

TD 532

R-8698



ECOLOGIA DE POBLACIONES DEL CERNICALO PRIMILLA

Falco naumanni

161 18
Sevilla

Alva Lafitte

Trabajo realizado en la Estación Biológica de Doñana (CSIC) para optar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas

Septiembre 1991

Autor: Juan José Negro Balmaseda

Director: Dr. Fernando Hiraldo Cano

Facultad de Biología
Universidad de Sevilla

AGRADECIMIENTOS

No hubiera realizado esta tesis sin la ayuda del Dr. Fernando Hiraldo, mi director, que sugirió el tema de estudio, consiguió la financiación para llevarlo a cabo y estuvo siempre cerca aconsejando y resolviendo dudas. Con el Dr. José Antonio Donázar compartí el trabajo de campo y muchas jornadas analizando y discutiendo datos. Tengo también una deuda especial con Manuel de la Riva, que lleva dedicados cuatro años de su vida laboral a la observación de los cernícalos primillas, y con María José Torres, que consintió en pasar gran parte de su tiempo libre en las colonias y ha proporcionado un estímulo constante para la realización de este trabajo.

Estoy profundamente agradecido a todos aquellos que me ayudaron en diversas fases del trabajo de campo, especialmente durante los anillamientos. Espero no olvidarme de ninguno: Javier Bustamante, José María Bermúdez, Javier Balbontín, Gabriel Vilches, Inmaculada Llach, Alejandro Rodríguez, Alejandro Travaini, Máximo Negro, Enrique Negro, Pilar Gaona, Javier Sánchez, Rafael Villafuerte.

Otros compartieron conmigo sus conocimientos. Enrique Collado siempre tuvo respuesta para mis cuestiones sobre estadística o manejo de programas de ordenador. Javier Bustamante y Alejandro Travaini me enseñaron a utilizar un procesador de texto. Alfonso Lazo resolvió interminables problemas con el Harvard Graphics y con el BMDP -aquí destacan también Ramón Soriguer y Javier Juste-. Miguel Ferrer me sugirió numerosas ideas. María del Carmen Blázquez se entretuvo en enseñarme el manejo de un programa que calcula áreas de campeo.

Juan Calderón, Luis García, José Dorado y Luis García, de la Sección de Anillamiento, diseñaron y fabricaron anillas especiales para los cernícalos primillas. A la Dra. Ana Andreu y al Dr. Miguel Delibes les agradezco todas las facilidades que me han dado para realizar el trabajo en la Estación Biológica.

CONTENIDOS

INTRODUCCION	1
Breve introducción a la especie	2
Organización de la tesis	3
AREA DE ESTUDIO	6
METODOLOGIA GENERAL	7
Métodos de captura de adultos y pollos	9
Estimación de la fecha de puesta y la edad de los pollos	11
Técnicas de marcaje	11
Observaciones de ecología del comportamiento	13
Seguimientos mediante radiotelemetría	14
Análisis y tratamiento gráfico de los datos	14

Parte I. Estatus migratorio

Capítulo 1.-Patrones de distribución y abundancia de los cernícalos	
primillas invernantes en España	15
Introducción	15
Métodos	16
Resultados	17
Distribución y abundancia invernales	17
Proporción de sexos y edades	17
Patrón de estancia en la colonia	20
Discusión	23
Distribución y abundancia invernales	23
Proporción de sexos y edades	23
Procedencia y densidad de los invernantes	24
Resumen	24

Parte II. Ecología del comportamiento

Capítulo 2.- Comportamiento copulatorio de los cernícalos primillas:	
competencia espermática y estrategia reproductiva mixta	26

Introducción	26
Métodos	28
Resultados	29
Frecuencia de cópulas intrapareja	29
Patrón diario de cópulas intrapareja	30
Tasa de cópulas intrapareja y estancia en la colonia de los individuos	32
Relación entre las cópulas intrapareja, fecha de puesta y cebas de pareja	35
Cópulas extrapareja	35
Discusión	36
Patrón de cópulas intrapareja y competencia espermática	36
Estrategia reproductiva mixta de los machos	41
Resumen	43
Capítulo 3.- Emparejamientos poligínicos	44
Introducción	44
Métodos	44
Resultados	44
Discusión	47
Resumen	48
Capítulo 4.- Análisis funcional de las cebas de pareja	49
Introducción	49
Métodos	50
Resultados	50
Frecuencia y distribución de las cebas	50
Relación entre las cebas de pareja y las cópulas	52
Evolución estacional del peso de machos y hembras	52
Relación entre las cebas de pareja y los parámetros de la puesta	54
Papel del macho y la hembra en la incubación	54
Discusión	54
Resumen	56
Capítulo 5.- Cleptoparasitismo intraespecífico	58

Introducción	58
Métodos	58
Resultados	58
Disponibilidad de alimento	58
Cleptoparasitismo y canibalismo	59
Discusión	62
Resumen	64
Capítulo 6.- Adopciones naturales de jóvenes	65
Introducción	65
Métodos	65
Resultados	66
Discusión	68
Resumen	72
Parte III. Ecología reproductiva	
Capítulo 7.- Selección del nido	73
Introducción	73
Métodos	74
Resultados	75
Discusión	79
Resumen	80
Capítulo 8.- Fenología y éxito reproductor	82
Introducción	82
Métodos	82
Resultados	84
Fenología de la reproducción	84
Tamaño de puesta y su variación estacional	84
Exito reproductor	89
Mortalidad de los pollos	95

Discusión	95
Fecha y tamaño de puesta	95
Exito reproductor y su variación estacional	98
Resumen	99

Parte IV. Dinámica de poblaciones

Capítulo 9.- Proporción de sexos en las nidadas	101
Introducción	101
Métodos	102
Resultados	103
Discusión	103
Resumen	106
Capítulo 10.- Dispersión post-reproductiva. Fidelidad a la colonia, al nido y a la pareja	107
Introducción	107
Métodos	108
Resultados	108
Fidelidad a las colonias	108
Fidelidad al nido	110
Fidelidad a la pareja	110
Discusión	111
Fidelidad a la colonia	111
Fidelidad al nido y a la pareja	111
Resumen	112
Capítulo 11.- Dispersión de los jóvenes	113
Introducción	113
Métodos	114
Resultados	115
Dispersión premigratoria	115
Características de los individuos que son controlados después	

de su primer invierno	115
Dispersión natal	118
Diferencias entre los individuos que retornan a sus colonias natales y los que se dispersan	121
Discusión	121
Dispersión premigratoria	121
Dispersión natal	122
Resumen	124
Capítulo 12.- Modelo demográfico del cernícalo primilla	126
Introducción	126
Parámetros demográficos	126
Supervivencia de los adultos	126
Supervivencia preadulta	127
Edad de la primera reproducción	127
Éxito reproductor	128
Dinámica de poblaciones	128
Tasa de crecimiento geométrico de la población	128
Ecuación característica	128
Análisis de sensibilidad	129
Discusión	130
Resumen	133
Parte V. Uso del espacio	
Capítulo 13.- Áreas de campeo de los cernícalos primillas	134
Introducción	134
Métodos	135
Resultados	137
Área de influencia de la colonia	137
Variación estacional del área de influencia	139
Intensidad de uso del área de influencia	139
Actividad diaria y su relación con el uso del espacio	139
Patrones individuales de uso del espacio y diferencias intersexuales	145

Discusión	147
Resumen	149

Parte VI. Conservación

Capítulo 14.- Contaminación de los huevos por organoclorados y metales pesados	150
Introducción	150
Métodos	151
Resultados	152
Residuos organoclorados	152
Metales pesados en el contenido de los huevos	152
Discusión	152
Resumen	154
Capítulo 15.- Amenazas para la especie y medidas de conservación	157
Introducción	157
Amenazas	158
Problemas asociados a los edificios que albergan colonias	158
Transformaciones del hábitat	159
Competencia interespecífica	160
Persecución humana	160
Medidas de conservación	162
Mantenimiento de la población	162
Control de las restauraciones en los edificios que albergan colonias	163
Restablecimiento de poblaciones desaparecidas y ampliación del área de distribución de la especie	164
Campañas de divulgación	165
Investigación	165
BIBLIOGRAFIA	166
CONCLUSIONES	187

Lista de figuras

1. Area de estudio	8
2. Distribución de los cernícalos primillas en Andalucía. 2a) Localización de las colonias. 2b) Mapa de contorno de la distribución y abundancia en la estación reproductiva. 2c) Mapa de contorno de la distribución y abundancia de invernantes	19
3. Patrón invernal de estancia en la colonia	21
4. Frecuencia diaria de cópulas de 13 parejas de cernícalo primilla	31
5. Variación horaria y estacional en la frecuencia de cópulas	33
6. Patrón de estancia en la colonia de machos y hembras durante el periodo copulatorio	34
7. Frecuencia de cópulas extrapareja dirigidas a hembras emparejadas y a hembras no emparejadas	37
8. Variación estacional de a) frecuencia de las cebas de pareja, b) proporción de tiempo pasado por las hembras en la colonia y, c) frecuencia de cópulas	51
9. Variación estacional del peso de machos y hembras adultos	53
10. Evolución del peso de los pollos desde el inicio del crecimiento de las plumas de vuelo hasta el abandono del nido (media \pm DE). Se incluyen los pesos de pollos encontrados al pie de los nidos	60
11. Frecuencia diaria de cebas en los nidos natal (7S) y adoptivo (6S) de un pollo adoptado	69
12. Distribución de las fechas de puesta en 1988, 1989 y 1990	90
13. Frecuencia de los diferentes tamaños de puesta	91
14 Declive estacional en el tamaño de puesta y en el éxito reproductor	92
15. Puestas abandonadas, mortalidad de huevos y pollos y éxito reproductor en relación al potencial reproductivo	93

16. Variación estacional en la proporción de nidos que fracasan	94
17. Rango en la nidada de los jóvenes que mueren antes de abandonar el nido	96
18. Rango en la nidada de los jóvenes que superan el primer invierno	117
19. Distancias de dispersión natal de machos y hembras	119
20. Localizaciones de jóvenes dispersantes, mostradas en relación a su lugar de nacimiento	120
21. Area de influencia de la colonia de Mairena del Alcor en el periodo 1989-1990	138
22. Variación estacional en el uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor	140
23. Intensidad de uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor	141
24. Intensidad de uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor durante el periodo invernal	142
25. Intensidad de uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor durante la crianza de los pollos	143
26. Areas de uso intensivo de los dos miembros de una pareja de cernícalos primillas nidificante en la colonia de Mairena del Alcor	144

Lista de tablas

1. Censo de cernícalos primillas invernantes en colonias de Andalucía en 1988	18
2. Primeras llegadas de cernícalos primillas a colonias de Extremadura en 1989	22
3. Inversión diferencial de los machos bígamos en las hembras primarias y secundarias	46
4. Frecuencia de adopciones de jóvenes	67
5. Medias (\pm DE) para variables seleccionadas de los nidos de cernícalo primilla y otras cavidades	76
6. Frecuencia de cavidades y de nidos de cernícalo primilla en diferentes orientaciones	77
7. Resumen de datos concernientes a la ocupación de nidos en Arahal y Morón de la Frontera	78
8. Parámetros reproductivos durante el periodo de estudio	85
9. Parámetros reproductivos básicos de las colonias estudiadas en 1988	86
10. Parámetros reproductivos básicos de las colonias estudiadas en 1989	87
11. Parámetros reproductivos básicos de las colonias estudiadas en 1990	88
12. Frecuencia de nidadas de diferente composición de sexos	104
13. Número de pollos de cada sexo en tres periodos consecutivos de la estación reproductiva	105
14. Recuperaciones lejanas de jóvenes en época premigratoria	116
15. Sensibilidad de λ a cambios en los parámetros demográficos estimados para el cernícalo primilla	131
16. Areas de campeo (Km^2) de 8 individuos adultos reproductores de ambos sexos, definidas según el método del mínimo polígono convexo (MPC) y el método de la media armónica (isolíneas del 90 y del 75%)	146
17. Residuos organoclorados (ppm en peso fresco) en el contenido de huevos de cernícalo primilla	155

18. Concentración de metales pesados (ppm en peso fresco) en el contenido de huevos de cernícalo primilla	156
19. Causas de mortalidad de cernícalos primillas adultos	161

INTRODUCCION

El cernícalo primilla es probablemente el ave de presa que sufre una regresión más importante en España desde la promulgación del Real Decreto que en 1973 declaraba protegidas a todas las rapaces ibéricas. La tendencia regresiva es general en toda su área de distribución Europea y sus causas no se conocen con precisión (Cramp y Simmons 1980, Biber 1990). Resulta sorprendente, además, la escasez de información sobre aspectos básicos de la biología de la especie, especialmente considerando su carácter gregario y accesibilidad (nidifica habitualmente en núcleos urbanos). La necesidad de aumentar los conocimientos sobre el cernícalo primilla para contribuir a su conservación motivó que la especie fuera elegida objeto de un amplio estudio ecológico a medio plazo. Esta tesis forma parte del citado proyecto, que desde 1988 desarrolla un equipo de investigadores de la Unidad de Biología de la Conservación (Estación Biológica de Doñana) bajo la dirección del Dr. F. Hiraldo.

Tal como señaló Newton (1979), la comprensión de cualquier problema ecológico básico depende de la elección de una especie adecuada (y preferiblemente abundante) para su estudio. En contraste con la mayoría de las aves de presa, que se encuentran en densidades muy bajas y en lugares de difícil acceso, el cernícalo primilla nidifica en colonias urbanas y en algunas regiones, como el valle del Guadalquivir, es todavía localmente abundante. Era factible plantear estudios de ecología del comportamiento y ecología reproductiva en el tiempo previsto de duración de la tesis (tres años de trabajo de campo), puesto que se podrían controlar varias parejas simultáneamente cada año. Por otro lado, su pequeño tamaño dentro de las falconiformes sugería un corto tiempo de generación y un rápido recambio poblacional, características que permitirían extraer conclusiones sobre dinámica de poblaciones en un plazo relativamente breve. El marcado dimorfismo sexual, que se manifiesta incluso en los pollos en nido (Cramp y Simmons 1980), posibilita el estudio de numerosos problemas en los que es conveniente conocer la contribución de cada sexo.

Breve introducción a la especie

El área de cría del cernícalo primilla se encuentra en los países mediterráneos, Oriente Medio, Rusia y China, siempre al sur de los 55° de latitud Norte (Cramp y Simmons 1980). Tras la reproducción migran al sur del Sahara y las mayores concentraciones de invernantes se observan en Sudáfrica (Siegfried y Skead 1971), aunque a veces siguen a las plagas de langosta en otras zonas subtropicales (Moreau 1972). Se han observado también invernantes en el sur del España (Andrada y Franco 1975) y en el noroeste de Africa (Cade 1982). Mackworth-Pread y Grant (1962) distinguieron dos razas: F. n. naumanni, incluyendo la mayoría de las poblaciones, y F. n. pekinensis, localizado en China. Actualmente la especie se considera monotípica (Cramp y Simmons 1980, Glutz y cols. 1971).

De vocación esteparia, los cernícalos primillas ocupan hábitats abiertos, generalmente tierras cultivadas o pastizales de baja altitud (por debajo de los 500 m). La base de su dieta está constituida por invertebrados y se les puede considerar especialistas en la captura de grandes ortópteros (*Gryllidae*, *Acrididae*, *Tettigonidae* y *Gryllotalpidae*) (Glutz y cols. 1971, Cramp y Simmons 1980). Nidifican habitualmente en colonias, característica que comparten con los cernícalos patirrojos (Falco vespertinus), que también son básicamente insectívoros y con los cuales forman a veces bandos mixtos durante la migración y en las zonas de invernada (Cramp y Simmons 1980). Al igual que el resto de las especies del género, los cernícalos primillas no construyen nidos y utilizan cavidades, habitualmente localizadas en edificaciones y, sólo raras veces, en cortados naturales. Practican la caza en grupos, que en ocasiones reúnen a varios cientos de individuos (Fanshawe 1989) y también forman dormideros comunales (Siegfried y Skead 1971).

Cade (1982) estimó la población mundial de la especie entre 650.000 y 800.000 parejas, extrapolando al conjunto de su área de distribución una estima de 150.000 para la población Europea (Cramp y Simmons 1980). Biber (1990) estima, sin embargo, que la población europea no supera en la actualidad las 15.000 parejas y considera exagerada la

cifra aportada por Cade. En la Península Ibérica nidifican en la actualidad entre 4.000 y 5.000 (González y Merino, 1990), la mayoría de las cuales se encuentran localizadas en Andalucía (42%) y Extremadura (39%).

Aunque los cernícalos comienzan a ocupar las áreas de cría en febrero, las primeras puestas no se realizan hasta mediados de abril. Con anterioridad los machos han cebado a las hembras durante 2 ó 3 semanas. Ponen habitualmente entre 3 y 5 huevos y la incubación se prolonga durante 28 días (Glutz y cols. 1971). Los pollos, que nacen entre mediados de mayo y finales de junio, permanecen en los nidos entre 30 y 35 días (Bustamante 1990). Se ha observado también que ambos sexos comparten la incubación y la crianza de los pollos, aunque no se dispone de datos sobre la contribución de cada sexo a estas tareas. La migración hacia las zonas de invernada se realiza en agosto y septiembre.

Organización de la tesis

Uno de los tratados más influyentes sobre la biología y la conservación de las aves de presa es el titulado "population ecology of raptors" (ecología de poblaciones de rapaces) de I. Newton (1979). Bajo ese epígrafe el autor revisa aspectos de la regulación de las poblaciones de aves de presa, su comportamiento social, dispersión, movimientos, reproducción y demografía. Estos son precisamente los aspectos de la biología del cernícalo primilla (Falco naumanni) que conforman el contenido de esta tesis y de ahí su título, aunque referido esta vez a una especie en particular.

La tesis consta de 15 capítulos agrupados en 6 partes. En cada capítulo se trata un problema distinto y se han presentado como artículos independientes susceptibles de ser publicados en una revista científica -con introducción, métodos, resultados, discusión y resumen-. Las tablas y figuras se han intercalado en el texto. Para evitar repeticiones innecesarias, al inicio de la tesis se describen el área de estudio y una metodología general común a la mayoría de los problemas estudiados. La bibliografía, con referencias comunes a muchos capítulos, también se ha agrupado bajo un epígrafe único al final de la tesis.

