de la simbiosis con la flora bacteriana del tracto digestivo para poder digerirla. Sin embargo, y para facilitar este proceso, las aves en la molleja parten el alimento ingerido en partículas más pequeñas. Esto es debido a que las partículas de alimentos con menor tamaño son más fáciles de digerir con la fermentación bacteriana (Bjorndal et al. 1990), por lo que podríamos esperar que aquellas aves que tengan una menor capacidad triturando el alimento tuvieran una peor eficiencia digestiva.

Es muy importante conocer la eficiencia con la que las aves asimilan el alimento ya que de ella va a depender la cantidad de energía que éstas obtengan a partir de su dieta (Buchsbaum et al. 1986, Veloso & Bozinovic 1993), lo cual es crucial para su supervivencia y éxito ecológico (Karasov 1986). Por lo tanto, un estudio sobre eficiencia digestiva puede ser muy aclarador en aquellos casos en los que, aun explotando el mismo tipo de hábitat e incluso los mismos recursos alimenticios, especies filogenéticamente muy próximas tengan diferentes éxitos ecológicos. Un caso como este lo encontramos en España con las fochas moruna y común.

La disminución de la calidad del alimento disponible para las fochas en los humedales podría ser una de las causas responsables del declive de esta especie en España (Amat & Raya 2004). Por lo tanto, y bajo este escenario, el objetivo de este estudio fue evaluar si la calidad nutricional de los macrófitos sumergidos podría afectar diferencialmente a la eficiencia de asimilación de las fochas moruna y común. Para ello, se realizó un estudio comparando la eficiencia de asimilación de ambas especies con relación



a la calidad nutricional del alimento. Se predijo que la eficiencia de asimilación de la focha moruna sería más baja que la de la focha común, principalmente cuando la calidad del alimento disminuyera (por ejemplo, debido a un mayor contenido en fibra), una situación que normalmente se da en el sudoeste de España, así como en otros humedales de la región mediterránea (Van Wijk 1998, Menéndez 2002), a finales de verano - principios de otoño, como consecuencia del descenso del nivel de agua de los humedales. Por otro lado, de existir diferencias entre especies en la eficiencia a la hora de asimilar el alimento, éstas podrían estar relacionadas con una más baja habilidad, por parte de la especie que presente una eficiencia digestiva más baja, a la hora de triturar el alimento en la molleja, y que en este caso se esperaría que fuese la focha moruna.

Es importante documentar si actualmente la eficiencia digestiva de la focha moruna en los humedales del sudoeste de España es más baja que la de la focha común, ya que el conocimiento preciso de los mecanismos que puedan estar afectando al bajo éxito de la población de focha moruna puede ser esencial para la implantación de medidas de conservación que puedan resultar exitosas para la especie en esta región.

## **MÉTODOS**

### **Protocolo experimental**

Se realizaron dos experimentos en cautividad con ejemplares de focha moruna y común para determinar la eficiencia digestiva de ambas especies. Tales experimentos se llevaron a

cabo en el otoño de 2003 y la primavera de 2004 en la reserva natural concertada La Cañada de los Pájaros.

Previo a este estudio, se realizó un experimento piloto en el que se utilizaron diez fochas de cada especie, cada una de las cuales se ubicó en una jaula de 1 m de largo por 0,5 m de ancho y por 0,5 m de alto. Dentro de estas jaulas, cada individuo estaba aislado visualmente de los demás. En este experimento, y a pesar de que tanto el agua como el alimento se ofrecieron sin límites, muchos de los individuos perdieron peso durante la primera semana de aislamiento, debido probablemente al estrés sufrido por las aves (véase Fairall 1981). Por lo tanto, y vistos los resultados obtenidos en este experimento piloto, se desechó este método para mantener a las aves que iban a ser utilizadas durante los experimentos de este estudio.

Tanto en el experimento de otoño como en el de primavera, se usaron cuatro aviarios situados al aire libre y cuyas dimensiones fueron 2,5 m de largo por 2,5 m de ancho por 2 m de alto. En cada uno de estos aviarios se ubicó a un grupo de 8 aves de la misma especie. Por lo tanto, para realizar cada experimento se contó con un total de 16 fochas divididas en 4 grupos de 8 individuos cada uno, siendo dos grupos de fochas morunas y otros dos de fochas comunes. Tras finalizar cada experimento, las fochas se liberaron al medio natural de donde previamente se habían capturado, por lo cual la identidad de las aves fue diferente en otoño y en primavera. Durante el período de cautividad, se midió y anotó la masa corporal de todas las fochas cada dos días, no encontrándose evidencias de que los pesos de las éstas difirieran significativamente entre el momento de su captura y el momento de su liberación tras la realización del experimento (*t*-Student pareada; todos  $P_s > 0,05$ ).

En cada uno de los experimentos se utilizaron tres tipos de dietas: (1) alimento comercial (Visan Industrias Zootécnicas S.A., Madrid), *Ruppia* spp., y *Potamogeton pectinatus*. El alimento comercial, se utilizó como dieta estándar para la comparación estacional. Así, si aparecieran diferencias entre el otoño y la primavera en la eficiencia con la que las fochas asimilan las dietas naturales, tales diferencias podrían ser atribuidas a variaciones en la calidad nutricional de la dieta natural y no a variaciones en la fisiología de las fochas. Tanto *Ruppia* ssp. como *Potamogeton pectinatus* son macrófitos acuáticos frecuentemente consumidos por las fochas moruna y común (Cramp & Simmons 1980, Fairall 1981, Fernández-Palacios & Raya 1991, Taylor & Van Perlo 1998), y para la realización de los experimentos las plantas se recolectaron en humedales del sudoeste de España, siempre en sitios en los que los macrófitos presentes sólo pertenecían a una única especie. Debido a la marcada estacionalidad característica de los humedales del sudoeste de España (Amat 1984, véase también capítulo I), no se pudo recolectar las dos especies de macrófitos en los mismos sitios en primavera y en otoño, ya que los humedales en los que las plantas se recolectaron en primavera estaban secos en otoño. Debido a estas circunstancias, incluso se tuvieron que usar diferentes especies de *Ruppia* en primavera (*R. cirrhosa*) y otoño (*R. maritima*).