En la primera parte de la tesis se examina el estatus migrador de la población estudiada. Aunque los cernícalos primillas tienen habitualmente áreas disyuntas de cría y de invernada, varios autores habían señalado la presencia de individuos invernantes en el sur de España (Irby 1895, Riddell 1945, Andrada y Franco 1975). Los individuos sedentarios y los migradores podrían estar sometidos a diferentes amenazas (Newton 1979). Cavé (1968) observó, por ejemplo, que la probabilidad de muerte para cernícalos reales (Falco tinnunculus) nacidos en Holanda dependía del país en el que invernaran. En Bélgica y Francia la caza intencionada era notablemente más frecuente que en otros países del oeste de Europa. También la exposición a pesticidas puede afectar desigualmente a poblaciones migradoras y sedentarias. Quizá el ejemplo más conocido sea el declive de los halcones peregrinos (Falco peregrinus) nidificantes en zonas remotas de Alaska y el Artico, que acumulaban DDT durante sus estancias invernales en América Central y del Sur. Mientras tanto, otras poblaciones de peregrinos sedentarias situadas en zonas humanizadas con bajo uso de pesticidas se mantenían estables (Fyfe y cols. 1976). También se ha sugerido que el cernícalo primilla podría acumular pesticidas prohibidos en Europa durante sus migraciones o en las zonas de invernada (Biber 1990) y en ese caso los cernícalos sedentarios presentarían menores niveles de contaminación.

La segunda parte reúne 5 capítulos que revisan otros tantos aspectos de la ecología del comportamiento de los cernícalos primillas. Los animales desarrollan pautas de comportamiento destinadas a maximizar su eficacia biológica (Krebs y Davies 1987). No obstante, las alteraciones del medio provocan en ocasiones la aparición de comportamientos aparentemente maladaptativos, tales como la adopción de jóvenes ajenos (Bustamante e Hiraldo 1990, Ferrer 1990) o sistemas de emparejamiento atípicos (Heredia y Donázar 1990). El cernícalo primilla es además una especie colonial, característica que podría favorecer la aparición de fenómenos como el cleptoparasitismo, o un aumento del riesgo de cópulas extra-pareja (Wittenberger y Hunt 1985). De hecho, hemos observado cleptoparasitismo intraespecífico (Capítulo 5) y adopciones de jóvenes (Capítulo 6), y sugerimos que ambos fenómenos podrían estar relacionados con la escasez de alimento en la

época de crianza de los pollos. Por otra parte, se han realizado muy pocos trabajos sobre la ecología del comportamiento en aves rapaces, debido a su carácter generalmente esquivo y baja densidad. El cernícalo primilla, por el contrario, se presentaba como una especie fácil de observar. En resumen, además del interés intrínseco del estudio de aspectos comportamentales en el cernícalo primilla, que puede aportar nuevos puntos de vista a temas tan debatidos actualmente como la función de una elevada frecuencia copulatoria en las aves, la observación de determinados comportamientos podría mostrarnos maladaptaciones perjudiciales para la supervivencia de la especie.

La tercera parte de la tesis examina los condicionantes del éxito reproductor de los cernícalos primillas y la disponibilidad y selección de enclaves de nidificación. El éxito en la reproducción establece el potencial de reclutamiento de la población y, debido a la dificultad de obtener estimas de supervivencia después del primer vuelo en la mayoría de las especies (Grier 1980), este parámetro suele ser el único utilizado para realizar inferencias sobre el estatus de las poblaciones. En nuestro caso, hemos analizado detalladamente los condicionantes del éxito (tamaño de puesta, mortalidad de huevos y pollos) y establecemos comparaciones con estudios anteriores de la misma especie y otras relacionadas filogenéticamente.

La cuarta parte está dedicada a la dinámica de poblaciones y examina la dispersión de los individuos, y los parámetros demográficos de la población. Los resultados se integran en un modelo demográfico (Capítulo 12), que permite evaluar las tendencias poblacionales y determinar cuál de los parámetros tiene más influencia en la tasa de crecimiento de la población. En última instancia, el modelo permite estimar el tiempo de extinción de la población. En la quinta parte se describe el área de influencia de una colonia de cernícalos primillas, obtenida mediante el seguimiento de individuos radiomarcados, y se discuten los requerimientos de espacio de los cernícalos. En la sexta y última parte, concebida para sintetizar los aspectos de conservación cubiertos en esta tesis, se detallan factores que amenazan a la especie y se recomiendan medidas que podrían paliar sus efectos negativos.

AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se llevó a cabo entre los meses de abril de 1988 y mayo de 1991, en colonias de cría de cernícalo primilla asentadas en la provincia de Sevilla. A lo largo de todo el estudio se ha desarrollado un trabajo continuado y sistemático en las colonias ubicadas en las localidades de Arahal, Mairena del Alcor y Morón de la Frontera (Figura 1). Otras colonias sevillanas donde se han inspeccionado nidos al menos durante una estación reproductora son las ubicadas en el Castillo de Marchenilla (término municipal de Alcalá de Guadaíra), Carmona (casco urbano y una cantera abandonada en las afueras), Hacienda Clavinque y Cortijo Santo Domingo (término municipal de Mairena del Alcor), y la ciudad de Sevilla. En 1991 se han visitado nuevas localidades sevillanas para controlar cernícalos anillados en las colonias de cría del área de estudio principal. Todas estas colonias se encuentran en las vegas y campiña del bajo Guadalquivir, y comparten un paisaje agrario de secano, o de regadío en las vegas adyacentes al río, profundamente humanizado desde hace siglos y donde apenas quedan restos de vegetación natural. Las colonias de la ciudad de Sevilla, situadas en edificios del casco histórico -Catedral, Iglesia del Salvador y Hospital de las Cinco Llagas-, se hallan rodeadas en un radio de varios kilómetros por zonas urbanizadas, que forzosamente deben atravesar los cernícalos para acceder a los cazaderos, situados en las márgenes del río Guadalquivir.

En el área de estudio actualmente se cultivan cereales, girasol y olivos. En menor medida se producen también legumbres, hortalizas y frutales. Los pastizales son prácticamente inexistentes y apenas hay ganadería extensiva. Desde el punto de vista bioclimático, se enmarca en el Piso Termomediterráneo (Rivas-Martínez 1987), caracterizado por una estación invernal lluviosa con temperaturas suaves y veranos calurosos con ausencia casi total de precipitación (para más detalles ver Font 1983). La precipitación media anual en el observatorio de Sevilla (Tablada) para la serie de 30 años comprendida entre 1961 y 1990 es de 533 mm. En 1988 la precipitación fue de 534'5 mm, similar, por tanto, al promedio. El año 1989 fue, sin embargo, muy lluvioso y se recogieron

862'3 mm. El último año de toma de datos, 1990, resultó relativamente seco con sus 430'7 mm (datos proporcionados por el Centro Meteorológico Zonal de Sevilla).

En el área de estudio los cernícalos primillas nidifican en nichos y grietas de iglesias (Arahal, Carmona, Morón, Sevilla), castillos (Alcalá de Guadaira y Mairena del Alcor), otros edificios históricos (Hospital de las Cinco Llagas de Sevilla, Catedral de Sevilla) y casas de labranza (Clavinque y Cortijo Santo Domingo). En varias localidades los cernícalos nidifican en más de un edificio, así en Arahal ocupan las 4 iglesias del pueblo, en Morón son 6 los edificios que los albergan y en Sevilla se reparten en tres edificaciones. De todos modos, y para facilitar los análisis, los datos colectados en distintos emplazamientos de una misma localidad se han tratado conjuntamente. Por esta razón, en adelante hablaremos de las colonias de cernícalos de Arahal, de Morón o de Sevilla, aunque en sentido estricto cada una de ellas está subdividida en varias.

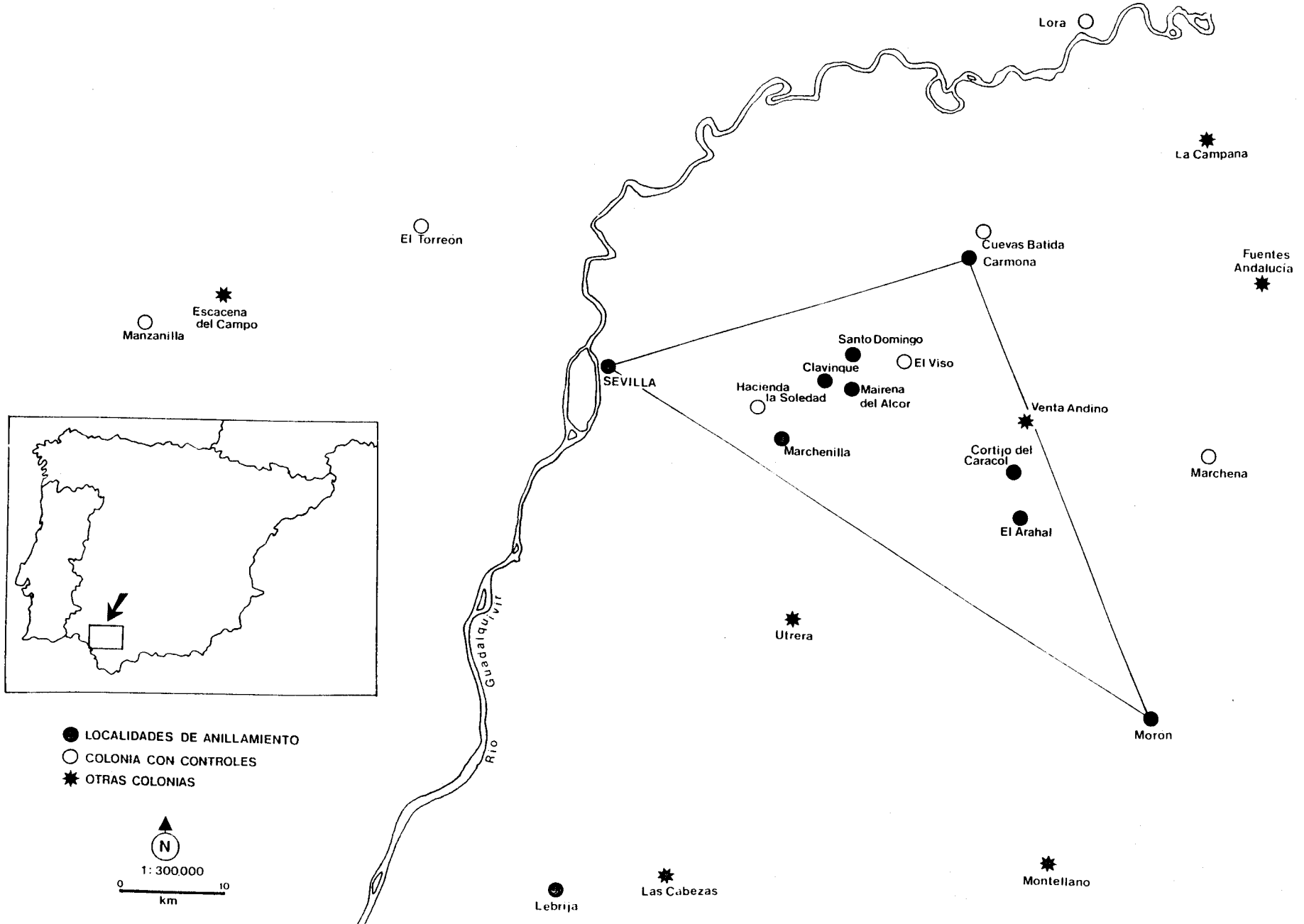
Adicionalmente, a lo largo del estudio se han colectado datos de forma ocasional en colonias asentadas en otras localidades de Andalucía y de Badajoz, que se han utilizado para el estudio del estatus migratorio de la especie. Estas colonias, al igual que las del área de estudio principal en la provincia de Sevilla, se encuentran ubicadas en terrenos agrícolas extensivos, salvo algunas colonias de Cádiz, Córdoba y Jaén, que se hallan entre sierras de mediana altitud, con dehesas y alcornoques.

METODOLOGIA GENERAL

A continuación exponemos muy resumidamente como organizamos la toma de datos en el campo. Los detalles específicos de metodología aplicados a trabajos concretos se refieren en los apartados de métodos de los capítulos correspondientes.

La primera fase del estudio se inició en abril de 1988 y consistió en la elección de las colonias donde en adelante se llevarían a cabo los trabajos. En la provincia de Sevilla y durante los años setenta se habían estudiado aspectos de la biología general de la especie (Andrada y Franco 1975, Franco y Andrada 1977, Franco 1980). Las colonias listadas en los

Figura 1. Area de estudio. El triángulo delimita la zona donde se realizaron la mayor parte de las observaciones.



trabajos mencionados fueron las primeras que visitamos. Comprobamos, sin embargo, que algunas habían desaparecido y que otras ofrecían dificultades para efectuar observaciones o para controlar los nidos. Esta circunstancia nos movió a realizar un inventario de colonias de la provincia de Sevilla. -que luego incorporaríamos al censo nacional de la especie realizado en 1988-. Con motivo del censo, un numeroso grupo de observadores coordinados por J.L. González visitó 312 localidades repartidas por toda Andalucía. Este trabajo permitió la localización y censo de 112 colonias de cría de cernícalo primilla, que resultaron estar concentradas mayoritariamente en el valle del Guadalquivir (González y Merino 1990). Finalmente, y siguiendo los criterios de cercanía a la ciudad de Sevilla -nuestro lugar de residencia-, accesibilidad a los nidos, y facilidad para la realización de observaciones, decidimos trabajar en las colonias de cernícalo primilla establecidas en Arahal, Mairena, Morón, Carmona y Castillo de Marchenilla, aunque las dos últimas dejaron de visitarse sistemáticamente en años posteriores. En 1989 incorporamos una de las colonias de la ciudad de Sevilla (Hospital de las Cinco Llagas) y en 1990 las establecidas en la Hacienda Clavinque y en el Cortijo Santo Domingo. Todas estas colonias se encuentran próximas unas a otras y conforman un área de estudio homogénea en cuanto a tipos de cultivo y estructura del paisaje.

Métodos de captura de adultos y pollos

La mayor exigencia metodológica de nuestro trabajo era contar con una población numerosa de cernícalos marcados individualmente. Por esta razón, hubimos de emplear técnicas de captura incruenta de adultos y de pollos. La mayoría de los cernícalos adultos fueron capturados en sus propios nidos, bien porque se encontraban incubando huevos o pollos pequeños -tareas que comparten ambos sexos-, o bien porque dormían en los nidos, hecho que se produce incluso meses antes de la puesta. Los cernícalos adultos sorprendidos cuando accedíamos a las colonias solían permanecer en sus nidos, aún cuando manipuláramos otros vecinos. Salvo en contadas ocasiones, los nidos de cernícalo primilla estaban alejados del suelo y era preciso utilizar escaleras o técnicas de escalada para acceder

a ellos. Cuando no podíamos extraer los cernícalos debido a la profundidad del nido, empleábamos un gancho colocado en un mango extensible hasta 1,5 m de longitud que servía para empujar a los cernícalos hacia el exterior. En el mango ajustábamos una pequeña linterna para iluminar el interior de la cavidad. Los pollos eran anillados, medidos (octava primaria y peso) y sexados siempre y cuando hubieran iniciado el desarrollo de plumas, que comienza a partir de los diez días de edad. Los nidos se localizaban tras la inspección de todas las cavidades que potencialmente podían albergar cernícalos. Todas las oquedades de las colonias se detallaban en croquis la primera vez que se visitaban con fines de anillamiento. De este modo, adultos y pollos eran asignados a nidos numerados, y así era posible detectar nidos nuevos, u otros que habían dejado de serlo de un año para otro.

En la colonia de Mairena trampeamos selectivamente adultos establecidos en un sector, que, tal como se explica posteriormente, había sido elegido para realizar observaciones sistemáticas de comportamiento. Dos de ellos fueron capturados con redes japonesas extendidas delante de sus nidos y 12 cayeron en alfombras de lazos de nailon (Young y Kochert 1987) colocadas en la entrada de sus nidos. Otro procedimiento que dio buenos resultados en la torre del castillo de Mairena combinaba el trabajo de varios observadores conectados por radio: uno de ellos situado en el exterior de la colonia avisaba al otro cuando un cernícalo de los que se pretendía capturar había entrado en su nido. El segundo observador, situado dentro de la torre, salía a la terraza superior y desde allí bloqueaba la salida del nido con una pequeña red adosada a una manga. Una tercera persona descendía al nido y extraía al cernícalo.

Adicionalmente, capturamos 5 machos de cernícalo primilla con trampas Bal-chatri (Berger y Mueller 1959) cebadas con un ratón doméstico (Mus musculus), que habían sido colocadas en las zonas de caza habituales de los cernícalos o en la periferia de las colonias. Aunque este tipo de trampa se utiliza habitualmente y con excelentes resultados para capturar adultos de otras especies de cernícalos (Berger y Mueller 1959, Cavé 1968, Village 1990), no parece ser adecuada para los primillas, tal como ya señalaron Bijlsma y cols. (1988). Aunque realizamos un esfuerzo de trampeo considerable, capturamos

inintencionadamente más cernícalos reales o mochuelos (*Athene noctua*) (Negro y cols. 1990) que primillas. Los machos que capturamos, todos en el mes de mayo, estaban probablemente cebando a hembras en época de prepuesta, y en este período se ha sugerido que los machos reproductores seleccionan activamente presas de gran tamaño (Hovette 1971, Franco 1980).