Durante los seis primeros días de cautividad, todas las fochas se alimentaron con alimento comercial para homogeneizar sus aparatos digestivos (Ziswiler & Farner 1972, Kehoe et al. 1988). Tras este período de aclimatación, las aves se alimentaron con cada tipo de dieta durante períodos de dos días consecutivos hasta que se les ofrecieron las tres dietas. El orden en el que se les ofreció cada dieta fue aleatorio, pero el mismo para las dos especies. Los excrementos producidos por las fochas tras las primeras 24h de estar

alimentándose con una misma dieta, se desecharon por la posibilidad de que pudieran estar contaminados por la dieta de la que se alimentaron con anterioridad. Por lo tanto, los únicos excrementos que se utilizaron para este estudio fueron aquellos que se recogieron tras el segundo día en el que las fochas se estuvieron alimentando con una misma dieta. Cada mañana los aviarios eran limpiados. Todos los excrementos recogidos para los análisis se secaron durante 48h en una estufa a 50 °C, y se mantuvieron en bolsas de papel hasta la realización de los análisis.

### **Análisis de tamaño de partícula**

Se examinaron excrementos individuales (129 en otoño y 123 en primavera) para estimar el tamaño de partícula en ellos según la especie, dieta y estación. Previo al examen de los excrementos, estos se rehidrataron en agua durante 48 h. Posteriormente, cada excremento se filtró haciéndolo pasar por una columna de tamices con diferente luz de malla. Los tamices utilizados fueron de 0,125, 0,250 y 0,500 mm. Así, cada muestra de excremento quedó dividida en cuatro categorías de tamaño de partícula diferentes: < 0,125 mm (categoría 1), 0,125 – 0,249 mm (categoría 2), 0,250 – 0,499 mm (categoría 3), y 0,500 mm (categoría 4). Después del tamizado, se recogió la fracción de la muestra que había quedado en cada tamiz y se secó en una estufa a temperatura constante de 50 °C durante 24 h. Posteriormente, se pesó y se calculó su porcentaje respecto al peso seco total de la muestra inicial. El porcentaje de partículas < 0,125 mm que había en cada excremento se estimó como:

$$P_{< 0,125 \text{ mm}} = ((p_{st} - (p_{s2} + p_{s3} + p_{s4})) / p_{st}) * 100$$

donde  $p_{st}$  es el peso seco total del excremento inicial,  $p_{s2}$  es el peso seco de las partículas del excremento que pertenecen a la categoría 2,  $p_{s3}$  es el peso seco de las partículas del excremento que pertenecen a la categoría 3, y  $p_{s4}$  es el peso seco de las partículas del excremento que pertenecen a la categoría 4.

Para comparar los tamaños de partícula que se encontraron en los excrementos de las fochas, se calculó un índice de tamaño de partícula ( $ITP_i$ ) para cada una de las cuatro categorías establecidas (véase arriba). Este índice respondió a la formula:

$$ITP_i = K_i * P_i$$

donde  $P_i$  es la proporción en la que aparece la categoría  $i$  en la muestra de excremento, y donde  $K_i$  es una constante para cada categoría de tamaño de partícula y que fue igual a:

$$K_i = (A_i + B_i) / 2$$

donde  $A_i$  es el límite inferior de tamaño de partícula para la categoría  $i$ , y donde  $B_i$  es el límite superior de tamaño de partícula para la categoría  $i$ . Para la categoría 4 no hubo límite superior de tamaño de partícula y se consideró  $K_4 = 0,501$  para calcular su ITP, por lo que el ITP para esta categoría fue conservativo. El ITP total para cada muestra de excremento se calculó mediante la suma de los diferentes  $ITP_i$  obtenidos para cada una de las categorías de tamaño de partícula:

$$ITP = \sum ITP_i$$

Un  $ITP_i$  más próximo a cero indicaría un menor tamaño de partícula en los excrementos de las fochas.

### **Calidad nutritiva de los alimentos**

En cada experimento, se tomó una muestra de cada una de las dietas utilizadas, y se les realizó un análisis químico para cuantificar: (1) contenido en fibra (celulosa + lignina), y (2) contenido en proteínas. Los análisis se realizaron en un laboratorio comercial de análisis químicos (Centro de Análisis Agropecuarios S.A., Sevilla, España).

### **Análisis de isótopos estables**

Se utilizó la técnica de isótopos estables para estudiar la eficiencia de asimilación en las fochas (véase Carmichael et al. 2004). En este estudio, los análisis de eficiencia digestiva con esta técnica se limitaron a conocer las relaciones  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ), tanto en los alimentos ofrecidos a las fochas (alimento comercial y dietas naturales), como en los excrementos que las aves produjeron tras ingerir dichos alimentos.

Las concentraciones isotópicas del alimento se fraccionan cuando se incorporan a los tejidos del consumidor, y distintas especies utilizando el mismo alimento pueden diferir en los valores de fraccionamiento isotópico (Hobson & Clark 1992, Sponheimer et al. 2003b). Por lo tanto, estas diferencias en el grado de fraccionamiento en las concentraciones de estos elementos deberían quedar plasmadas en la fracción no utilizada, es decir, la presente en los excrementos. Así que, la diferencia de la proporción de isótopos en los excrementos respecto al alimento consumido sería útil para hacer estimaciones de asimilación de dietas.

Se recolectó *P. pectinatus* y *Ruppia* en los sitios descritos arriba y se colocaron en bolsas de plástico selladas hasta que llegaron al laboratorio, donde fueron lavados minuciosamente para eliminar el perifiton asociado a las plantas. Aunque la eliminación del

perifiton es menos efectiva en plantas con hojas estrechas, como *P. pectinatus* y *Ruppia*, es poco probable que la biomasa asociada al perifiton que permanece en la hojas pueda influir significativamente en los valores de isótopos estables de los macrófitos sumergidos (Jones et al. 2004). En total se analizaron 90 muestras entre alimentos y excrementos. En cada experimento se analizaron 45 muestras, 15 muestras de alimento (5 muestras de alimento comercial, 5 de *Potamogeton pectinatus*, y 5 de *Ruppia*), y 15 muestras de excrementos para cada una de las dos especies de fochas (5 muestras de excrementos producidos con la dieta de alimento comercial, 5 de excrementos producidos con la dieta de *Potamogeton pectinatus*, y 5 de excrementos producidos con la dieta de *Ruppia*). Todas las muestras, tanto de alimento como de excrementos, se secaron a 50 °C durante 48h, y se trituraron antes de ser enviadas al laboratorio donde se analizaron.

Los análisis de isótopos estables en estas muestras se realizaron en el Iso-Analytical Ltd. Laboratory (Sandbach, U. K.) usando la técnica EA-C-IRMS (elemental analyser combustion isotope ratio mass spectrometry.  $\pm 0,1$  ‰) para obtener los valores de las concentraciones de carbono (C) y nitrógeno (N),  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  respecto al material de referencia, y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  respecto al material de referencia. Con este procedimiento se obtuvo la firma isotópica ( $\delta$ ) para cada muestra:

$$\delta X = ([R_{\text{muestra}}/ R_{\text{referencia}}]-1) \times 1000,$$

donde X es el isótopo más pesado, y R es la proporción entre el isótopo más pesado y el más ligero. El material de referencia utilizado durante los análisis fue el estándar IA-R001, flor del trigo, con un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-26,43$  ‰ vs. V-PDB, y un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de  $2,55$  ‰ vs. aire.

Como se ha comentado anteriormente, las plantas acuáticas utilizadas en los experimentos se recolectaron de diferentes sitios (véase arriba), lo cual representó una limitación a la hora de realizar un análisis para estudiar las posibles diferencias estacionales en las firmas isotópicas de los excrementos de las fochas. Las principales fuentes de C y N para los macrófitos sumergidos están en la columna de agua y en los sedimentos del fondo, por lo que una especie de planta acuática puede mostrar diferencias en el contenido en C y N debido a variaciones locales en la disponibilidad de éstos (Thursby & Harlin 1984, Barko et al. 1991).

### **Análisis estadísticos**

Se analizaron los efectos de especie de focha, dieta y estación sobre el ITP<sub>c</sub>, con un análisis de varianza (ANOVA) o *t*-tests de Student. Debido a que las plantas acuáticas fueron recolectadas en diferentes sitios en primavera y en otoño, se estudiaron los efectos de especie de focha y dieta en las firmas isotópicas para cada una de las estaciones por separado. A los datos se les aplicó la transformación arco-seno para que cumplieran los criterios de la estadística paramétrica. Todas las interacciones estadísticamente significativas que se obtuvieron con los análisis de varianza se estudiaron, posteriormente, con un análisis de slice para ver cual de los factores implicados en la interacción fue el que la determinó. Los análisis fueron realizados con STATISTICA (StatSoft 2001), y los valores medios son presentados con sus desviaciones típicas ( $\pm 1$ ).



## RESULTADOS

### Calidad nutricional de los alimentos

El alimento comercial tuvo menos contenido en fibra que las dos dietas naturales (Tabla 5-1). En el caso de los macrófitos acuáticos, el contenido en fibra fue mayor en otoño que en primavera (Tabla 5-1). Sin embargo, y como era de esperar, el contenido en fibra del alimento comercial fue muy parecido entre estaciones (Tabla 5-1).

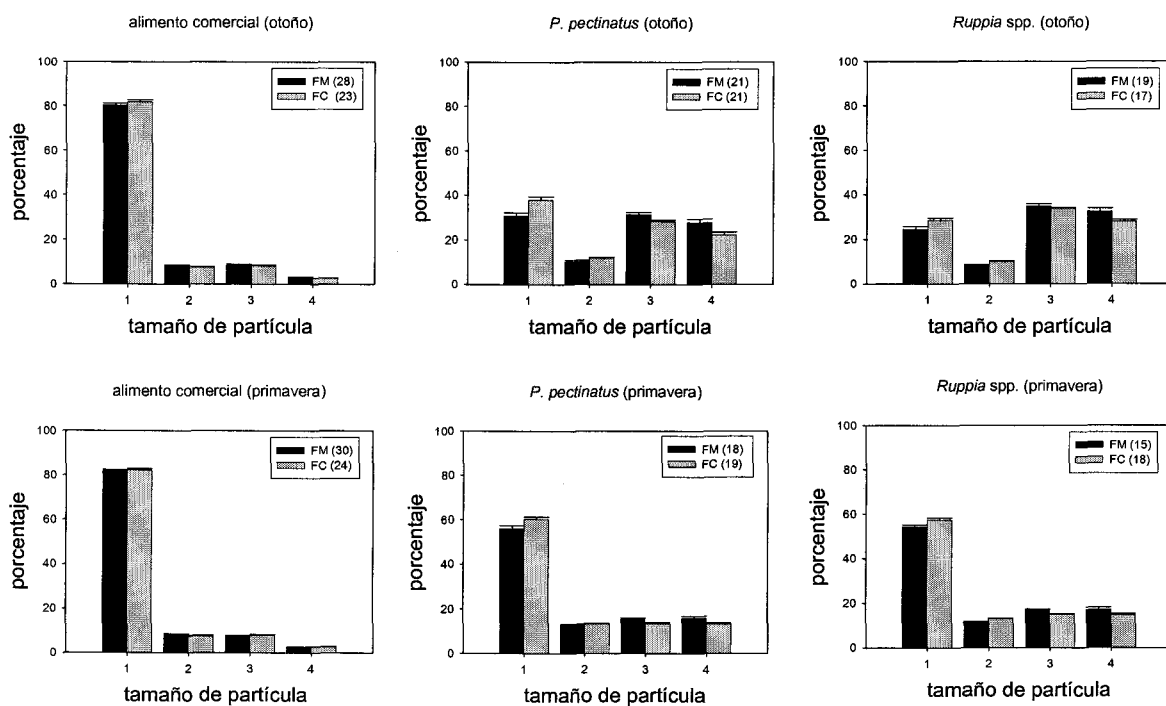
Respecto al contenido de proteínas, en el caso del alimento comercial éste fue similar en las dos estaciones del año. Además, en primavera, las tres dietas utilizadas en el experimento (alimento comercial, *Potamogeton pectinatus* y *Ruppia cirrhosa*) mostraron un contenido en proteínas muy parecido entre ellas (Tabla 5-1). En otoño, sin embargo, el contenido de proteínas en el *P. pectinatus* fue más bajo que en el alimento comercial y que en la *Ruppia maritima* (Tabla 5-1).