Estimación de la fecha de puesta y la edad de los pollos

Las fecha de puesta del primer huevo de cada pareja -una referencia para el estudio de numerosos fenómenos ecológicos, como se verá más tarde- o se observó directamente, o fue estimada a partir de la fecha de eclosión descontando 32 días (28 días de incubación (Glutz y cols. 1971, Cramp y Simmons 1980) más los 4 días que transcurren desde la puesta del primer huevo hasta que se inicia la incubación con la puesta del tercer huevo (Bijlsma y cols. 1988 y observaciones propias). La fecha de eclosión se determinó bien porque alguna de las visitas al nido coincidió con el nacimiento de los pollos, o bien descontando la edad de los pollos, estimada a su vez mediante la ecuación " $y = 10'44 + 0'14 x$ " ($r = 0'94$, $P < 0'001$), que relaciona la edad del pollo en días (y) con la medida de su octava primaria en mm (x). Esta ecuación se dedujo a partir de las medidas tomadas a pollos ($n = 43$) para los que se conocía con exactitud la fecha de eclosión.

Técnicas de marcaje

Para reconocer individualmente a distancia cernícalos primillas se habían utilizado con anterioridad combinaciones de 3 anillas de colores en espiral (Bijlsma y cols. 1988). Varios de esos individuos, que fueron observados por nosotros un año después de su anillamiento, habían perdido una o más anillas de color, imposibilitando este hecho su identificación. El sistema elegido por nosotros para individualizar a los cernícalos fueron anillas laminadas de PVC de lectura a distancia colocadas en uno de los tarsos, que permitirían en el futuro reconocer a sus portadores sin necesidad de recapturarlos. A cada cernícalo capturado se le colocaba además en el tarso opuesto una anilla metálica de la serie 4, proporcionada por el ICONA. Las anillas plásticas fueron diseñadas y fabricadas

expresamente para este estudio en la Sección de Anillamiento de la Estación Biológica de Doñana .

Las anillas incorporan un código alfanumérico de dos caracteres, grabado en dos series para permitir su lectura desde distintos ángulos. Si las condiciones de observación son favorables y se utiliza un telescopio de 40 ó más aumentos es posible leer anillas alejadas hasta unos 100 m del observador. El código empleado permite alrededor de mil combinaciones distintas para cada color de anilla, luego de eliminar algunas que podrían provocar confusiones (las letras "C" y "G" son difíciles de distinguir a distancia, por ejemplo). Este tipo de marca había sido utilizada anteriormente con éxito en otras aves gregarias de gran tamaño, como cigüeñas (Ciconia spp), flamencos (Phoenicopterus ruber) y espátulas (Platalea leucorodia) (J. Calderón, com. per.), pero en aves rapaces se utiliza poco, proporciona menos información que en las zancudas porque se les ven peor las patas, y se ha informado de que algunas rapaces grandes se desprenden rápidamente de ellas (Young y Kochert 1987). El buen rendimiento que, como se verá después, han proporcionado en el cernícalo primilla se explica por dos razones: a) se trata de un ave antropófila, que permite aproximaciones cercanas de los observadores, y b) es fácil verles las tarsos en su totalidad por su costumbre de posarse en cornisas o en la entrada de sus nidos, lugares donde no hay vegetación que oculte la visión de las anillas. En las colonias donde se realizaron anillamientos y en otras periféricas se han llevado a cabo controles periódicos con telescopio a lo largo del estudio, y con especial intensidad en 1991, para estimar tasas de retorno a las colonias, dispersión natal y postreproductiva y fidelidad a la pareja.

En 1989, 6 pollos de Mairena fueron equipados con marcas alares de Saflag, del tipo conocido como de patagio o "piercing-wing" (Village 1982, Young y Kochert 1987), con filamento y arandelas de nailon. Las marcas alares, utilizadas extensivamente en el cernícalo real (Village 1990), no dieron problemas evidentes a sus portadores y facilitaban la identificación en vuelo, cuando no es posible leer la anilla de PVC.

También en Mairena y en 1989 y 1990 se marcaron 7 machos y 6 hembras adultos

con radioemisores de cola que pesaban alrededor de 5 g (nunca superaron el 3% del peso del ave). Los emisores se ajustaban en la base del cañón de una o las dos rectrices centrales, mediante hilos de algodón y pegamento rápido; la antena se cosía también a lo largo del cañón de un modo similar al descrito por Kenward (1978). La duración teórica de la batería de los emisores era de tres meses, aunque por diversas razones -pérdida de la pluma, mal funcionamiento- la mayoría de los individuos se controlaron en períodos más breves. Algunos individuos fueron equipados con un segundo emisor después de perder el primero. Aparentemente, todos los individuos dotados con emisores mostraban un comportamiento normal, salvo algunos que en el mismo día de la captura se ausentaron de la colonia durante varias horas. En cualquier caso, ningún fallo en la reproducción puede ser atribuido a esta causa.

Observaciones de ecología del comportamiento

Entre febrero y julio de 1989 y 1990 se realizaron observaciones en un sector de nidos de la colonia del Castillo de Mairena del Alcor. En 1989 totalizamos 475 horas de observación y 567 horas en 1990. Los nidos seleccionados, 7 en 1989 y 6 en 1990, ocupaban mechinales¹ en una cornisa que recorre dos fachadas consecutivas de la torre de homenaje. Establecimos un punto de observación a 70 m de la torre en el exterior del castillo, desde donde, sin necesidad de ocultarnos, era posible controlar la actividad de los cernícalos en todos los nidos simultáneamente con prismáticos (8x30) o telescopios (20-40x y 20-60x). Inicialmente distinguíamos a los distintos individuos establecidos en la zona de observación por características propias de su plumaje (patrón de barras en las hembras y disposición y número de motas en pecho y vientre en los machos). De todos modos, la mayoría de ellos fueron capturados, y al término del período reproductor de 1989 sólo dos individuos de los que formaban las 7 parejas controladas no portaban anillas. En 1990, las 6 parejas controladas estaban compuestas por individuos anillados. Simultaneamos las observaciones de comportamiento con el radio-rastreo de individuos adultos capturados en

¹Mechinal: agujero cuadrado que se deja en las paredes cuando se fabrica un edificio para meter en él un palo horizontal del andamio (Diccionario de la Real Academia de la Lengua).

el sector controlado o en otros nidos de la colonia .

Dos o tres días por semana entre febrero y julio de 1989 y 1990 un observador permaneció en el observatorio de Mairena desde el amanecer hasta el anochecer, registrando en una cinta magnetofónica diferentes pautas de comportamiento de los cernícalos (cópulas, agresiones, cebas, robos de comida...), interacciones con otras especies y las llegadas o partidas de los individuos para conocer sus patrones de estancia en la colonia. El observador de la colonia también trataba de identificar las presas aportadas por los machos a las hembras antes de la puesta y por ambos miembros de la pareja a los pollos.

Seguimientos mediante radiotelemetría

Simultáneamente al control en la colonia, otro observador equipado con un receptor y una antena direccional seguía en un vehículo a los individuos portadores de emisores en sus desplazamientos por las zonas de caza. Los dos observadores mantenían contacto por radio para facilitar el radorastreo, ya que el observador de la colonia también disponía de un receptor y podía controlar los movimientos de las aves marcadas cuando éstas se encontraban en la colonia o en sus inmediaciones.

Análisis y tratamiento gráfico de los datos

Los análisis estadísticos se han realizado mediante los programas BMDP (The Regents of the University of California), disponibles en la terminal del C.I.C.A. (Centro de Informática Científica de Andalucía) en la Estación Biológica de Doñana. Algunos tests de comparación de muestras pequeñas se han calculado con los programas Microstat o Statgraphic. Las figuras confeccionadas por ordenador se han elaborado con los programas Harvard Graphics (Sybex Inc.) y Surfer (Golden Software Inc.)

Parte I

Estatus migratorio

Capítulo 1.- Patrones de distribución y abundancia de los cernícalos primillas invernantes en España

INTRODUCCION

Se considera que los cernícalos primillas tienen diferentes áreas de cría y de invernada (Cramp y Simmons 1980). La especie se distribuye para nidificar en países de la Cuenca Mediterránea, Rusia Meridional y Asia Central, mientras que la invernada parece desarrollarse en países africanos situados al sur del Sahara (Moreau 1972). Las mayores concentraciones de individuos invernantes se han observado en Sudáfrica (Siegfried y Skead 1971). Algunos cernícalos invernantes han sido observados, sin embargo, en zonas con colonias de cría del sur de España (Irby 1895, Riddell 1945) y Marruecos (Heim de Balsac y Mayaud 1962, Thiollay 1974). Bernis (1980) duda de que los individuos observados en España sean realmente invernantes y sugiere que podría tratarse de migrantes que retrasan la migración postnupcial o que adelantan la prenupcial. De todos modos, el fenómeno ha recibido escasa atención, si exceptuamos el trabajo de Andrada y Franco (1975), que registran localidades de invernada en Andalucía, y otros autores que citan invernantes aislados, también observados en Andalucía (Torres y cols. 1981, Rodríguez y Hernández 1986).

Nuestros objetivos han sido: a) identificar las áreas de invernada de los cernícalos primillas en España, b) conocer su procedencia, c) establecer qué fracción inverna del total de los cernícalos presentes en época estival, d) estimar proporción de sexos y edades entre los invernantes y, e) registrar la fenología de la subpoblación migrante.

METODOS

Desde mediados de octubre de 1988 hasta finales de noviembre se visitaron 38 colonias regularmente distribuidas en las zonas de reproducción de la especie en Andalucía, para censar individuos invernantes. Entre diciembre y enero de 1989 se volvieron a visitar 11 colonias de las 38 inicialmente seleccionadas para detectar posibles cambios en el número de invernantes a lo largo de la estación. Todos los censos se llevaron a cabo en las colonias porque se había observado anteriormente que los invernantes continuaban ligados a ellas (Andrada y Franco 1975) y además son difíciles de detectar en los cazaderos (De Juana y Gómez 1987).

Cada localidad se visitaba durante dos horas aproximadamente, después del amanecer o antes del anochecer, y se registraba el máximo número de individuos vistos simultáneamente. Los cernícalos se censaban con binoculares y, siempre que era posible, se anotaba su sexo y edad en el caso de los machos (primer año versus dos ó más). Cuando se detectó algún individuo marcado con PVC se trató de leer la anilla con telescopio. Las inspecciones nocturnas de nidos en Arahal, Mairena y Morón nos permitieron averiguar que los cernícalos primillas los utilizaban para dormir en invierno. Para estimar los patrones de estancia de los cernícalos en las colonias durante el invierno, se censaron los individuos presentes en el castillo de Mairena cada 15 minutos a lo largo de dos jornadas completas.

Para establecer las fechas de llegada de la fracción migrante tras el invierno 1988-1989, y puesto que el número de individuos marcados era relativamente bajo al inicio del estudio, controlamos colonias situadas fuera del área de invernada. De este modo, los cernícalos primillas recién llegados tras la migración no se confundirían con los invernantes. Visitamos 9 colonias situadas en la provincia de Badajoz, la zona más próxima al área de

estudio principal con cernícalos puramente estivales, desde el mes de enero de 1989 hasta que observamos cernícalos en todas ellas. Los controles de individuos anillados en las colonias de Sevilla visitadas regularmente proporcionaron datos de primeras llegadas y abandono de las zonas de cría tras la reproducción en el período 1989-1991.

Las observaciones de distribución y censo recogidas en Andalucía durante el censo nacional de 1988 (González y Merino 1990) se han utilizado para establecer comparaciones con la distribución y abundancia de invernantes. Para generar los mapas de contorno y densidad de las distribuciones de reproductores e invernantes empleamos el programa de ordenador "Surfer".

RESULTADOS

Distribución y abundancia invernales

Se observaron cernícalos primillas en 24 de las 38 colonias visitadas en el invierno 1988-1989. Los datos de censo obtenidos en cada colonia, tanto en época de cría como en invierno, se han incluido en la Tabla 1 y utilizado para generar mapas de contorno de distribución de cernícalos reproductores e invernantes (Fig. 2). Las colonias con invernantes se encontraban situadas a lo largo del valle del Guadalquivir, en zonas agrícolas del centro y suroeste de Andalucía. La altitud media de estas colonias (172 m, $n = 24$) ha resultado ser significativamente menor que la de las colonias sin invernantes (369 m, $n = 14$) (U de Mann-Whitney = 90'5, $P < 0'05$), éstas últimas localizadas en la periferia del valle.

Proporción de sexos y edades

El 64'7% de los individuos avistados en invierno ($n=275$) pudo ser sexado. De ellos, el 60% eran machos con plumaje definitivo (dos o más años de edad) y el resto hembras de edad desconocida ($\chi^2 = 6'88$, $gl = 1$, $P < 0'01$). No se observaron jóvenes nacidos el año anterior, y los cinco individuos anillados que se observaron en el invierno 1988-1989 habían sido capturados siendo reproductores en la estación previa.

Tabla 1. Número de cernícalos primillas censados en el invierno 1988-1989 en localidades de Andalucía.

COLONIA	Número de invernantes	Machos: hembras	Parejas reproductoras	Porcentaje invernantes	Altitud colonia
1	0		15	0	39
2	10	6/1	6	83	166
3	7	2/2	4	88	93
4	0		3	0	10
5	4	2/1	3	66	17
6	0		11	0	304
7	2	1/1	7	14	87
8	4		10	20	38
9	0		2	0	71
10	21	7/8	35	30	12
11	0		2	0	152
12	0		35	0	211
13	34	22/12	66	26	200
14	4	3/1	10	20	53
15	17	10/5	45	18	120
16	14	6/6	12	58	90
17	14	1/1	27	26	140
18	3	1/2	3	50	150
19	20	2/5	60	16	253
20	13	6/7	8	81	39
21*	?		15	?	200
22	0		28	0	257
23	0		25	0	600
24	0		6	0	623
25	30	12/6	40	37	258
26	23	15/7	35	33	149
27**	4	2/2	?	?	183
28**	7	4/3	?	?	131
29	0		?	?	723
30	2	1/0	15	7	300
31	10	1/0	20	25	110
32	2	1/1	15	6	444
33	0		22	0	388
34	0		14	0	473
35	24		35	34	437
36	6	2/0	37	8	458
37	0		28	0	573
38	0		17	0	748
TOTAL	275	107/71	716		

* Presencia de cernícalos en invierno pero en número desconocido.

** Colonia descubierta durante el censo invernal, no se dispone de datos sobre el número de reproductores.

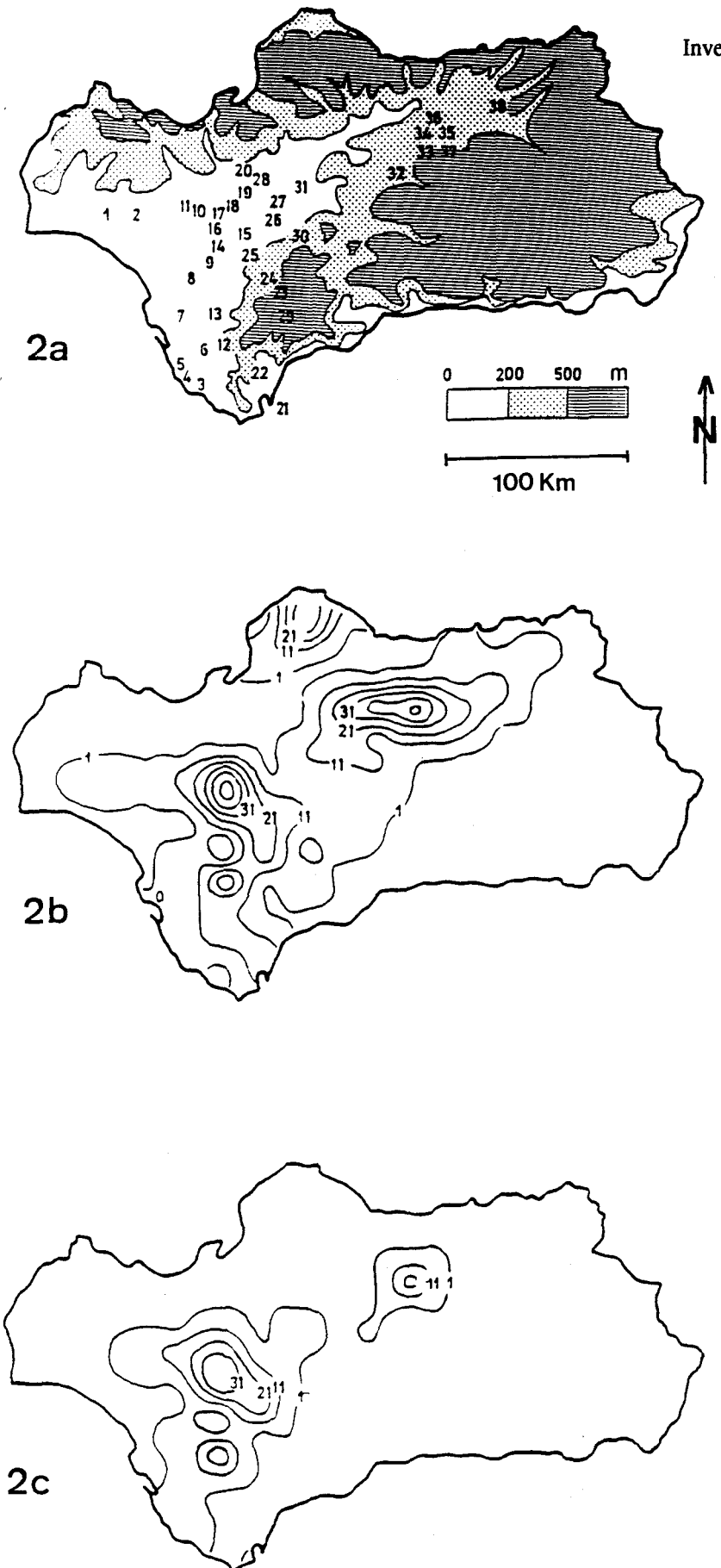


Figura 2. Distribución de los cernicalos primillas en Andalucía. 2a) Localización de las colonias (los números son los mismos que en la Tabla 1). 2b) Mapa de contorno de la distribución y abundancia en la estación reproductiva (intervalos de 10 parejas). 2c) Mapa de contorno de la distribución y abundancia de invernantes (intervalos de 10 individuos).