**Tabla 5-1.** Contenido en fibra (lignina + celulosa) y en proteínas (en % respecto a la masa seca) de los alimentos que comieron las fochas moruna y común en los experimentos de otoño y primavera.

Dieta	Estación	Fibra	Lignina	Celulosa	Proteínas
Comercial	Otoño	6,64	0,92	5,72	20,19
	Primavera	7,60	1,17	6,43	19,27
<i>P.pectinatus</i>	Otoño	43,17	19,95	23,22	13,57
	Primavera	28,40	13,22	15,18	19,78
<i>Ruppia</i>	Otoño	36,66	14,32	22,34	20,70
	Primavera	26,22	9,23	16,99	22,19

### Tamaño de partícula en los excrementos

En la Figura 5-1 se muestran los porcentajes de los tamaños de partícula encontrados en los excrementos de focha moruna y común, cuando éstas se alimentaron con las diferentes dietas utilizadas en los experimentos.



**Figura 1.** Tamaños de partícula (media + e.e.) encontrados en los excrementos de focha moruna (FM) y de focha común (FC), cuando éstas se alimentaron con alimento comercial, *P. pectinatus* y *Ruppia*. Los porcentajes de tamaño de partícula se presentan para cada una de las categorías de tamaño de partícula establecidas (ver métodos). Entre paréntesis se muestra el número de excrementos analizados.

En otoño, tras analizar los efectos de especie, dieta y estación sobre el ITP<sub>t</sub> de los excrementos de fochas (Fig. 5-2), se obtuvo una interacción estadísticamente significativa especie de focha \* dieta (ANOVA de 3 vías;  $F_{2,123} = 5,1$ ,  $P = 0,007$ ), la cual fue posteriormente analizada con un análisis de slice. Este último análisis indicó que: (1) en las

fochas moruna y común el  $ITP_t$  de sus excrementos estuvo determinado por el tipo de dieta que éstas habían ingerido previamente (en la focha común  $F_{1,123} = 1014,9$ ,  $P < 0,001$  y en la focha moruna  $F_{1,123} = 1449,2$ ,  $P < 0,001$ ), y (2) sólo cuando las fochas se alimentaron con alimento comercial, el  $ITP_t$  de los excrementos fue similar entre especies ( $F_{1,123} = 0,4$ ,  $P = 0,530$ ,  $F_{1,123} = 23,4$ ,  $P < 0,001$  y  $F_{1,123} = 8,6$ ,  $P = 0,004$  para las dietas de alimento comercial, *Potamogeton pectinatus* y *Ruppia*, respectivamente). Posteriormente, un ANOVA de 2-vías realizado con los datos del  $ITP_t$  disponibles para los excrementos de ambas especies de fochas, alimentándose únicamente con las dos dietas naturales, indicó diferencias estadísticamente significativas entre especies y entre dietas (entre especies  $F_{1,74} = 21,8$ ,  $P < 0,001$ ; entre dietas  $F_{1,74} = 34,8$ ,  $P < 0,001$ ; interacción especie de focha \* dieta  $F_{1,74} = 0,9$ ,  $P = 0,337$ ), siendo mayor el tamaño de partícula encontrado en los excrementos de focha moruna que en aquellos de focha común (Fig. 5-1).

Los resultados obtenidos en el experimento de primavera fueron similares respecto a los obtenidos en el experimento de otoño. De este modo, cuando se analizó el efecto de especie, dieta y estación del año sobre el  $ITP_t$  de los excrementos de las fochas (Fig. 5-2), se volvió a obtener una interacción estadísticamente significativa especie de focha \* dieta (ANOVA de 3 vías;  $F_{2,118} = 4,5$ ,  $P = 0,014$ ). El posterior estudio de esta interacción, mediante la utilización de un análisis de slice, indicó que: (1) el tipo de alimento que comieron las fochas influyó directamente sobre el  $ITP_t$  de sus excrementos ( $F_{1,118} = 532,4$ ,  $p < 0,001$  y  $F_{1,118} = 345,2$ ,  $p < 0,001$  para las fochas moruna y común, respectivamente), y (2) sólo cuando ambas especies comieron alimento comercial el  $ITP_t$  de los excrementos fue similar entre ellas ( $F_{1,118} = 0,03$ ,  $P = 0,862$ ;  $F_{1,118} = 10,4$ ,  $P = 0,002$  y  $F_{1,118} = 8,4$ ,  $P = 0,005$  para la dieta de alimento comercial, *Potamogeton pectinatus* y *Ruppia*,

respectivamente). Al igual que ocurriera en el experimento de otoño, un ANOVA de 2-vías realizado con los datos disponibles sobre el ITP<sub>t</sub> de los excrementos de ambas especies de fochas, alimentándose únicamente con las dos dietas naturales, indicó diferencias estadísticamente significativas tanto entre especies como entre dietas (entre especies  $F_{1,66} = 12,8$ ,  $P < 0,001$ ; entre dietas  $F_{1,66} = 5,8$ ,  $P = 0,002$ ; interacción especie de focha \* dieta  $F_{1,66} = 0,01$ ,  $P = 0,930$ ). Otra vez, el tamaño de partícula fue mayor en los excrementos de focha moruna que en los de focha común (Fig. 5-1).

Cuando las fochas moruna y común se alimentaron con las plantas acuáticas, el tamaño de partícula que se encontró en sus excrementos fue mayor en otoño que en primavera (*t*-test de Student; comiendo *P. pectinatus*  $t_{37} = 11,4$ ,  $P < 0,001$  y *Ruppia*  $t_{32} = 17,1$ ,  $P < 0,001$  para la focha moruna; y comiendo *P. pectinatus*:  $t_{38} = 10,5$ ,  $P < 0,001$  *Ruppia*:  $t_{33} = 20,8$ ,  $P < 0,001$  para la focha común; Fig. 5-1). En el caso de la dieta de alimento comercial no se encontraron diferencias estacionales en el tamaño de partícula de los excrementos ni para la focha moruna ( $t_{56} = 1,6$ ,  $P = 0,123$ ) ni para la focha común ( $t_{45} = 0,4$ ,  $P = 0,730$ ).

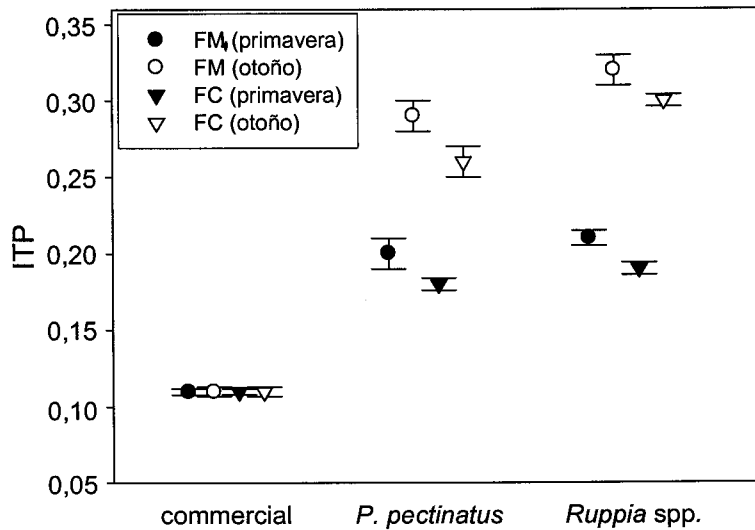


Figura 5-2. Valores del ITP<sub>i</sub> (media ± e.e.) calculado para los excrementos producidos en primavera y otoño por la focha moruna (FM) y por la focha común (FC) con los diferentes tipos de alimentos.

### Análisis de isótopos estables

En la tabla 5-2 se muestran las firmas isotópicas obtenidas tras analizar las muestras de los alimentos que comieron las fochas durante los experimentos.

#### δ<sup>13</sup>C en los excrementos

En otoño, la firma isotópica de C<sup>13</sup> fue similar entre los excrementos de focha moruna y común (Tabla 5-3), tanto si éstas comieron alimento comercial ( $F_{1,8} = 0,2$ ,  $P = 0,634$ ), *P. pectinatus* ( $F_{1,8} = 1,5$ ,  $P = 0,253$ ), o *Ruppia* ( $F_{1,8} = 0,4$ ,  $P = 0,839$ ). Estos mismos resultados se obtuvieron en primavera. Por lo tanto, la firma isotópica de C<sup>13</sup> fue similar entre los excrementos de las dos especies de fochas (Tabla 5-3), tanto si éstas se

alimentaron con alimento comercial ( $F_{1,8} = 0,001$ ,  $P = 0,935$ ), con *P. pectinatus* ( $F_{1,8} = 0,003$ ,  $P = 0,987$ ), o con *Ruppia* ( $F_{1,8} = 0,1$ ,  $P = 0,751$ ).

#### $\delta^{15}\text{N}$ en los excrementos

En otoño, la firma isotópica de  $\text{N}^{15}$  no difirió entre los excrementos de las fochas moruna y común, cuando éstas comieron alimento comercial ( $F_{1,8} = 0,6$ ,  $P = 0,477$ ), o *Ruppia* ( $F_{1,8} = 3,5$ ,  $P = 0,098$ ). Sin embargo, sí que difirió cuando las dos especies comieron *P. pectinatus* ( $F_{1,8} = 15,9$ ,  $P = 0,004$ ; Tabla 5-3). En comparación con los excrementos de focha moruna, los de focha común mostraron una reducción del 0,72‰ en su  $\delta^{15}\text{N}$ . En primavera, la firma isotópica de  $\text{N}^{15}$  difirió entre los excrementos de las fochas moruna y común que fueron producidos con las dietas de *P. pectinatus* ( $F_{1,8} = 6,2$ ,  $P = 0,037$ ), y *Ruppia* ( $F_{1,8} = 9,9$ ,  $P = 0,001$ ). Sin embargo, ésta fue similar entre aquellos excrementos producidos con el alimento comercial ( $F_{1,8} = 3,1$ ,  $P = 0,118$ ; Tabla 5-3). Los excrementos de focha moruna, cuando éstas se alimentaron de *P. pectinatus* y *Ruppia*, estuvieron enriquecidos en un 4,45‰ y 3,37‰, respectivamente, en su  $\delta^{15}\text{N}$  en comparación con los excrementos de la focha común.

**Tabla 5-2.** Valores (media  $\pm$  d.e., en todos los casos  $n = 5$ ) de las firmas isotópicas de N y C en los alimentos dados a la focha moruna y a la focha común en otoño y en primavera.

Dieta	Estación	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Comercial	Otoño	$1,67 \pm 0,15$	$-22,18 \pm 0,33$
	Primavera	$1,84 \pm 0,15$	$-21,85 \pm 0,22$
<i>P. pectinatus</i>	Otoño	$8,08 \pm 0,23$	$-16,27 \pm 0,39$
	Primavera	$11,32 \pm 0,28$	$-22,15 \pm 0,08$
<i>Ruppia</i>	Otoño	$5,45 \pm 0,49$	$-10,45 \pm 0,19$
	Primavera	$7,10 \pm 0,11$	$-17,64 \pm 0,08$

**Tabla 5-3.** Valores (media  $\pm$  d.e., en todos los casos  $n = 5$ ) de las firmas isotópicas de N y C en los excrementos de focha moruna (FM) y de focha común (FC) en otoño y en primavera para los diferentes tipos de alimentos.

Dieta	Especie	Estación	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
comercial	FM	Otoño	$4,97 \pm 1,32$	$-22,61 \pm 0,73$
		Primavera	$5,28 \pm 1,04$	$-22,92 \pm 0,90$
	FC	Otoño	$4,30 \pm 1,73$	$-22,80 \pm 0,82$
		primavera	$4,24 \pm 0,86$	$-22,87 \pm 0,86$
<i>P. pectinatus</i>	FM	Otoño	$9,23 \pm 0,36$	$-16,44 \pm 0,25$
		Primavera	$15,78 \pm 4,18$	$-22,18 \pm 0,18$
	FC	Otoño	$8,51 \pm 0,19$	$-17,00 \pm 0,98$
		Primavera	$11,33 \pm 0,99$	$-22,18 \pm 0,24$
<i>Ruppia</i>	FM	Otoño	$11,96 \pm 1,14$	$-13,58 \pm 4,46$
		Primavera	$12,62 \pm 1,12$	$-18,36 \pm 1,32$
	FC	Otoño	$10,61 \pm 1,14$	$-13,07 \pm 4,89$
		primavera	$8,89 \pm 2,27$	$-18,63 \pm 1,34$

## DISCUSIÓN

Las fochas moruna y común se alimentan principalmente de macrófitos acuáticos sumergidos (Cramp & Simmons 1980, Fairall 1981, Fernández-Palacios & Raya 1991, Taylor & Van Perlo 1998). Aunque en España ambas especies son simpátricas y se alimentan de las mismas especies de plantas (Fernández-Palacios & Raya 1991), los resultados aquí presentados sugieren que hubo diferencias entre especies en la eficiencia con la que éstas asimilan el alimento ingerido, y tales diferencias podrían afectar a sus éxitos ecológicos.