Patrón de estancia en la colonia

Los cernícalos primillas mostraron un patrón bimodal de estancia en la colonia durante el invierno (Fig. 3). Aparecían en la colonia al amanecer después de dejar el dormitorio y al atardecer, antes de regresar a él. Mientras permanecían en la colonia, los cernícalos visitaban nidos potenciales y aparentemente los defendían de otros individuos. Conforme avanzaba el invierno algunos cernícalos modificaron su comportamiento y comenzaron a dormir en los nichos que posteriormente utilizarían para nidificar. En el caso concreto de Mairena, los cernícalos dormían repartidos en pequeños grupos en varios postes eléctricos de celosía metálica situados a 4-5 Km de la colonia, aunque al acercarse la época de puestas muchos de ellos permanecían de noche en los nidos y por parejas. En Morón, el 19 de febrero de 1989 capturamos de noche una pareja y un individuo solitario en nidos de la colonia, cuando esa misma tarde habíamos censado 30 individuos al atardecer. El 18 de marzo ya eran doce las parejas que dormían en la misma colonia, prácticamente todas las censadas ese día.

El número de cernícalos permaneció estable a lo largo del invierno en las colonias que se censaron dos veces, al principio y al final de la estación, ($r_s = 0'78$, $P < 0'05$) y en todas las colonias fue inferior al número de individuos presentes en la reproducción precedente. El porcentaje de invernantes respecto al total de reproductores osciló entre el 6 y el 88%. Las primeras llegadas en las colonias visitadas en la provincia de Badajoz ocurrieron entre el 4 y el 12 de febrero. Todos los machos exhibían plumaje definitivo y su número era superior al de las hembras (Tabla 2). En las colonias con individuos anillados observamos que los machos llegaban antes que las hembras y los adultos también antes que los individuos nacidos en la anterior estación reproductora. La aparición de jóvenes en las colonias se prolongó hasta el mes de mayo.

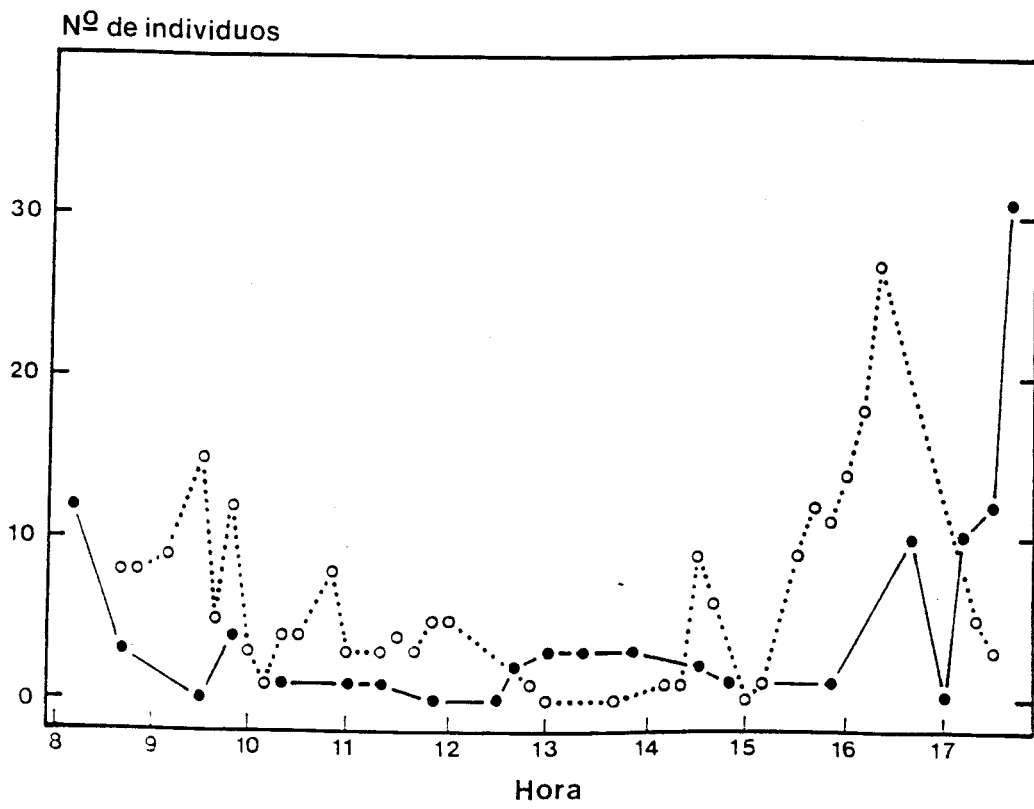


Figura 3. Patrón invernada de estancia en la colonia.

Tabla 2. Primeras llegadas de cernícalos primillas en colonias de Extremadura en 1989.

COLONIA	Machos	Hembras	Sexo desconocido	TOTAL	Fecha
Campanario			4	4	4.2.89
Acedera	3	1	1	5	5.2.89
Oliva	3	2		5	10.2.89
Guareña	3	3		6	10.2.89
Medellín	2	2		4	10.2.89
Mérida	2	2		4	11.2.89
Los Santos	1	1		2	11.2.89
Zafra	1	1		2	11.2.89
Fuente de cantos	6	3		9	11.2.89
TOTAL	21	15	5	9	
Porcentaje	58	42			

DISCUSION

Distribución y abundancia invernales

La temperatura es probablemente el factor ambiental más importante asociado con la distribución y abundancia de los cernícalos primillas invernantes en España. El valle del Guadalquivir apenas sufre heladas -entre 0 y 20 días al año- y registra las temperaturas medias más altas en el mes de enero del conjunto del área de cría de la especie en España. Esto es debido a que la influencia templada atlántica penetra profundamente hacia el interior a lo largo del valle (Font 1983). Similares asociaciones con la temperatura explican también la distribución invernal del cernícalo americano (Falco sparverius) en los Estados Unidos (Root 1988) y el cernícalo real (F. tinnunculus) en Gran Bretaña (Village 1990). Los inviernos templados en el valle del Guadalquivir permiten, por otro lado, que se encuentren activas las poblaciones de presas invertebradas (coleópteros, saltamontes y hormigas aladas) que constituyen la base de la dieta invernal de los cernícalos primillas (Franco y Andrada 1977) y que en zonas más frías se encuentran aletargadas.

Proporción de sexos y edades

Una mayor proporción de machos entre los invernantes se ha señalado también en otras especies del género Falco. Village (1990) observó este sesgo entre cernícalos reales que invernaban en territorios de cría en Escocia y comprobó además que la desproporción de machos y hembras aumentaba con la dureza del invierno. En otros halcones que exhiben migración parcial ocurre lo mismo (halcón gerifalte (Falco rusticolus) Platt 1976 y halcón peregrino (F. peregrinus) Mearns 1982). Sólo una población invernante de esmerejones (F. columbarius) en Saskatchewan (Canadá), donde los machos jóvenes y las hembras más viejas predominan, contrasta con el patrón general, posiblemente porque la tendencia a invernar es hereditaria en este caso (Warkentin y cols. 1990).

Nuestras observaciones indican, por otro lado, que sólo cernícalos primillas adultos pasan el invierno en España, como ya había sugerido Riddell (1945) a partir de las

observaciones que realizó en la colonia de Arcos de la Frontera (Cádiz). Este hecho confirma que los cernícalos primillas siguen la estrategia más común entre las aves con migración parcial, consistente en que los jóvenes son el grueso de los migrantes mientras que los adultos predominan entre los sedentarios (Gauthreaux 1982).

Procedencia y densidad de los invernantes

Los controles invernales de individuos en las mismas colonias donde fueron anillados con anterioridad apuntan a que el valle del Guadalquivir no sería un área de invernada para cernícalos procedentes de otras zonas, como propuso Pereira (1984), sino un área con una población parcialmente sedentaria. El hecho de que el número de invernantes en cada colonia sea inferior al de reproductores también sugiere que se trata de adultos sedentarios. El porqué algunos adultos migran y otros no permanece sin aclarar. Además podría ocurrir que algunos adultos que han invernado en sus colonias un año migren al siguiente, tal como sugiere la distribución de controles de una hembra anillada con PVC. Si este fuera un caso generalizado, no podríamos hablar de una fracción de individuos totalmente sedentarizados, sino más bien de individuos que toman diferentes decisiones respecto a su estatus migrador dependiendo de los años.

Respecto a la importancia cuantitativa de la invernada y considerando que un 19% de los reproductores ($n = 2.000$ parejas, González y Merino 1990) permanecen en invierno en Andalucía, podemos estimar una población invernante de 760 individuos. Puesto que están distribuidos sobre un área de unos 20.700 Km^2 , habría una densidad de invernantes de 1 individuo por cada 27 Km^2 , mucho menor que la densidad de 1 individuo por cada $6'2 \text{ Km}^2$ estimada para Sudáfrica por Siegfried y Skead (1971).

RESUMEN

Durante 1988 y 1989 censamos y obtuvimos el área de distribución de la población invernante de cernícalos primillas en el sur de España. Adultos de ambos sexos permanecieron en invierno en las cercanías de las colonias donde habían criado con

anterioridad. El porcentaje de aves sedentarias respecto al total de reproductores osciló entre el 6 y el 88%. Todos los jóvenes abandonaron las colonias en invierno, migrando a Africa. Las colonias con invernantes estaban localizadas en áreas agrícolas del valle del Guadalquivir. Esta zona tiene inviernos más templados que el resto del área de cría de la especie, y raramente sufre heladas, lo que debe favorecer la actividad de los insectos que sirven de alimento a los cernícalos en invierno. Los cernícalos utilizaban dormideros comunales en las proximidades de las colonias y acudían a éstas al amanecer y al atardecer con el fin de visitar los nidos que utilizarían en la siguiente reproducción. Los controles de individuos anillados mostraron que los migrantes regresaban gradualmente a las colonias desde Africa entre febrero y abril, apareciendo primero los adultos y después los jóvenes nacidos en el año anterior.

Parte II

Ecología del comportamiento

Capítulo 2.- Comportamiento copulatorio de los cernícalos primillas: competencia espermática y estrategia reproductiva mixta

INTRODUCCION

La mayoría de las especies de aves se consideran monógamas (Lack 1968). Recientemente, sin embargo, se ha observado que la promiscuidad es un fenómeno frecuente y las características de los sistemas de emparejamiento monogámicos aparentan ser más complejas de lo esperado (Gladstone 1979, McKinney y cols. 1984, Westneat y cols. 1990). Trivers (1972) sugirió que los machos podrían adoptar una estrategia reproductiva mixta (ERM)¹ en aquellas especies donde los machos realizan una importante inversión parental. De esta forma, los machos comparten el cuidado parental con sus parejas pero explotan también las oportunidades para fertilizar otras hembras y parasitan así la inversión parental de otros machos.

En el caso de especies que muestran dimorfismo de tamaño revertido² es probable que las hembras deban aceptar las cópulas extrapareja (CEP)³ para que éstas tengan éxito. El interés de las hembras en copular con machos ya emparejados podría variar dependiendo de su estado de emparejamiento. Las hembras emparejadas tendrían poco que ganar copulando con un intruso (Trivers 1972, Birkhead y cols. 1985, Westneat y cols. 1990, Fitch y Shugart 1984, pero ver Moller en prensa). Adicionalmente, se arriesgan a ser repudiadas o

¹ Mixed Reproductive Strategy (MRS).

² Reversed Size Dimorphism (RSD).

³ Extra-pair copulation (EPC).

a conseguir un menor nivel de inversión de sus parejas. Las hembras desemparejadas, por el contrario, tienen probablemente menos que perder y optan a conseguir un compañero, o incluso a reproducirse con la ayuda de un macho que no es su pareja tras haber sido fertilizadas por otro macho (Trivers 1972, Hunt y Hunt 1977).

Cuando los machos adoptan una ERM tiene lugar competencia espermática (sensu Parker 1970). Consecuentemente, los machos adoptan medidas para asegurar su paternidad. Las adaptaciones más comunes parecen ser la vigilancia de la pareja y la devaluación del esperma de los competidores con una alta frecuencia de cópulas (ver Birkhead y cols. 1987 para una revisión). Para la gran mayoría de las aves de presa (Accipitriformes, Falconiformes y Strigiformes), ambos mecanismos difícilmente estarán operando juntos, ya que los machos alimentan a sus hembras durante el periodo de cópulas (ver Newton 1979). De este modo, con los machos buscando alimento y las hembras permaneciendo en los nidos o sus cercanías, las posibilidades de mantener una vigilancia efectiva de la pareja son reducidas. La alta frecuencia de cópulas mostrada por las rapaces ha sido pues relacionada con la necesidad de asegurar la paternidad bajo situaciones de intensa competencia espermática (Moller 1987).

Muchas aves de presa muestran largos periodos de cópulas (Cade 1960, Ellis y Powers 1982, Robertson 1986, Moller 1987, Bertran y Romero en prensa). Así, muchas cópulas podrían estar ocurriendo fuera del periodo fértil de las hembras. De acuerdo con Lumpkin (1983), Moller (1985), y Birkhead y Lessells (1988), dilatados periodos de cópulas podrían ser una estratagema de las hembras para ocultar su periodo fértil, quizá con el objeto de conseguir mayor cuidado por parte de sus machos. También los machos podrían tener dudas acerca del inicio de la reproducción y, en este caso, deberían empezar a copular lo antes posible. Cade (1960) y Brown (1967) sugirieron que iniciando pronto las cópulas, las hembras conseguirían la estimulación necesaria para una rápida adquisición de la condición fértil. Finalmente, las cópulas podrían ser utilizadas por las hembras para evaluar la aptitud de los machos para el cuidado parental (Moller 1985, Aguilera y Alvarez 1989, Westneat y cols. 1990).

En el caso del cernícalo primilla, aunque ambos sexos presentan similares medidas biométricas, el dimorfismo de tamaño revertido es importante en términos de peso, y algunas hembras son hasta un 24% más pesadas que sus parejas (Cade 1982). Los machos desempeñan un importante papel durante la estación reproductiva, alimentando a sus hembras, compartiendo la incubación, y aportando la mayoría del alimento a la prole.

Nuestros objetivos han sido establecer los patrones copulatorios de los cernícalos primillas e identificar los factores que pudieran estar configurándolos. Adicionalmente, investigamos si los machos mostraban una ERM, y si la aceptación de cópulas de las hembras estaba influenciada por su estado de emparejamiento.

METODOS

Las observaciones se llevaron a cabo en el sector de nidos controlado intensivamente en la colonia de Mairena del Alcor, durante los años 1989 y 1990. Como se explica en el apartado de metodología general de la tesis, las observaciones se prolongaron desde el amanecer hasta el anochecer dos o tres días por semana entre febrero y julio de cada año. Los seguimientos mediante radiotelemetría de individuos focales permitían controlar, por otra parte, cópulas fuera de la colonia.

Cada vez que se observaba una cópula, se determinaba qué individuos estaban implicados y se registraba: a) hora solar. Por razones analíticas dividimos las horas de luz diurna en tres periodos -(1) desde el amanecer hasta tres horas después, (2) horas centrales del día, (3) desde tres horas antes de la puesta del sol hasta que se ponía el sol-. Cada cópula fue asignada a uno de estos periodos. b) Exito del intento de cópula. Consideramos que la cópula fue exitosa, y la transferencia de esperma probable, cuando observamos que los individuos juntaban las cloacas. c) Duración de la cópula, medida con una precisión de 0'1 s. Consideramos que la cópula se iniciaba cuando el macho se posaba sobre el dorso de la hembra, y que terminaba cuando el macho descendía, o cualquiera de los dos individuos echaba a volar. d) Solicitud de cópulas por parte de las hembras. Algunas veces durante el período de cópulas las hembras exhibieron un comportamiento petitorio hacia los machos,

que interpretamos como solicitud de cópulas (ver Cramp y Simmons 1980).

Para poder establecer comparaciones temporales entre las distintas parejas se ha tomado como referencia la fecha de puesta del primer huevo de cada hembra focal. Cuando no se pudo comprobar directamente por inspección visual del nido, se calculó a partir de la fecha de eclosión de los pollos (ver "metodología general")

RESULTADOS

Observamos 1397 intentos de cópula (incluyendo los exitosos y los abortados), de los cuales 99'9% tuvieron lugar en la colonia y el 0'1% en las zonas de caza. Como las horas de observación durante el período de cópulas fueron numerosas tanto en la colonia (1042) como fuera de ella (952), podemos concluir que la práctica totalidad de las cópulas tienen lugar en la colonia. Casi todas las cópulas tuvieron lugar en la entrada de los nidos o en su inmediata vecindad. Una de las parejas sometida a observación copuló alguna vez en un árbol situado a unos tres metros de la entrada de su nido. La mayoría de las cópulas (93'3%) se produjeron entre individuos que formaban pareja, el resto (6'7%) fueron consideradas CEPs.

Frecuencia de cópulas intrapareja.

La frecuencia diaria de cópulas entre individuos emparejados fluctuó grandemente a lo largo del periodo de cópulas (Fig. 4). Diez parejas, todas formadas por individuos que tenían más de un año de edad, mostraron un patrón estacional claramente bimodal en la tasa horaria de cópulas (nº de cópulas/hora). Por término medio, los picos de esa distribución bimodal ocurrieron 65 días ($DE^4 = 10'4$, $n = 10$) y 5 días ($DE = 3'3$, $n = 10$) antes de la puesta de el primer huevo (día "0"). En 6 parejas el primer máximo fue menor que el segundo; para 3 parejas el primero fue superior al segundo y, finalmente, una pareja mostró similares tasas para ambos picos (ver Fig. 4). El segundo patrón de cópulas comprendía un solo máximo y fue exhibido por tres parejas mixtas formadas por un individuo nacido el año

⁴DE = desviación estándar.

anterior (2 machos y 1 hembra) y otro de mayor edad. En estas parejas el pico en la tasa horaria de cópulas tuvo lugar una media de 15 días (DE = 8'9, n = 3) antes de la puesta del primer huevo. El segundo pico del primer grupo de parejas tendía a ocurrir más cerca de la puesta que el pico único de las parejas mixtas. Por otro lado, la tasa máxima de cópulas tendía a ser más alta para las parejas mixtas que para las otras (media 1'25 versus 0'83 cópulas/hora). El número medio de cópulas por hembra y por estación para las parejas bimodales fue estimado en 326'2 (DE = 67'2, n = 10), siendo el rango 177'1 - 404'4. La estima para las parejas unimodales fue de 174'0 cópulas (DE = 132, n = 3) y un rango entre 59'3 y 318'3.

De todos los intentos de cópula entre individuos emparejados, el 89'4% fueron exitosos. La duración media de las cópulas fue 6'7 s (DE = 0'07, n = 998). Las cópulas fueron aparentemente solicitadas por las hembras en 91 ocasiones (7'0%). Las cópulas solicitadas tendían a ocurrir al final del período de cópulas de cada pareja, aunque su baja frecuencia impide un tratamiento estadístico.

Patrón diario de cópulas intrapareja.

Se ha sugerido que la competencia espermática favorece la concentración de las cópulas en las horas del día en las que la probabilidad de fecundación es más alta (Moller 1987, Cheng y Burns 1988). Los cernícalos primillas ponen huevos durante la noche o al amanecer, así que las primeras horas de la mañana serían las mejores para copular y obtener ventaja sobre los competidores. Aplicando a nuestros datos un ANOVA⁵ de tres vías se desprende que en el cernícalo primilla la frecuencia de cópulas se ve afectada por la hora ($F_{2,430} = 6'33$, $P = 0'002$), la fecha ($F_{2,430} = 14'81$, $P < 0'001$), y cada pareja individual ($F_{9,430} = 2'69$, $P = 0'004$). La interacción entre los factores "fecha" y "pareja" también fue significativa ($F_{18,430} = 1'74$, $P = 0'02$). Las cópulas tendían a producirse por la mañana temprano y a última hora de la tarde a lo largo de todo el período de cópulas (Fig. 5).

⁵ ANOVA: analysis of variance (análisis de la varianza).

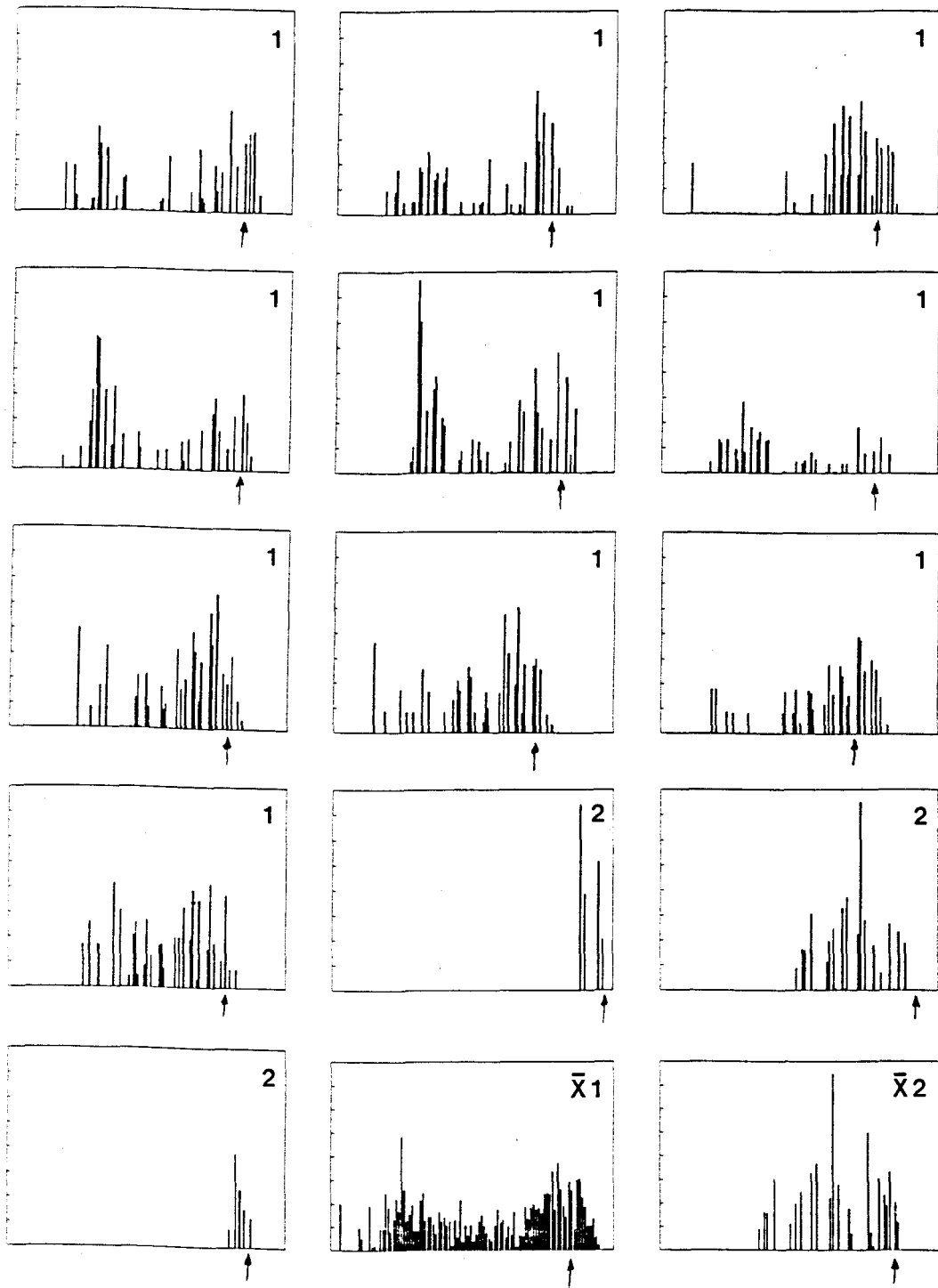


Figura 4. Frecuencia diaria de cópulas de 13 parejas de cernícalo primilla. Las parejas señaladas con el 1 estaban formadas por aves adultas. Las parejas señaladas con el 2 tenían un individuo de primer año. Se incluyen también los valores medios para cada categoría ($\bar{X}1$ y $\bar{X}2$). Las flechas indican el inicio de la puesta de cada pareja.

Tasa de cópulas intrapareja y estancia en la colonia de los individuos.

En un contexto de competencia espermática es esperable que los individuos emparejados que han estado separados reduzcan el tiempo desde el momento de la reunión hasta la primera cópula conforme se acerca la fecha de puesta. En el cernícalo primilla el tiempo que pasa desde el encuentro de los miembros de la pareja hasta la primera cópula decrecía a lo largo de la estación de cópulas. Así, la media del intervalo fue de 10'6 minutos ($n = 227$) antes del día -20, 6'7 minutos ($n = 257$) entre el día -20 y el -1, y 6'1 minutos ($n = 119$) desde la puesta del primer huevo hasta el fin de las cópulas. Las diferencias, sin embargo, no eran significativas (Test de Friedman, $\chi^2 = 5'6$, $P = 0'061$).

El patrón de estancia de los machos en la colonia fue muy regular a lo largo de todo el periodo de cópulas, mientras que las hembras prolongaron sus estancias conforme se acercaba la puesta (Fig. 6). Puesto que virtualmente todas las cópulas ocurrieron en la colonia, el tiempo desde la reunión de la pareja hasta la primera cópula podría estar influenciado por el sexo del primer individuo que llegara a la colonia. Si la hembra fuera la primera en llegar, podría esperarse del macho que intentara copular inmediatamente porque su hembra habría estado expuesta a CEPs. Antes del día -20, las cópulas se producían 12'1 minutos después de la llegada de la hembra a la colonia si el macho ya estaba allí y 9'1 minutos si el primero en llegar era la hembra. Entre los días -20 y -1 los tiempos fueron 6'3 minutos cuando el macho apareció primero y 8'1 para el caso opuesto. Después del día -1 hasta el fin de las cópulas (día +10 aprox.), los tiempos fueron 6'3 y 3'3 minutos, respectivamente. Un ANOVA de tres vías mostraba que el tiempo desde la reunión hasta la cópula estaba relacionado con la fecha ($F_{2,474} = 10'2$, $P < 0'001$), y con las parejas ($F_{9,474} = 4'19$, $P < 0'001$) pero no con el primer sexo que llegara ($F_{2,474} = 0'14$, $P = 0'86$). La interacción de los factores "fecha" y "pareja" también era significativa ($F_{18,474} = 1'71$, $P = 0'03$).

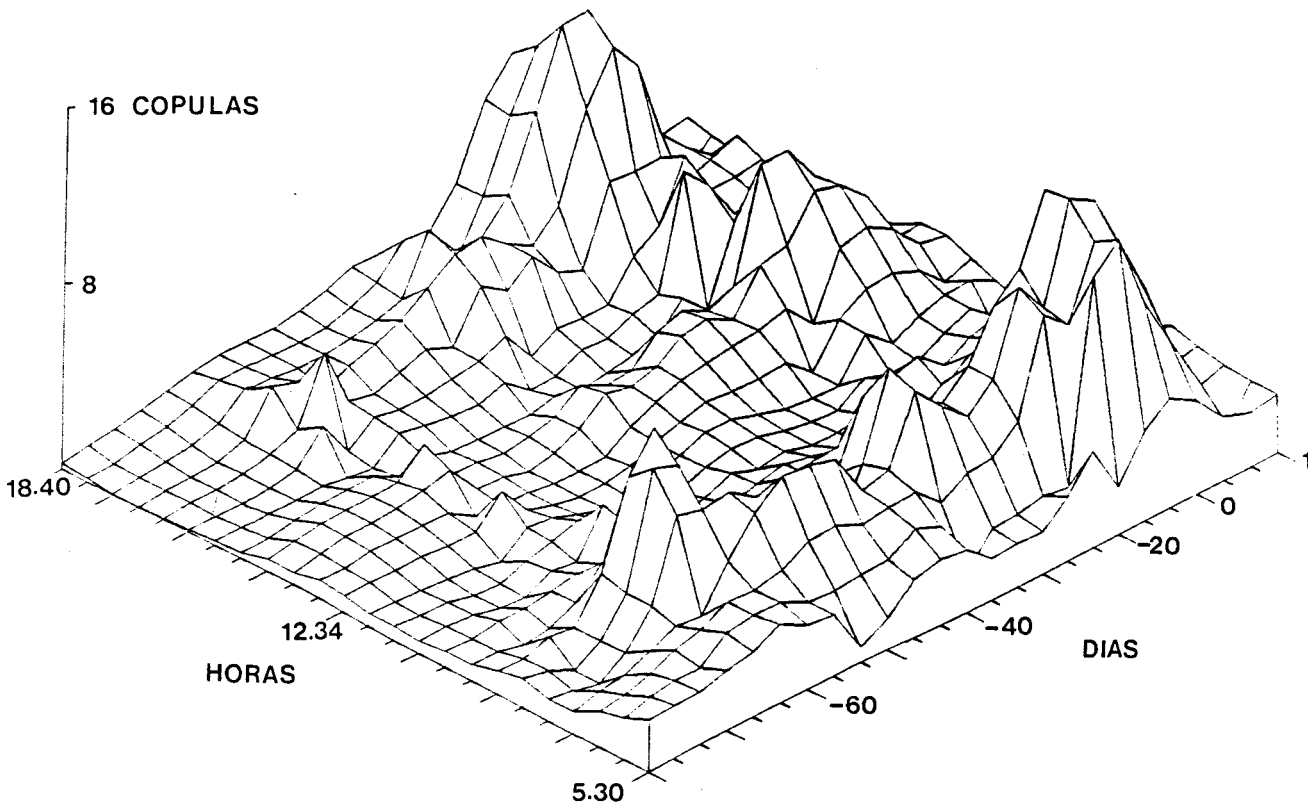


Figura 5. Variación horaria y estacional en la frecuencia de cópulas. Fecha de puesta = día "0".

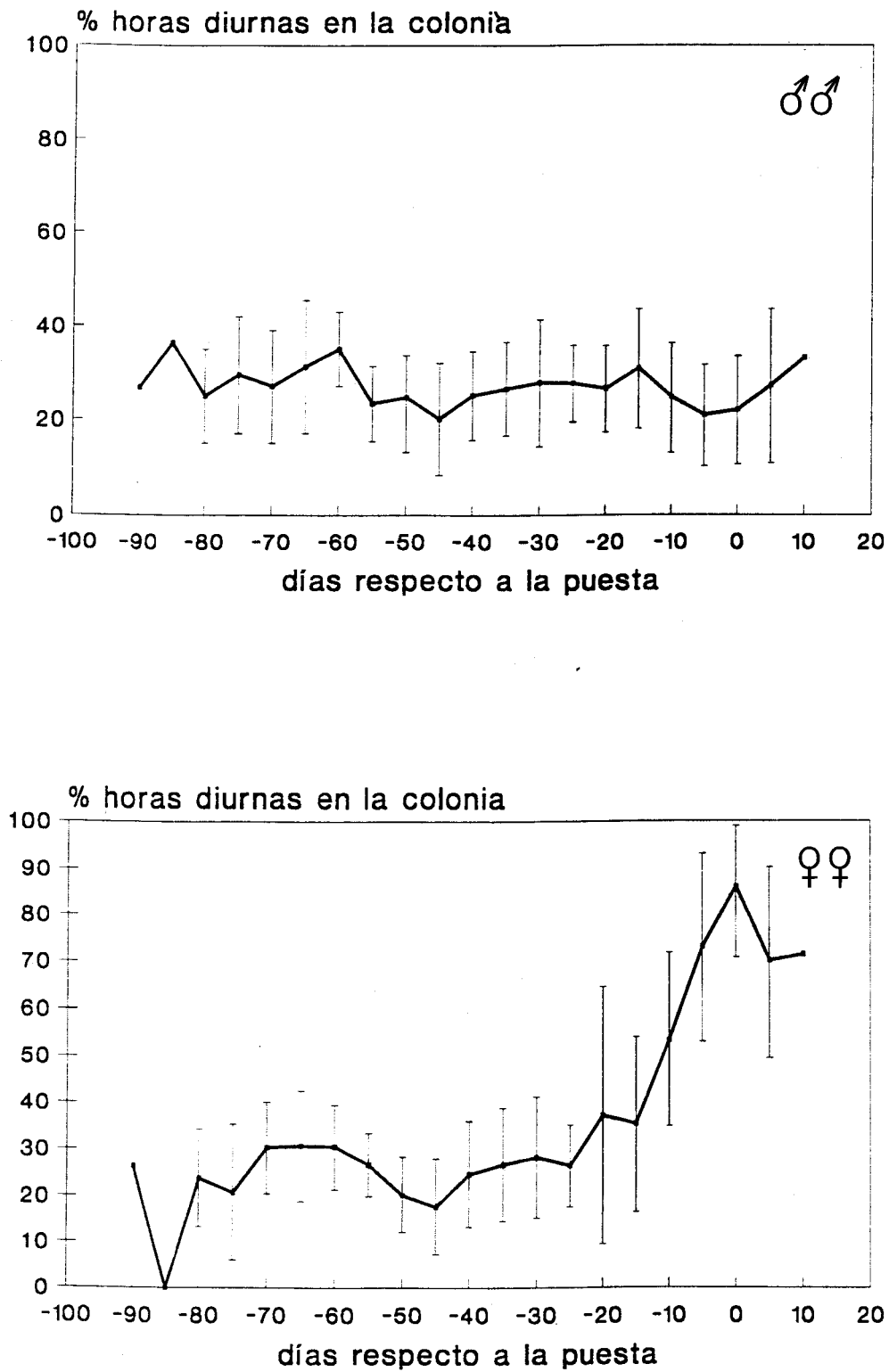


Figura 6. Patrón de estancia en la colonia de machos y hembras durante el periodo copulatorio.

Relación entre las cópulas intrapareja, fecha de puesta y cebas a la pareja.

Las hembras que primero pusieron huevos fueron también las que empezaron a copular antes ($r = -0'855$, $P < 0'001$, $gl = 11$), y su periodo de cópulas fue más largo ($r = -0'783$, $P < 0'01$, $gl = 11$). Sin embargo, la tasa diaria de cópulas se correlacionaba negativamente con la duración del periodo de cópulas ($r = -0'730$, $P < 0'01$, $gl = 11$).

Las hembras podrían usar las cópulas para evaluar la calidad del macho si las cópulas son costosas y sólo los machos de alta calidad son capaces de copular mucho. Nosotros encontramos que los machos que empiezan antes a cebar a sus parejas las ceban también durante un periodo más largo ($r = 0'831$, $P < 0'001$, $gl = 11$) y fueron además los que antes iniciaron las cópulas ($r = 0'560$, $P < 0'05$, $gl = 11$), aunque, no obstante, sus tasas de cópulas tendían a ser menores ($r = 0'560$, $P < 0'05$, $gl = 11$). No hallamos correlaciones significativas ($P > 0'05$) entre la tasa diaria de cópulas y a) la fecha de inicio de las cópulas ($r = 0'215$, $gl = 11$), b) la duración del periodo de cópulas ($r = -0'263$, $gl = 11$), y c) la tasa diaria de cópulas ($r = -0'175$, $gl = 11$).

Cópulas extrapareja (CEPs).

Al menos un individuo de 11 (85%) de las 13 parejas controladas intervino en CEPs. Nueve hembras focales (69%) recibieron intentos y 5 de los machos (38%) intentaron copular con hembras distintas de sus parejas. Un total de 64 CEPs (68,8%) involucraron a machos emparejados, 15 (16'1%) a machos no emparejados, y 14 (15'0%) a machos cuyo estado de emparejamiento nos era desconocido. De 30 (32'2%) CEPs dirigidas hacia hembras emparejadas, ninguna fue exitosa. De 63 intentos de CEP dirigidos a hembras no emparejadas, 58 (92%) fueron exitosas y 5 (8%) fracasaron. La proporción de cópulas exitosas y fracasadas difería significativamente entre hembras emparejadas y no emparejadas ($\chi^2 = 69'52$, $P = 0'000$, $gl = 1$). Sólo dos de las hembras no emparejadas que habían copulado previamente con machos emparejados se emparejaron con otros y permanecieron en el sector sometido a observación. Ninguna de ellas volvió a ser objeto de

intentos de CEP después de emparejarse. Una había copulado previamente con al menos 6 diferentes machos emparejados, aunque el 90% ($n = 58$) de esas cópulas las realizó con el mismo macho. La otra hembra copuló con al menos 1 macho antes de emparejarse definitivamente.