El tamaño de partícula fue mayor en los excrementos de focha moruna que en los de focha común, cuando éstas se alimentaron a base de plantas acuáticas. Además, el tamaño de partícula en los excrementos fue mayor en otoño que en primavera con las dietas naturales en ambas especies. Algunas aves acuáticas herbívoras muestran en el tracto digestivo una retención selectiva relacionada con el tamaño de partícula de alimento. Así, las partículas de alimento de menor tamaño son retenidas en los ciegos intestinales, mientras que las partículas de mayor tamaño pasan más rápidamente a través del intestino delgado (véase revisión en Durant 2003). El hecho de que una partícula de alimento sea retenida durante más tiempo facilita su digestión (Bjorndal et al. 1990, Clauss et al. 2004). Por lo tanto, las diferencias encontradas en el tamaño de partícula de los excrementos de las fochas entre primavera y otoño, sugiere que la eficiencia de asimilación del alimento sería más baja en esta última estación, cuando el contenido en fibra de las dietas naturales es mayor. Por otro lado, el mayor tamaño de partícula encontrado en los excrementos de focha moruna respecto a los de focha común, sugiere que la primera especie sería menos eficiente



digiriendo el alimento que la segunda. Los resultados de Fairall (1981) también sugieren que la focha moruna puede no ser muy eficiente a la hora de digerir ciertos tipos de alimentos.

Las diferencias entre  $\delta^{13}\text{C}$  son utilizadas para detectar diferentes fuentes de C en la dieta de los consumidores (Fry & Sherr 1984, Haramis et al. 2001, Hobson et al. 2003, Sponheimer et al. 2003a). Aquí, no se encontraron diferencias significativas entre especies en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en los excrementos para ninguna de las dietas. Por otra parte, este resultado era el esperado ya que a las fochas comieron el mismo tipo de alimento que se recolectaron en los mismos sitios.

En este estudio, no se encontraron diferencias entre las dos especies de fochas en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de sus excrementos cuando éstas se alimentaron con el alimento comercial, ni en primavera ni en otoño. Sin embargo, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron mayores en los excrementos de focha moruna que en los de focha común cuando las aves se alimentaron con las dietas naturales, excepto con la dieta de *Ruppia* en otoño. Aquí, se asumió que el contenido de nutrientes presente en las plantas fue el mismo para las dos especies de fochas, por lo que las diferencias en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre los excrementos de focha moruna y común podrían ser explicadas por diferencias entre especies en el fraccionamiento isotópico durante el proceso digestivo (Hobson & Clark 1992, Webb et al. 1998, Oelbermann & Schew 2002, Sponheimer et al. 2003a, Podlesack et al. 2005). Así, y aunque las aves fueron alimentadas con el mismo tipo de plantas recolectadas en los mismos sitios, las diferencias encontradas entre especies en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en los excrementos indicarían que las plantas fueron de diferente calidad nutricional para la focha moruna y común (Hobson & Clark 1992).

El principal producto de excreción de nitrógeno en aves es el ácido úrico, el cual muestra una reducción de  $N^{15}$  respecto a la dieta (Hobson et al. 1993, Vanderklift & Ponsard 2003). Además del nitrógeno que se excreta, los excrementos pueden incluir el nitrógeno no digerido de la dieta (Sponheimer et al. 2003b). Esto sugiere que las diferencias en el  $\delta^{15}N$  excretado por los animales que han sido alimentados con la misma dieta pueden deberse a diferencias en la eficiencia a la hora de usar el nitrógeno. Bajo estas circunstancias, el hecho de que el valor de  $\delta^{15}N$  fuese mayor en los excrementos de focha moruna que en aquellos de focha común, probablemente suponga un menor enriquecimiento de  $N^{15}$  en los tejidos corporales de la primera especie, sugiriendo que la eficiencia digestiva de la primera especie fue más baja que el de la segunda. Aparentemente, este patrón estaría relacionado con la menor habilidad de la focha moruna respecto a la común a la hora de triturar el alimento, como sugirió el mayor tamaño de partícula encontrado en los excrementos de la primera especie, cuando el contenido de fibra en el alimento aumentó. Sin embargo, en otoño, cuando las aves se alimentaron con *Ruppia* no hubo diferencia entre especies en el valor de  $\delta^{15}N$  en los excrementos. En principio, este resultado sería contrario a las predicciones hechas en este estudio, ya que el contenido de fibra de estas plantas fue mayor en otoño que en primavera. Dado que la *Ruppia* es encontrada en humedales salinos, puede ser que cuando se incrementó la salinidad del agua en los humedales (finales de verano / principios de otoño), la sal pudo interferir en la eficiencia de asimilación de los nutrientes en ambas especies (Prop et al. 2005).