Las hembras emparejadas recibieron la mayoría de los intentos de CEP cuando estaban a punto de empezar la puesta de los huevos (Fig. 7). La frecuencia de CEPs sobre hembras no emparejadas, sin embargo, alcanzaba el máximo entre 30 y 40 días antes de la puesta.

Pudimos establecer la causa del fallo en el intento de CEP en 33 ocasiones: a) agresión del macho emparejado con la hembra hacia el intruso ($n = 3$); b) agresión de la propia hembra afectada hacia el intruso ($n = 7$); c) falta de cooperación de la hembra ($n = 22$); d) el macho intruso cayó y no pudo terminar la cópula ($n = 1$). Los machos no parecían invertir mucho esfuerzo protegiendo a sus hembras ya que estaban presentes cuando ocurrieron varios intentos de CEP ($n = 18$) y sólo atacaron a los intrusos en 4 ocasiones (22.2%).

DISCUSION

Patrón de cópulas intrapareja y competencia espermática.

Los cernícalos primillas mostraron dos diferentes patrones de cópulas. El patrón más común se extendía sobre un largo periodo (hasta 94 días). El patrón diario de las parejas que seguían este modelo tenía dos máximos separados una media de 61 días. Los patrones de cópulas prolongados no parecen ser excepcionales en las rapaces (águila real *Aquila chrysaetos* (Ellis y Powers 1982), buitre del cabo *Gyps coprotheres* (Robertson 1986), azor *Accipiter gentilis* (Moller 1987), águila perdicera *Hieraetus fasciatus* (Bertran y Romero en prensa). De esta forma, algunas cópulas deben tener lugar probablemente fuera del periodo fértil de las hembras, ya que la duración de este último se ha estimado en unos 7 días para las aves de presa (Grier y cols. 1972 en Bird y Buckland 1976). El periodo fértil en el

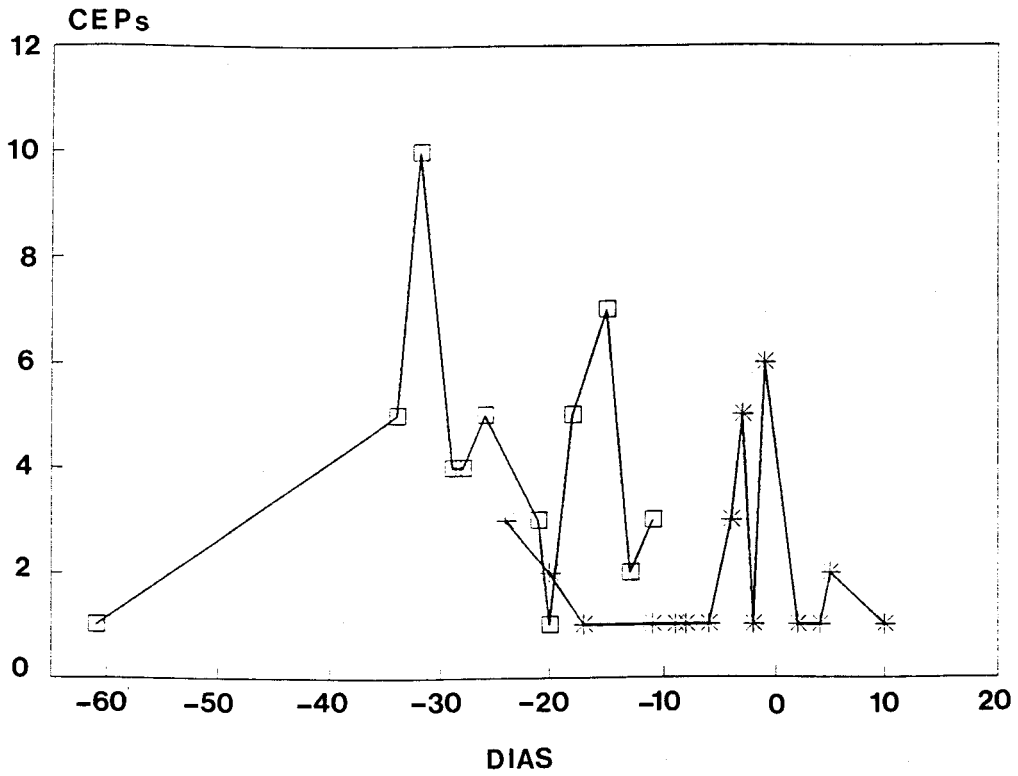


Figura 7. Frecuencia de cópulas extra-pareja dirigidas a hembras emparejadas (*) y a hembras no emparejadas (□). Fecha de puesta = día "0".

cernícalo americano Falco sparverius -cercano morfológica y ecológicamente al cernícalo primilla- es de alrededor de 11 días (Bird y Buckland 1976). Las observaciones anteriores sugieren pues que los largos periodos de cópulas no están directamente relacionados con la fertilización de las hembras. En lugar de eso, podrían deberse a un ajuste reproductivo entre los miembros de la pareja (Brockway 1966, Brown 1967, Erickson y Zenone 1976).

En el cernícalo primilla el inicio de las puestas varía hasta 3 semanas entre años y la duración del periodo de puestas se prolonga alrededor de un mes cada año. En consecuencia, los machos podrían tener dudas acerca del inicio de la reproducción. Las hembras, por su parte, podrían sacar partido de un largo periodo de cópulas para ocultar su periodo fértil (ver Moller 1985, Birkhead y Lessells 1988) y obtener con ello un cuidado más prolongado de sus parejas. Algunas observaciones nos permiten rechazar estas hipótesis en el caso del cernícalo primilla: a) las hembras solicitan cópulas más frecuentemente justo antes de la puesta, b) la mayor frecuencia de CEPs dirigidas hacia hembras emparejadas tenía lugar la víspera del inicio de la puesta de esas hembras y, c) casi todas las CEPs tenían lugar entre el día -10 y la terminación de la puesta. Consecuentemente, sería difícil explicar como las hembras ocultan su periodo fértil a sus parejas y no a otros machos. Por otra parte, las hembras cambiaban marcadamente sus patrones de actividad conforme se acercaba la fecha de puesta y permanecían la mayor parte del día en los nidos justo antes del inicio de la puesta.

El largo periodo copulatorio exhibido por algunos cernícalos primillas puede ser relacionado con un ajuste reproductivo entre los miembros de la pareja. Esto ya había sido sugerido por Cade (1960) para los prolongados periodos de cópulas en el género Falco. Las hembras que empiezan a copular antes conseguirían una estimulación sexual más temprana y, con ello, comenzarían antes la puesta. En el caso de otras especies de aves, los machos entran en celo antes que las hembras (Murton y Westwood 1977). Los machos adquieren la necesaria estimulación por las condiciones ambientales, mientras que las hembras necesitan ser también estimuladas por sus parejas, usualmente a través de actividades de cortejo

(Brockway 1966, Brown 1967, Erickson y Zenone 1976). Nuestros resultados indican que el inicio y la duración del periodo copulatorio están positivamente correlacionados con la fecha de puesta. Adicionalmente, y de forma similar a otras especies de aves de presa (Newton 1979), el éxito reproductor de los cernícalos primillas decrece significativamente de las primeras a las últimas parejas que se reproducen cada año. Consecuentemente, aquellos individuos que empiecen antes a copular pueden esperar un mayor éxito.

Un segundo patrón de cópulas fue mostrado por tres parejas que exhibían un único máximo en la frecuencia diaria de cópulas alrededor de 15 días antes de la puesta. Este patrón y la segunda mitad del patrón bimodal presentado por las otras 10 parejas puede estar influenciado por la competencia espermática. El alto número de cópulas parece sobrepasar el mínimo necesario para producir huevos fértiles (Birkhead y cols. 1987). De hecho, cernícalos primillas cautivos tuvieron puestas fértiles de 4-5 huevos después de una sola inseminación artificial por huevo. (M. Pomarol, com. per.). Quizás la alta tasa de cópulas del cernícalo primilla sirva para diluir el espermatozoide de competidores, como ocurre en otras especies de aves (Moller 1987, Birkhead y cols. 1987, Aguilera y Alvarez 1989). Esta interpretación está apoyada además por el hecho de que parejas que se formaron tardíamente -involucrando así a hembras que habrían tenido la oportunidad de copular con otros machos- tuvieron las más altas tasas de cópulas.

Si el comportamiento copulatorio de los cernícalos primillas hubiera evolucionado en un contexto de competencia espermática, se esperarían adaptaciones paralelas para contrarrestar sus efectos. Algunas de estas presuntas adaptaciones son: a) la concentración de las cópulas en las primeras horas después de la puesta del huevo, cuando tiene lugar una "ventana de fertilización" (Moller 1987, Cheng y cols. 1983, Birkhead y cols 1987, Cheng y Burns 1988) y b) un menor lapso de tiempo entre el reencuentro de los miembros de la pareja y la primera cópula en aquellos periodos en los cuales la probabilidad de fecundación es más alta (ver revisión en Birkhead y cols.). En el cernícalo primilla, el patrón diario de cópulas mostraba, como era de esperar, un pico en las primeras horas de la mañana, aunque un pico similar tenía lugar también a última hora de la tarde. Este patrón diario bimodal se

mantenía a lo largo de todo el periodo de cópulas y, en nuestra opinión, estaría más relacionado con el patrón de estancia en la colonia de los cernícalos que con necesidades impuestas por la fertilización. De hecho, ese patrón bimodal de estancia en la colonia ocurre también en invierno, antes del inicio de las cópulas (Negro y cols. 1991).

El tiempo entre el encuentro de la pareja después de una separación y la primera cópula no decrecía significativamente al acercarse la puesta. Es más, tampoco observamos que las cópulas ocurrieran antes cuando la hembra era la primera en llegar a la colonia tras un periodo de ausencia de los dos miembros de la pareja. Por otro lado, el incremento de la vigilancia de la pareja por los machos en el periodo fértil de las hembras (descrito en especies con cebas de cortejo, ver Birkhead y cols. 1985, 1987) tampoco fue observado. Cuando se acercaba la puesta, los machos invertían la mayor parte de su tiempo cazando lejos de la colonia y sólo volvían a ella para cebar a sus hembras y copular. En consecuencia, los cernícalos primillas parecían adoptar algunas contramedidas para evitar competencia espermática (alta tasa diaria de cópulas) pero no otras (concentración de cópulas en la ventana de fertilización, menor tiempo hasta la cópula cuando se acerca la puesta y cuando los machos llegan a la colonia después que sus parejas). Esta situación no es rara en otras aves (Aguilera 1989, Aguilera y Alvarez 1989, Westneat y cols. 1990). La razón pueden ser los costos que imponen las adaptaciones mencionadas anteriormente. De acuerdo con nuestras observaciones, tanto los machos como las hembras de cernícalo primilla invierten considerablemente en términos de tiempo y energía a lo largo de la reproducción. La inversión debe ser particularmente alta para el macho durante el periodo en que ceba a la hembra antes de la puesta. Consecuentemente, la adopción de estrategias distintas a una alta tasa de cópulas para contrarrestar el esperma de posibles competidores resultaría en un menor tiempo de caza para los machos, y ello traería consigo menos cebas a las hembras. Como la función de las cebas a las hembras parece ser fundamentalmente energética -engordarlas para conseguir la mayor puesta posible-, el coste de otras medidas que llevaran aparejada una disminución de la tasa de cebas podría ser demasiado alto.

Estrategia reproductivas mixta de los machos (ERM).

Los machos de cernícalo primilla desarrollaban una ERM e intentaban copular con sus parejas y otras hembras. Como la mayoría de las CEPs ocurrían cerca de la puesta, su función parecía ser la inseminación de las hembras. No está claro porque los machos han mantenido la tendencia a intentar CEPs cuando la mayoría parecen no tener éxito (al menos aquellos dirigidos a hembras emparejadas). No puede descartarse, sin embargo, que los intentos de CEP puedan eventualmente ser exitosos, como ocurre en el cernícalo americano (Towers 1990), y dejen descendencia a los machos que los practican. Se han citado altas frecuencias de pollos en nido no relacionados genéticamente con sus presuntos padres en especies con bajos niveles de CEPs (Westneat 1987a, 1987b). Y es más, algunas hembras podrían aceptar CEPs bajo ciertas circunstancias, por ejemplo un largo periodo de ausencia de su pareja (ver más adelante). Por otro lado, la relación coste/beneficio de las CEPs para los machos podría ser tan baja que explicara por sí misma la persistencia de una ERM en los machos.

En las hembras de cernícalo primilla hemos observado dos estrategias dependientes de su estado de emparejamiento. La adopción de una u otra está probablemente mediada por la diferente relación coste/beneficio en hembras emparejadas y no emparejadas. Las hembras emparejadas implicadas en intentos de CEPs nunca fueron alimentadas por los machos intrusos y se arriesgaban, sin embargo, a ser abandonadas por sus parejas, o a obtener una menor contribución de los machos en la cría de los pollos (como ha sido documentado en otras especies por Moller 1988 y Morton y cols. 1990). La situación parece diferente para las hembras no emparejadas: aceptando cópulas de machos ya emparejados podrían acceder a un macho y a un enclave de nidificación. Después de la muerte de una hembra emparejada, otra hembra que hubiera copulado con su macho podría ser la primera en reemplazarla. La tasa de mortalidad adulta en el cernícalo primilla puede ser considerada relativamente alta (alrededor del 30%, ver Capítulo 12), así que una estrategia como la descrita podría ser adaptativa. Esta sugerencia se apoya también en una observación que

realizamos después de la captura y posterior suelta de una hembra emparejada. Esta hembra fue equipada con un radioemisor de cola y, probablemente debido a estrés transitorio, dejó la colonia durante un día entero después de ser liberada. En su corto periodo de ausencia, su pareja admitió a otra hembra en su nido y copuló con ella varias veces. Al día siguiente la hembra original volvió y recuperó a su antigua pareja y su nido.

Una segunda razón para que las hembras no emparejadas aceptaran cópulas de varios machos sería la obtención de estimulación sexual. De esta forma, las hembras, que estarían preparadas para poner huevos, podrían emparejarse más tarde con un macho no emparejado y llevar a cabo la puesta muy rápidamente. También se han observado hembras de otras especies criando a sus pollos con la ayuda de machos que no son su pareja (Trivers 1972, Hunt y Hunt 1977), aunque esta circunstancia no ha sido nunca detectada en el cernícalo primilla. Las condiciones tróficas fueron probablemente demasiado pobres durante el periodo de estudio como para que una estrategia como la descrita pudiera ser adoptada. Finalmente, y considerando que algunas hembras no emparejadas copularon repetidamente a lo largo de un extenso periodo con los mismos machos ya emparejados, no podemos descartar que algunos machos persigan más la poliginia (bigamia en este caso) que una ERM con CEPs típicas (ver Westneat y cols. 1990 para definiciones). En este último caso, los principales beneficios para las hembras no emparejadas serían de nuevo el acceso a un macho de buena calidad y/o a un buen enclave de nidificación (Moller en prensa).

En conclusión, nuestros resultados sugieren que los machos de cernícalo primilla siguen una ERM, aunque el éxito de los intentos de CEM dependen de las hembras y de su estado de emparejamiento. Este patrón puede haber evolucionado como un resultado de la alta inversión parental efectuada por los machos durante la cría. La principal estrategia seguida por ambos sexos sería avanzar la fecha de puesta y conseguir con ello mejores expectativas de éxito reproductor. En este contexto, las adaptaciones para evitar fertilizaciones extra pareja que interfirieran con las cebas de las hembras antes de la puesta no serían selectivamente ventajosas para los machos a menos que la frecuencia de CEMs fuera alta. En las hembras emparejadas se seleccionaría la fidelidad al macho para retener

las cebras, como se ha sugerido para especies con cebras de cortejo (Fitch y Shugart 1984, Poole 1985). Hasta ahora una estrategia como esta nunca había sido observada en aves rapaces, aunque parecen ser buenos candidatos, ya que la inversión parental de ambos sexos suele ser elevada y el dimorfismo de tamaño revertido está ampliamente difundido en el grupo.

RESUMEN

Observamos 1397 intentos de cópula, de los cuales un 67% fueron intentos de cópulas extrapareja. De las 13 parejas sometidas a observación sistemática, 10 mostraron un patrón estacional bimodal de la tasa diaria de cópulas. Por término medio, los picos ocurrieron 65 y 5 días antes de la puesta del primer huevo, siendo el número medio de cópulas por hembra y por estación reproductora de 326'2. Las tres parejas restantes, formadas por un individuo de primer año y otro más viejo, exhibieron un diferente patrón estacional que comprendía un sólo máximo en la frecuencia diaria de cópulas localizado unos 15 días antes del inicio de la puesta. Las frecuentes cópulas en el cernícalo primilla podrían tener una función múltiple: el primer pico de la distribución estacional, casi con seguridad fuera del periodo fértil de las hembras, estaría relacionado con la formación de la pareja y la estimulación sexual de los individuos. El otro pico cercano a la puesta se relacionaría, sin embargo, con presiones de competencia espermática. Esta hipótesis se apoya en el hecho de que la mayor parte de las cópulas extrapareja ocurrieron cerca de la puesta. Los machos de cernícalo primilla seguían una estrategia reproductiva mixta, pero el éxito de los intentos de cópula extrapareja dependían de las hembras (el sexo de mayor tamaño) y de su estado de emparejamiento. Las hembras no emparejadas eran propensas a aceptar cópulas extrapareja con machos que ya estaban emparejados, mientras que las hembras emparejadas rechazaban las cópulas extrapareja. La estrategia básica seguida por ambos sexos sería avanzar lo más posible la fecha de puesta y conseguir con ello las mejores expectativas de éxito reproductor.

Capítulo 3.- Emparejamientos poligínicos

INTRODUCCION

La poliginia es un sistema de apareamiento que aparece con frecuencia en especies que explotan recursos excepcionalmente abundantes y que muestran un bajo o inexistente cuidado parental por parte de los machos (Verner y Wilson 1966, Orians 1969, Trivers 1972). Sin embargo, en algunas aves de presa, los machos desarrollan una elevada inversión parental y son ocasionalmente poligínicos en situaciones de abundancia de alimento (Newton 1979). En este capítulo describimos intentos de bigamia en el cernícalo primilla, que pertenece a un género en el cual la poliginia aparece raramente (Cramp y Simmons 1980, Village 1990), y discutimos los posibles factores desencadenantes de este comportamiento.

METODOS

Todos los casos de poliginia (un macho con dos hembras) se registraron en el sector de nidos de la colonia de Mairena del Alcor donde se realizaron observaciones sistemáticas de comportamiento en 1989 y 1990.

RESULTADOS

De 13 machos emparejados establecidos en el sector de nidos controlado, 5 intentaron cópulas extra-pareja. Tres de estos machos emparejados establecieron relaciones prolongadas con hembras no emparejadas. En adelante nos referiremos a estos machos como bígamos y a sus hembras como primarias y secundarias. Una de las hembras primarias era de primer año, mientras que las otras dos eran adultas. Dos de las hembras secundarias eran adultas y la tercera tenía una edad que nos era desconocida. Los machos eran todos adultos. Durante los dos años de estudio hubo más hembras que machos desemparejados que visitaban con frecuencia la zona de observación. En 1989, aparte de las parejas establecidas, había 4 machos de primer año y 5 hembras (incluyendo dos hembras que se integraron en

tríos como secundarias). En 1990, había un macho de primer año y 3 hembras desemparejados (una de ellas se integraría en un trío).

No pudimos determinar exactamente cuando empezaron las relaciones entre los machos bígamos y las hembras secundarias, pero al menos en dos de los tres casos los machos se habían emparejado primero con la hembra primaria. La duración mínima de los tríos fue de 20, 44 y 50 días, y se detectaron 74, 47 y 50 días, respectivamente, antes de que las hembras primarias pusieran huevos. La ruptura entre los machos bígamos y las hembras secundarias se observó en dos ocasiones y en ambos casos se debió a que las hembras establecieron nuevas relaciones con machos no emparejados. El día de la ruptura las hembras secundarias fueron atendidas tanto por el macho bígamos como por su nueva pareja, y copularon con ambos. Con posterioridad, las hembras que habían sido secundarias sólo se relacionaron con sus nuevos compañeros.

La inversión desarrollada por los machos bígamos, en términos de tiempo pasado en compañía de cada hembra en la colonia, tasas de cópulas y tasas de cebas de pareja, fue siempre inferior en el caso de las hembras secundarias. Las hembras primarias, por otro lado, recibieron niveles de inversión similares a los de otras hembras emparejadas con machos monógamos (Tabla 3).

Las hembras primarias y secundarias del mismo macho bígamo mostraron una mutua incompatibilidad. Dos de las hembras secundarias ocupaban un agujero diferente al ocupado por la hembra primaria, mientras que las dos hembras del trío restante se disputaban el mismo nido. En el último caso, las dos hembras nunca permanecieron juntas en el nido simultáneamente. De hecho, la hembra secundaria sólo ocupaba el nido cuando la otra estaba ausente de la colonia, y era expulsada cuando la hembra primaria regresaba al nido. También observamos agresiones entre otras dos hembras pertenecientes a un trío que ocupaban nichos de la misma fachada -y se podían observar mutuamente cuando estaban en la colonia-. La mayoría de las agresiones en éste y en el caso anterior fueron iniciadas por la hembra primaria (42 vs 4). En el único caso en que las dos hembras del mismo trío no se

Tabla 3. Inversión diferencial de tres machos bígamos en sus hembras primarias y secundarias (media \pm DE). Como referencia se incluyen datos de otras hembras emparejadas con machos monógamos.

HEMBRAS	Porcentaje de tiempo con el macho en la colonia (n = días)	Cópulas/día	Cebas de pareja/día
Primaria	68'7 \pm 32, n = 5	2'0 \pm 0'7, n = 5	0*
1 Secundaria	33'6 \pm 19, n = 5	0'2 \pm 0'4, n = 5	0*
Monógamas	90'2 \pm 20, n = 15	3'0 \pm 1'2, n = 15	0*
(n=3)			
Primaria	57'4 \pm 28, n = 16	5'8 \pm 4'0, n = 16	6'2 \pm 4'9, n = 6
2 Secundaria	26'5 \pm 24, n = 16	0'5 \pm 1'0, n = 16	0
Monógamas	57'6 \pm 31, n = 62	3'1 \pm 0'6, n = 49	7'1 \pm 1'8, n = 24
(n=4)			
Primaria	51'0 \pm 27, n = 24	5'1 \pm 3'9, n = 24	7'0 \pm 4'7, n = 11
3 Secundaria	26'5 \pm 23, n = 24	2'0 \pm 2'7, n = 22	1'4 \pm 1'4, n = 11
Monógamas	55'1 \pm 26, n = 92	5'1 \pm 0'5, n = 74	6'9 \pm 1'1, n = 41
(n=4)			

* Este trío se produjo antes del periodo de cebas de pareja.

agredieron ocupaban agujeros en fachadas distintas y no podían verse.

DISCUSION

La prolongada duración de los tríos en el cernícalo primilla sugiere que este comportamiento difiere de la promiscuidad exhibida por el cernícalo americano (Balgooyen 1976) y otras especies antes o durante la formación de las parejas (Westneat y cols. 1990). Por el contrario, nuestras observaciones parecen corresponder a casos de bigamia abortados. Los machos bígamos pasaron más tiempo en compañía de las hembras primarias, las cebaron más que a las secundarias y también copularon más con ellas. Este patrón de asistencia diferencial ha sido descrito en otras especies que son ocasionalmente poligínicas (Martin 1974, Askenmo 1984). Igualmente ha sido descrita en especies poligínicas una cierta incompatibilidad entre las hembras primarias y secundarias (La Prade y Graves 1982, Yasukawa y Searcy 1982, Hurly y Robertson 1985).

El fracaso de los intentos de bigamia observados podría deberse a la escasez de alimento durante el periodo de estudio. No podemos descartar que la bigamia pueda consumarse en condiciones favorables. La puesta media del cernícalo primilla es de 4 huevos (2 a 6) (Cramp y Simmons 1980), pero nosotros hemos observado en 1991 una puesta de 7 huevos compuesta por dos grupos de huevos (3 y 4), distinguibles por su forma y color, que presumiblemente fueron puestos por dos hembras distintas. Adicionalmente, I. Sánchez-García (com. per.) observó 8 pollos pequeños en el mismo nido en Jerez de la Frontera (1990). Bijlsma y cols. (1988) y Cade (1982) también mencionan puestas de 8 huevos, que podrían deberse a dos hembras distintas poniendo en el mismo nido.

La tendencia a practicar la bigamia pudo estar favorecida durante el periodo de estudio por el exceso de hembras presentes en la zona de observación y porque los machos y las hembras secundarias pueden obtener ventajas, incluso aunque el intento reproductor fracase. Las hembras secundarias podrían obtener estimulación sexual a través de las cópulas (Balgooyen 1976) y la condición necesaria para realizar la puesta si son también

alimentadas por los machos bígamos. En suma, se encontrarían en una condición avanzada para reproducirse tan pronto como se emparejaran con otro macho. Adicionalmente, las hembras secundarias estarían en una posición ventajosa para sustituir a la hembra primaria en el caso de que esta muriera. Para los machos, las ventajas que conseguirían emparejándose con una segunda hembra son obvias si el intento tiene éxito. Pero aún fracasando tendrían la oportunidad de fertilizar a la hembra secundaria y conseguir descendencia sin costes, ya que sería criada por la hembra secundaria y su nueva pareja. Esto sería especialmente probable cuando la hembra secundaria deja al macho bígamo sólo unos días antes de realizar la puesta.

RESUMEN

Se han observado tres tríos poligínicos (un macho y dos hembras) en la colonia de Mairena del Alcor. Todos estos tríos se deshicieron antes de la puesta porque la hembra secundaria se emparejó con otro macho. El tiempo pasado por el macho bígamo con las hembras en la colonia, la tasa de cópulas y de cebas fueron siempre menores en el caso de las hembras secundarias. Las hembras primarias recibieron niveles de inversión similares a los obtenidos por las hembras emparejadas con machos monógamos. Las agresiones entre las hembras emparejadas con el mismo macho eran frecuentes. La poliginia en el cernícalo primilla estaba favorecida por una proporción de sexos sesgada hacia las hembras, y mantenida porque los machos bígamos y las hembras secundarias pueden obtener beneficios independientemente del éxito final del intento de reproducción.

Capítulo 4.- Análisis funcional de las cebas de pareja

INTRODUCCION

Las cebas de los machos a las hembras, que reciben el nombre de cebas de pareja o cebas de cortejo (ver definiciones en Nuechterlein y Storer 1989) están muy extendidas entre las aves y se producen en al menos 11 órdenes distintos (Smith 1980). La funcionalidad de este comportamiento puede ser diversa. Se ha sugerido que es importante en el proceso de formación y mantenimiento de la pareja (Lack 1940, Kluijver 1950, Brown 1967, Stokes y Willians 1971, Niebuhr 1981, Tasker y Mills 1981). En diferentes especies se ha observado que las cebas de pareja suelen ir seguidas de cópulas entre los miembros de la pareja, y se ha sugerido por ello que los machos pueden inducir las cópulas cuando ceban a las hembras (Brown 1967, Calder 1968, Stokes y Willians 1971, Tasker y Mills 1981, pero ver Kilham 1981, Niebuhr 1981, Wiggins y Morris 1988). Por otra parte, se ha señalado que en algunas especies las cebas de cortejo podrían tener un valor predictivo que utilizarían las hembras para evaluar la aptitud del macho para el cuidado parental (Nisbet 1973, Simmons 1988, Carlson 1989). La función más extendida de las cebas de cortejo sería, sin embargo, la mejora del estado nutricional de las hembras para que éstas afronten el esfuerzo añadido que supone la puesta de los huevos (Taylor 1979, Ludberg 1980, Lifjeld y Slagsvold 1986, Avery y cols. 1988). Se ha demostrado que una alta tasa de cebas de pareja mejora la calidad de la puesta en diferentes especies, bien por influir en la fecha de puesta (Royama 1966, Tasker y Mills 1981), en el tamaño de la puesta o en el volumen de los huevos (Nisbet 1973, Morris 1986, Salzer y Larkin 1990).

Las cebas de parejas están muy extendidas entre las aves de presa. Newton (1979) sugiere que su función principal sería mejorar la condición física de las hembras (aunque ver Poole 1985). La energía almacenada sería necesaria para realizar la puesta y su posterior incubación. En las especies en las cuales incuba la hembra, sólo ellas aumentan de peso (cernícalo real, gavián, cárabo Strix aluco), mientras que en los buitres (Gyps spp.), machos y hembras incuban y ambos sexos aumentan de peso antes de la incubación. Los machos de

cernícalo primilla ceban a sus hembras y ambos sexos participan en la incubación (Cramp y Simmons 1980). En este capítulo analizaremos la funcionalidad de las cebas de pareja en el cernícalo primilla en relación a las hipótesis que hemos expuesto anteriormente.

METODOS

Las observaciones de comportamiento se realizaron en 1989 y 1990 en el sector de nidios controlado en la colonia de Mairena del Alcor. Para los análisis realizados hemos comprobado si se produjeron cópulas en los diez minutos siguientes a la ceba del macho a la hembra, y hemos calculado el tiempo que transcurría desde la ceba hasta la primera cópula. Los tiempos de incubación de machos y hembras se dedujeron de los relevos observados. El peso de machos y hembras se ha estudiado en relación a la fecha de puesta, y para ello se han utilizado datos de individuos reproductores para los que se pudo estimar la fecha de puesta.

RESULTADOS

Frecuencia y distribución de las cebas

Se observaron cebas de pareja ($n=783$) entre la segunda semana de abril y la primera de junio. Dentro de cada pareja, las cebas comenzaron en promedio 16'5 días (rango: día -32 a día -7, $n=13$) antes de la puesta del primer huevo (día "0") y finalizaron 6'5 después (rango: día -2 a día 11). La duración media del periodo de cebas fue de 23'7 días (rango: 10 a 38, $n=13$). La máxima frecuencia de cebas (más de una ceba/hora) se alcanzó en los días en que se iniciaba la puesta (Fig. 8). Desde unos 4 días antes de la puesta (rango: 0 a 12, $n=13$), las hembras pasaron más del 90% del tiempo diario inmóviles en la colonia dependiendo casi exclusivamente para su alimentación de los aportes realizados por los machos. El tiempo que pasaban las hembras en la colonia se correlacionaba significativamente con la frecuencia de cebas que recibían ($r = 0'555$, $gl = 131$, $P < 0'001$).

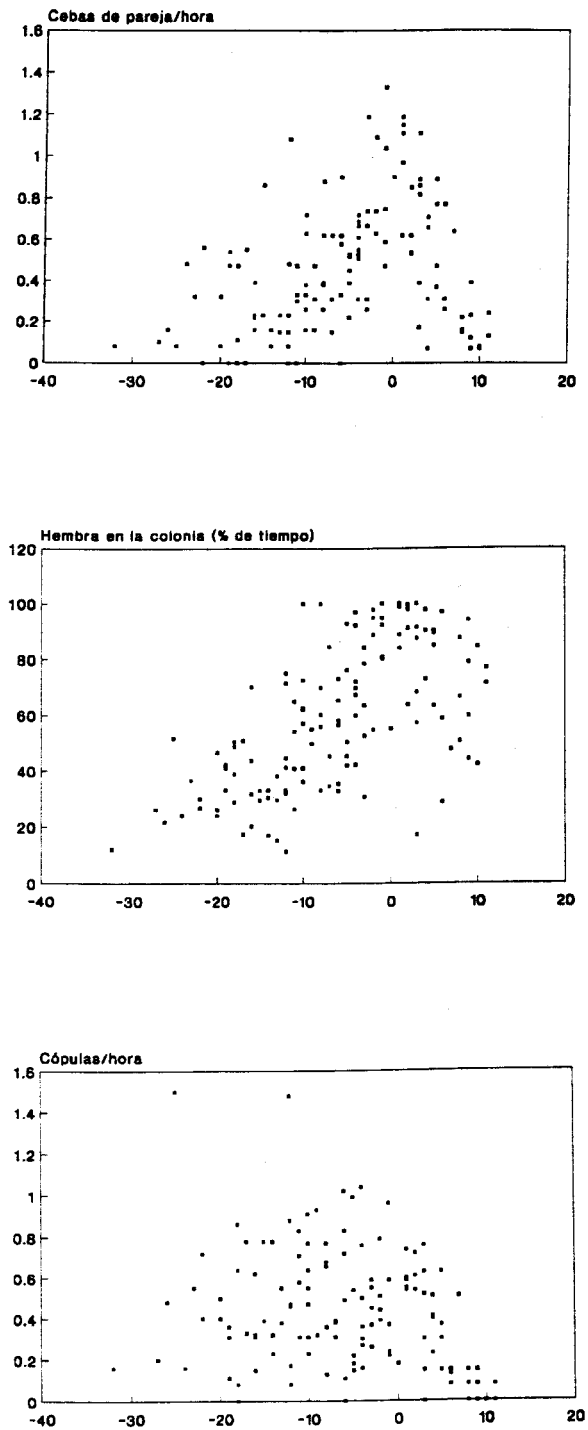


Figura 8. Variación estacional de a) frecuencia de las cebas de pareja, b) proporción del tiempo pasado por las hembras en la colonia, c) frecuencia de cópulas.

Relación entre las cebas de pareja y las cópulas

El inicio de las cebas en las parejas formadas por dos adultos ocurrió en promedio 66 días (rango: 55-73, $n=10$) después del inicio de las cópulas. En parejas con algún individuo de primer año, las cebas se iniciaron 13 días (rango 0-32, $n=3$) después del inicio de las cópulas. Una alta frecuencia de cópulas y la máxima tasa de cebas coincidieron en la misma época (Fig. 8), mostrando sus frecuencias diarias una correlación significativa, aunque débil ($r = 0'212$, $gl = 131$, $P < 0'05$). Considerando cinco periodos de diez días centrados en la fecha de puesta del primer huevo, detectamos una correlación significativa entre las tasas diarias de frecuencia de cebas y de cópulas entre los días -24 y -15 ($r = 0'539$, $gl = 20$, $P < 0'01$), cuando ambas frecuencias se incrementaron, y entre los días 6 y 15 ($r = 0'75$, $gl = 12$, $P < 0'01$), cuando ambas disminuyeron. No se detectó una correlación significativa ($P > 0'05$) ni en el periodo de puesta (días -4 a 5) ni en el inmediatamente anterior (días -14 a -5). Las cópulas fueron más frecuentes cuando los machos llegaron sin ceba (52%, $n = 329$) que cuando llegaron con ella (35'7%, $n = 618$) ($\chi^2 = 17'15$, $gl = 2$, $P < 0'001$).

Para averiguar si las cebas de pareja pueden ser utilizadas por las hembras para evaluar la calidad del macho, hemos correlacionado las frecuencia de cebas de pareja y las de cebas a los pollos. El coeficiente de correlación resultó alto y casi significativo ($r_s = 0'647$, $P < 0'1$).

Evolución estacional del peso de machos y hembras

La variación del peso de las hembras fue considerable (Fig. 9), y osciló entre los 140g desde unos 45 días antes de la fecha de inicio de la puesta hasta los 200g en los días inmediatamente anteriores a ésta. Los pesos se incrementaban en coincidencia con el periodo de cebas de pareja. El peso de los machos experimentó menos variaciones, manteniéndose entre 125g y 150g durante prácticamente toda la reproducción. La correlación entre la frecuencia media de cebas y el peso medio de las hembras en cinco periodos de diez días en torno a la puesta resultó significativa ($r_s = 0'90$, $gl = 3$, $P < 0'05$).