Los resultados de este estudio pueden tener implicaciones para explicar por qué es diferente el éxito de las fochas moruna y común en el sudoeste de España. A pesar de que en esta región las dos especies tienen similar tamaño de puesta y similar número de pollos

nacidos, la supervivencia de los pollos es mucho menor en la focha moruna que en la común, y estas diferencias se ven acentuadas cuando los niveles de agua de los humedales son más bajos (véase capítulo II). Se ha sugerido que el hidroperíodo en los humedales del sudoeste de España se ha ido acortando durante las últimas décadas como resultado de la aceleración de la tasa de los procesos de sedimentación derivada del aumento de las prácticas agrícolas que se llevan a cabo entorno a los humedales, lo cual acortaría la longitud de los períodos en los que hay disponibles macrófitos sumergidos de gran calidad nutritiva para las aves acuáticas (Amat & Raya 2004). Estas alteraciones en el hábitat, como sugieren los resultados de este estudio, afectarían más negativamente a la focha moruna que a la común. Bajo este escenario, las diferencias encontradas en la eficiencia de asimilación del alimento entre las dos especies con el incremento del contenido en fibra, sugieren que la fisiología juega un papel importante a la hora de poder explicar los problemas de conservación de la focha moruna en España.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amat, J.A.** 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* **31**: 61-79.
- Amat, J.A. & Raya, C.** 2004. Focha Moruna *Fulica cristata*. *Libro Rojo de las Aves de España* (eds A. Madroño, C. González & J.C. Atienza), pp. 199-202. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/Birdlife, Madrid.
- Barko, J.W., Gunnison, D. & Carpenter, S.R.** 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* **41**: 41-65.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B. & Moore, J.E.** 1990. Digestive fermentation in herbivores: effect of food particle size. *Physiological Zoology* **63**: 710-721.
- Buchsbaum, R. Wilson, J. & Valiela, I.** 1986. Digestibility of plant constituents by Canada geese and Atlantic brant. *Ecology* **67**: 386-393.
- Carmichael, R.H., Rutecki, D., Annett, B., Gaines, E. & Valiela, I.** 2004. Position of horseshoe crabs in estuarine food webs: N and C stable isotopic study of foraging ranges and diet composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **299**: 231-253.
- Clauss, M., Schwarm, A., Ortmann, S., Alber, D., Flach, E.J., Kuehne, R., Hummel, J., Streich, W.J. & Hofer, H.** 2004. Intake, ingesta retention, particle size distribution and digestibility in the Hippopotamidae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology* **139**: 449-459.

- Cornelissen, J.H.C., Queded, H.M., Gwynn-Jones, D., Van Logtestijn, R.S.P., De Beus, M.A.H., Kondratchuk, A. Callaghan, T.V. & Aerts, R.** 2004. Leaf digestibility and litter decomposability area related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology* **18**: 779-786.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1980. The Birds of the Western Palearctic, Vol.2. Oxford University Press, Oxford.
- Drobney, R.D.** 1984. Effect of diet on visceral morphology of breeding wood ducks. *Auk* **101**: 93-98.
- Durant, D.** 2003. The digestion of fibre in herbivorous Anatidae – a review. *Wildfowl* **54**: 7-24.
- Fairall, N.** 1981. A study of the bioenergetics of the redknobbed coot *Fulica cristata* on a South African estuarine lake. *South African Journal of Wildlife Research* **11**: 1-4.
- Fernández-palacios, J. & Raya, C.** 1991. Biología de la focha cornuda (*Fulica cristata*) en el Bajo Guadalquivir: situación y biología. *Alytes* **6**: 159-185.
- Fry, B. & Sherr, E.B.** 1984.  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions to Marine Science* **27**, 13-47.
- Haramis, G.M., Jorde, D.G., Macko, S.A. & Walker, J.L.** 2001. Stable-isotope analysis of canvasback winter diet in upper Chesapeake Bay. *Auk* **118**: 1008-1017.
- Hobson, K.A. & Clark, R.G.** 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors affecting diet-tissue fractionation. *Condor* **94**:189-197.

- Hobson, K.A., Alisauskas, R.T. & Clark, R.G.** 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor* **95**: 399-394.
- Hobson, K.A., Wassenaar, L.I., Milá, B., Lovette, I., Dingle, C. & Smith, T.B.** 2003. Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in a Ecuadorean hummingbird community. *Oecologia* **136**: 302-308.
- Jones, R.I., King, L., Dent, M.M., Maberly, S.C. & Gibson, C.E.** 2004. Nitrogen stable isotope ratios in surface sediments, epilithon and macrophytes from upland lakes with differing nutrient status. *Freshwater Biology* **49**: 382-391.
- Karasov, W.H.** 1986. Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **1**: 101-104.
- Karasov, W.H.** 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological interactions. *Studies in Avian Biology* **13**: 391-415.
- Kehoe, F.P., Ankney, C.D. & Alisauskas, R.T.** 1988. Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology* **66**: 1597-1602.
- López-Calleja, M.V. & Bozinovic, F.** 1999. Feeding behavior and assimilation efficiency of the rufous-tailed plantcutter: a small avian herbivore. *Condor* **101**: 705-710.
- Menéndez, M.** 2002. Net production of *Ruppia cirrhosa* in the Ebro Delta. *Aquatic Botany* **73**: 107-113.

- Oelbermann, K. & Scheu, S.** 2002. Stable isotope enrichment ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae:Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia* **130**: 337-344.
- Podlesak, D.W., McWilliams, S.R. & Hatch, K.A.** 2005. Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intra-individual changes in the diet of migratory songbirds. *Oecologia* **142**: 501-510.
- Prop, J., van Marken Lichtenbelt, W.D., Beekman, J.H. & Faber, J.F.** 2005. Using food quality and retention time to predict digestion efficiency in geese. *Wildlife Biology* **11**: 21-29.
- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Passey, B., Roeder, B., Shipley, L., Lopez, E., Cerling, T., Dearing, D. & Ehleringer, J.** 2003a. An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 871-876.
- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Roeder, B., Hammer, J., Passey, B., West, A., Cerling, T., Dearing, D. & Ehleringer, J.** 2003b. Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair  $\delta^{15}\text{N}$  values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology* **13**: 80-87.
- Statsoft, Inc.** 2001. *STATISTICA (Data Analysis Software System)*, Version 6. StatSoft, Tulsa, OK.
- Taylor, B. & Van Perlo, B.** 1998. *Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World*. Pica Press, Sussex.

- Thursby, G.B. & Harlin, M.M.** 1984. Interactions of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate. *Marine Biology* **83**: 61-67.
- Vanderklift, M.A. & Ponsard, S.** 2003. Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**: 169-182.
- Van Wijk, R.J.** 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquatic Botany* **31**: 211-258.
- Veloso, C. & Bozinovic, F.** 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* **74**: 2003-2010.
- Webb, S.C., Hedges, R.E.M. & Simpson, S.J.** 1998. Diet quality influences the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of locusts and their biochemical components. *Journal of Experimental Biology* **201**: 2903-2911.
- Ziswiler, V. & Farner, D.S.** 1972. Digestion and the digestive system. In: *Avian Biology*, Vol. 2 (eds D.S. Farner & J.R. King), pp. 343-430. Academic Press, New York.



**CAPÍTULO VII. SINTESIS Y CONCLUSIONES**

## SÍNTESIS

A lo largo del último siglo y medio la focha moruna ha sufrido una fuerte regresión en la Península Ibérica, no sólo en su tamaño poblacional, sino también en su área de distribución. El bajo éxito en la reproducción (capítulo II), o la mayor dificultad para encontrar alimento (capítulo IV) de la focha moruna respecto a la focha común, sugieren que las condiciones del hábitat en los humedales del sudoeste de España no son, actualmente, las más idóneas para asegurar la persistencia de la primera especie en esta región.

Las variaciones estacionales observadas en el número de fochas morunas presentes en los diferentes humedales del área de estudio (capítulo I), sugieren que el hábitat favorable para la especie depende de varios aspectos de la hidrología de los humedales relacionados con diferentes escalas temporales. El primer aspecto de la hidrología se relacionaría con los niveles de agua en un momento dado, probablemente a causa de la importancia que la profundidad del agua tiene para favorecer el desarrollo de macrófitos sumergidos de calidad nutritiva rentable (capítulos V y VI).

El segundo aspecto estaría relacionado con la disminución en la profundidad que durante el verano experimentan muchos humedales, lo que determinaría una disminución en la calidad nutritiva de los recursos alimenticios que haría que las fochas morunas se desplazasen a otros humedales, que actuarían como “refugios” a final de verano y en los que las condiciones serían más propicias. En la actualidad, en el sudoeste de España las fochas morunas a final de verano se concentran en unos pocos sitios donde el agua es mantenida artificialmente (salinas, granjas piscícolas, Cañada de los Pájaros; véase capítulo

I). En alguno de esos lugares se les proporciona alimento (Cañada de los Pájaros), sugiriendo que sería la falta de alimento de calidad nutritivamente rentable lo que haría que las fochas se desplazasen desde humedales naturales y protegidos a otros artificiales, alguno de los cuales carece de protección legal. En estos últimos lugares las fochas morunas resultarían muy vulnerables a la caza (capítulo IV).

Por tanto el hábitat de las fochas morunas debe entenderse como un sistema altamente dinámico sobre una escala espacial amplia, siendo sobre esta base sobre la que habría que plantear estrategias de gestión y conservación. La disminución periódica de los niveles de agua en los humedales podría afectar positivamente a la calidad de los recursos alimenticios y a la nidificación de las fochas morunas una vez que esos humedales recuperasen unos altos niveles de agua. Asegurar que durante períodos de sequía, tanto estacionales como a más largo plazo, haya humedales que puedan actuar como refugios para la especie puede ser crítico para la conservación de la focha moruna en España. Dado que en la actualidad este tipo de refugios en el sudoeste de España queda limitado en su mayoría a humedales artificiales o muy transformados, el nivel del agua se podría manejar a fin de proporcionar un hábitat adecuado a las fochas morunas durante períodos de sequía. Una distribución espacial lo más amplia posible de este tipo de refugios aseguraría que alguno de ellos presentase condiciones adecuadas para la focha moruna durante los períodos de sequía.

## **Conclusiones**

1. Las características de los humedales del sudoeste de España, mostrando una marcada estacionalidad a lo largo del año, obligaron a las fochas a realizar desplazamientos

desde las zonas donde habían criado hacía zonas donde pasaron la época desfavorable ocasionada por la sequía estival, siendo en algunos de ellos vulnerables a la caza. Por lo tanto, la existencia de humedales protegidos donde la focha moruna pueda pasar el verano puede resultar crucial para la conservación de la especie en España.

2. La variabilidad climática característica de la región mediterránea, actuando sobre las condiciones del hábitat que se dan en los humedales, fue un importante factor que influyó en la biología de la reproducción de las fochas. El bajo éxito de la reproducción observado en la focha moruna respecto a la focha común sugirió que las actuales condiciones del hábitat en los humedales del sudoeste de España son más desfavorables para la primera especie.
3. La focha moruna y la focha común mostraron la misma estrategia a la hora de alimentar a sus pollos, aunque la primera especie la llevó a cabo con una eficiencia más baja. Las variaciones en las condiciones del hábitat afectaron el comportamiento de aprovisionamiento de alimento a los pollos de las dos especies, aunque el descenso en la calidad del hábitat afectó más negativamente a este comportamiento en la focha moruna.
4. Actualmente, la población de focha moruna del sudoeste de España es incapaz de mantenerse por sí sola, y requiere de la incorporación de ejemplares externos, bien procedentes de las sueltas de ejemplares nacidos en cautividad, o bien de ejemplares procedentes de los humedales de Marruecos, para su persistencia.
5. La calidad del hábitat para la focha moruna, como sugirió su comportamiento de forrajeo, es hoy en día mejor en Marruecos que en España. Sin embargo, se encontraron indicios que hacen presagiar que la calidad del hábitat de las fochas en el noroeste de

Marruecos puede estar disminuyendo. La conservación de los humedales del noroeste de Marruecos puede ser esencial para facilitar la persistencia de la especie en España, no sólo como una fuente de individuos, sino también por permitir la conectividad entre los humedales del sudoeste de España y otros humedales de Marruecos como pueden ser los situados en la región del Atlas Medio.

6. La eficiencia digestiva de la focha moruna fue más baja que la de la focha común, y las diferencias entre especies aumentaron cuando se produjo un incremento en el contenido de fibra del alimento.



## UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el tribunal en el día de la fecha, integrado por los abajo firmantes, para evaluar la tesis doctoral de D. *NICOLAS VARO DEL CAÑ* titulada *"ECOLOGÍA DE LAS FICHAS MORNINO Y COMÚN EN UN ARBOL DE SIMPATÍA"*

acordó otorgarle la calificación de

Sevilla, a *28* de *MAYO* de 200 *7*

Vocal,

Vocal,

Vocal,

Presidente,

Secretario,

Doctorando,