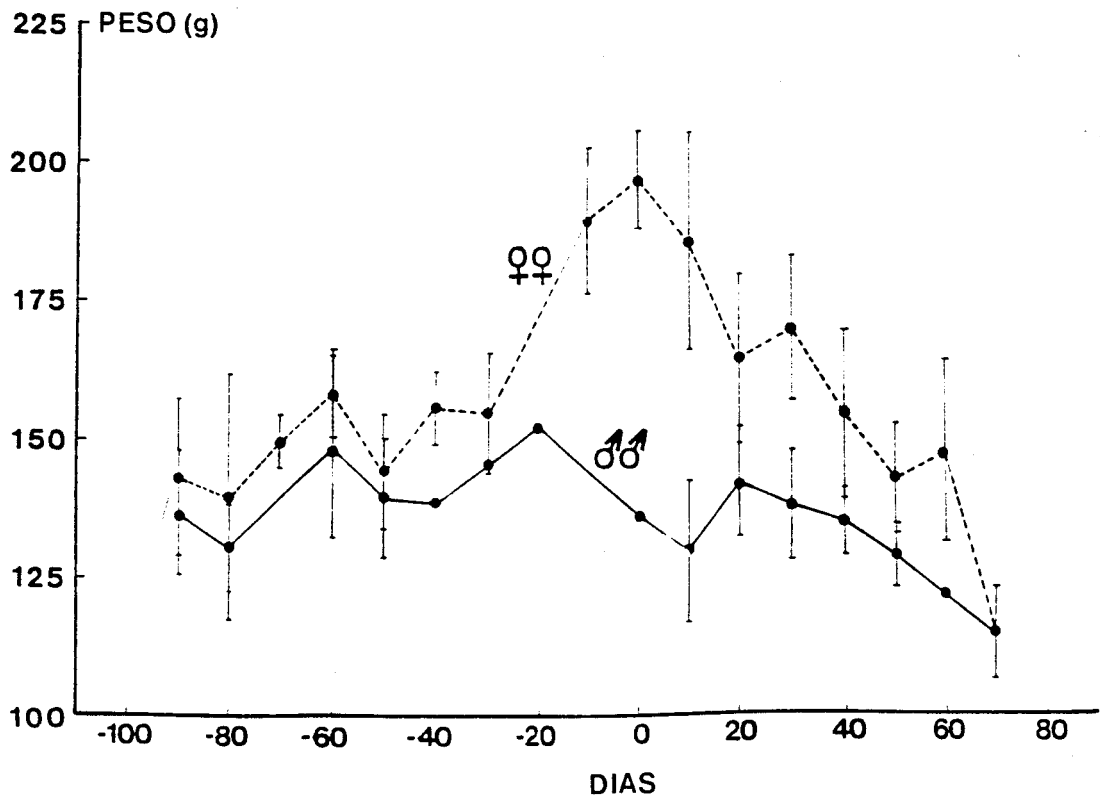


Figura 9. Variación estacional del peso de machos y hembras adultos.

Relación entre las cebas de pareja y los parámetros de la puesta.

La tasa de cebas parecía influir en la calidad de la puesta. Cuanto antes se iniciaban las cebas antes se iniciaba la puesta ($r_s = 0'595$, $gl = 11$, $P < 0'05$), y mayor era el tamaño de ésta ($r_s = -0'665$, $gl = 11$, $P < 0'05$).

Papel del macho y la hembra en la incubación.

Durante el día los dos miembros de las parejas estudiadas se alternaban en la incubación de los huevos. En diez parejas en las que se observaron relevos, los machos incubaron el 56'2% del tiempo (60'4%-86'0%) y las hembras el 43'8% (14'0%-54'6%) (tiempo total de incubación observado 461 horas y 9 minutos). La incubación nocturna parece ser realizada exclusivamente por las hembras. En 7 días de observación, siempre eran hembras las que incubaban al atardecer, y también eran hembras los individuos que se encontraban incubando al amanecer. Adicionalmente, los individuos portadores de radioemisores durante el periodo de incubación se comportaron de la misma manera: los machos utilizaban dormitorios situados a varios kilómetros de la colonia mientras sus hembras incubaban. Las hembras marcadas con emisores siempre permanecieron en los nidos por la noche.

DISCUSION

En el cernícalo primilla las cópulas intrapareja se inician unas 8 semanas antes de que los machos comiencen a cebar a las hembras. En el inicio de las cebas las parejas están ya consolidadas y las hembras emparejadas no aceptan intentos de EPCs con otros machos. Estos hechos sugieren que, a diferencia de lo encontrado en otras especies, las cebas de pareja no tienen una función en la formación de la pareja. La correlación entre frecuencia de cebas a las hembras y a los pollos no llega a ser significativa y tampoco parece posible que las cebas puedan ser utilizadas por las hembras para evaluar la calidad del macho. Si una hembra decidiera separarse de un macho de baja calidad difícilmente podría encontrar otros

mejores. En las fechas en las que tiene lugar las cebas de pareja, los únicos machos aparentemente disponibles son de primer año sin un nido propio.

No podemos descartar que los cebas de pareja tengan un cierto papel en el mantenimiento de los vínculos de pareja. En el cernícalo primilla las hembras emparejadas suelen repeler los intentos de cópula extra-pareja, pero podría ocurrir que las hembras mal alimentadas fueran más proclives a aceptarlas, especialmente si reciben cebas a cambio, tal como se ha sugerido en el águila pescadora (Pandion haliaetus) (Poole 1985). El incremento en la tasa de cebas en las fechas anteriores a la puesta podría ser explicado como un mecanismo utilizado por los machos de cernícalo primilla para asegurar su paternidad.

La relación entre las cebas de pareja y las cópulas no es clara. El hecho de que las cópulas se produzcan con mayor frecuencia cuando los machos llegan a la colonia sin ceba que con ceba, sugiere una cierta independencia entre estas dos actividades. Las débiles correlaciones encontradas entre tasas de cebas y de cópulas probablemente se producen debido a que las dos actividades deben evolucionar de forma similar en las proximidades de la puesta, aunque las razones puedan ser diferentes. En el cernícalo primilla la alta frecuencia de cópulas días antes de la puesta podría ser una adaptación contra las cópulas extra-pareja en el periodo fértil de las hembras, cuando la competencia espermática es más intensa. Un incremento similar de la tasa de cebas sería esperado si la función de las cebas de pareja fuera mejorar la condición física de las hembras para que afronten la puesta.

Las hembras de cernícalo aumentaron de peso de forma notable antes de la puesta y justo al inicio de ésta alcanzaron su peso más alto, que después disminuyó progresivamente hasta el final de la reproducción. Todo esto sugiere que una parte importante de las reservas acumuladas por la hembra se utilizan en la realización de la puesta. En el aumento de peso de la hembra era evidente la contribución de las cebas de pareja. En primer lugar, las variaciones en peso se correlacionaron significativamente con la frecuencia de cebas. En segundo lugar, las hembras apenas cazaron en los días previos a la puesta, puesto que pasaban la mayor parte del día en la colonia, dependiendo totalmente de las cebas del macho

para su alimentación. Por último, las primeras hembras que recibieron cebas fueron también las primeras en poner y las que pusieron un mayor número de huevos. Otros parámetros, tales como el inicio y duración del periodo de cópulas, o la calidad del macho, pueden también influenciar la fecha de puesta y el éxito reproductor. Esto sugiere que una importante presión selectiva debe estar operando para adelantar la fecha de puesta. De hecho, las parejas tempranas son precisamente las que tienen mayores expectativas de éxito reproductor (ver Capítulo 8), tal como ocurre en otras poblaciones de cernícalos (Cavé 1968, Village 1990).

La incubación de la puesta supone un coste energético importante, que en algunos paseriformes puede igualar al gasto del último estadio de la crianza de los pollos (Moreno y cols. 1991). Nuestros resultados no permiten conocer si las hembras utilizan parte de la energía acumulada para llevar a cabo la incubación. Sin embargo, en el caso del cernícalo primilla podemos rechazar la hipótesis que propone que la diferente evolución de los pesos en machos y hembras tiene que ver con diferentes papeles de los dos sexos en la incubación (Newton 1979). Los machos de cernícalo primilla, aunque compartían la incubación con sus parejas, no experimentaban un aumento de peso antes de la incubación. Por el contrario, el peso de los machos disminuía desde el inicio de las cebas de pareja, probablemente debido al alto coste energético que comporta esa actividad. De forma similar, los machos de cernícalo real, gavián y cárabo, que realizan cebas de pareja, no engordan antes de la incubación (Newton 1979). Los machos de buitre, sin embargo, no alimentan a sus hembras (Brown y Amadon 1968) y, quizá debido a que están sometidos a un menor nivel de estrés, tienen la oportunidad de incrementar su peso.

RESUMEN

Se han estudiado las cebas de los machos a sus hembras (cebas de pareja) en el sector de nidos de la colonia de Mairena del Alcor en 1989 y 1990. Paralelamente se estudió la evolución estacional del peso de los reproductores en ésta y en las otras colonias donde se habían realizado capturas de individuos adultos. En las parejas estudiadas, las cebas ($n =$

783) se observaron desde la segunda quincena de abril hasta la primera de junio. En promedio, las cebas de pareja comenzaron 66 días después del comienzo de las cópulas y 16,5 días antes del inicio de la puesta. El periodo de cebas duraba en promedio 23'7 días.

Los pesos de las hembras aumentaron desde el inicio de las cebas de pareja y alcanzaron el máximo en el momento de la puesta. El peso de los machos experimentó variaciones menores y tendió a disminuir desde el inicio de la puesta. Nuestros resultados sugieren que las cebas de pareja no intervienen en la formación de la misma, aunque no podemos descartar que sea importante para el mantenimiento de vínculos entre sus miembros. La función más clara de las cebas de pareja en el cernícalo primilla parece ser contribuir a aumentar el peso de la hembra para favorecer puestas de mayor calidad: cuanto antes se iniciaban las cebas, antes se iniciaban las puestas y mayor tamaño alcanzaban.

Capítulo 5.- Cleptoparasitismo intraespecífico

INTRODUCCION

El efecto negativo de algunas transformaciones del medio sobre las poblaciones de las aves de presa es bien conocido (Bijleveld 1974, Newton 1979). Estas transformaciones pueden provocar la aparición de comportamientos maladaptativos, tales como las adopciones de jóvenes ajenos (Bustamante e Hiraldo 1990, Ferrer 1990) o sistemas de emparejamiento inusuales (Heredia y Donázar 1990), que pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones en las que aparecen. Aunque el cleptoparasitismo ha sido descrito en numerosas Falconiformes y Accipitriformes (para una revisión ver Brockman y Barnard 1979), ninguno de los autores que han estudiado el cernícalo primilla con anterioridad observó este comportamiento (ver Glutz y cols. 1971, Cramp y Simmons 1980). En este capítulo describimos observaciones de cleptoparasitismo metódico, y discutimos su posible relación con la disponibilidad de alimento. Finalmente examinamos las implicaciones que este comportamiento puede tener para la conservación de la especie.

METODOS

Todos los casos de cleptoparasitismo se observaron en el sector de nidos de la colonia de Mairena del Alcor sometido a control sistemático en 1989 y en 1990. Se han utilizado datos de cebas y tipos de presa colectados en el mismo lugar y en las mismas fechas (Capítulo 4), así como estimas de mortalidad de pollos y éxito reproductor (Capítulo 8).

RESULTADOS

Disponibilidad de alimento

El tamaño de las presas consumidas por los cernícalos primillas que observamos parece inferior al descrito en un estudio realizado en la misma zona hace 15 años (Franco y Andrada 1977). Mientras que nosotros observamos un 8'0% (n = 564) de vertebrados entre

las cebas de los machos a las hembras antes y durante la puesta de los huevos, los autores citados encuentran un 51'2% (n = 86) ($\chi^2 = 114'13$, $P < 0'001$, $gl = 1$). En el caso de las cebas a los pollos, el porcentaje de vertebrados hallado en nuestro estudio también parece relativamente bajo: 0'9% (n = 1.113) frente al 6'3% (n = 48) observado por Franco y Andrada (1977) ($\chi^2 = 7'56$, $P = 0'005$). Adicionalmente, la mortalidad entre los pollos puede considerarse muy elevada, y así murieron el 62% (n = 75) de los nacidos en 1989, y el 43% (n = 156) de los nacidos en 1990. Por otra parte, de los jóvenes encontrados muertos, el 89'9% (n = 139) aparentaban haber muerto de hambre (solían ser los más pequeños de la nidada y no presentaban signos de predación o enfermedad). Además, los pollos que se encontraron agonizando estaban todos por debajo del peso que les correspondería para su edad (Fig. 10)

Cleptoparasitismo y canibalismo.

Los intentos de cleptoparasitismo se produjeron en la colonia durante el periodo de cría de los pollos (junio y julio) y no se observaron nunca en las zonas de caza ni en el periodo de cebas de machos a hembras (abril y mayo). Los ataques ocurrían cuando los reproductores llegaban volando a su nido con una presa para cebar a los pollos. Justo en el momento en que el reproductor se posaba en la entrada de su nido, el atacante aparecía y trataba de arrebatarle la presa.

Los robos fueron cometidos por al menos 4 individuos diferentes, uno de los cuales estaba integrado como reproductor en una de las 13 parejas que se siguieron entre 1989 y 1990. Los ataques de los cleptoparásitos afectaron a 14 (53'8%) de los 26 individuos focales. De los 51 intentos de robo observados, 29 (56'9%) fracasaron. De éstos, 14 (48'3%) por la respuesta violenta de la víctima, 13 (44'8%) porque el reproductor consiguió transferir la comida a los pollos y 2 (6'9%) porque la víctima detectó al cleptoparásito y escapó con la presa que traía sin cebar a los pollos.

Aunque los machos cebaron más a los pollos que las hembras durante el período en que ocurrieron los ataques (61'5% versus 38'5%, n = 894 cebas), ellos fueron víctimas

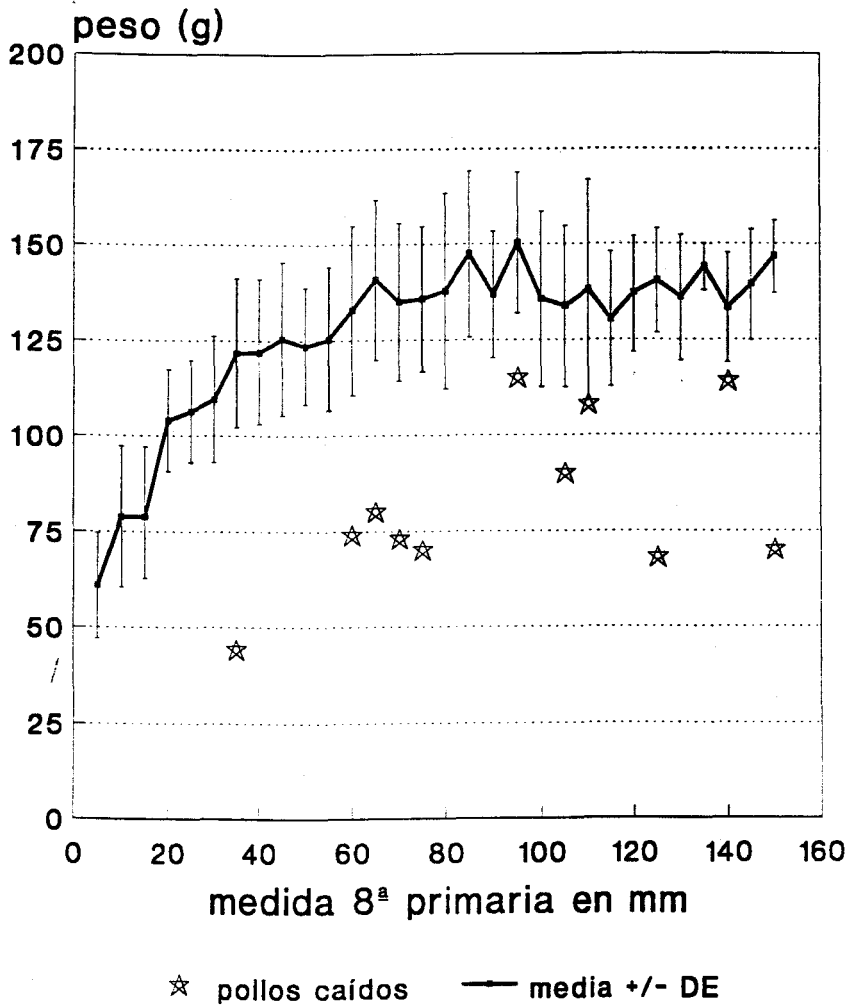


Figura 10. Evolución del peso de los pollos desde el inicio del crecimiento de las plumas de vuelo hasta el abandono del nido (media \pm DE). Se incluyen los pesos de pollos encontrados al pie de los nidos.

de un número desproporcionado de ataques (82'4% los machos por 17'6% las hembras, $n = 51$) ($\chi^2 = 9$, $P = 0'002$, $gl = 1$). Sin embargo, la mayor parte de los ataques fueron realizados por hembras (94%). De los restantes, dos se debieron a un macho (3,9%) y el tercero a un individuo de sexo desconocido (2%). Asumiendo una proporción de sexos igual a 1, y por tanto que había tantas hembras como machos para intentar robos, de las cifras anteriores se desprende que había un número significativamente mayor de hembras entre los atacantes (test de bondad de ajuste, $\chi^2 = 40'5$, $P < 0'001$, $gl = 1$). Por otro lado, cuando el cleptoparásito era una hembra, solía tener más éxito atacando a machos (45'2%, $n = 41$) que a otras hembras (14'2%, $n = 7$), aunque la diferencia no es significativa (test exacto de Fisher, $P > 0'05$).

La frecuencia de ataques parecía estar influenciada por patrones individuales de comportamiento. Así la hembra "CK" llevó a cabo el 62% de los ataques observados. Dos hembras identificadas llevaron a cabo al menos 1 y 2 ataques respectivamente. Hembras anilladas que no pudieron ser identificadas protagonizaron 13 ataques (25'4%). Otros dos ataques se debieron a un macho. Por último, en un caso no se pudo determinar el sexo del atacante.

La importancia del cleptoparasitismo en el caso de la hembra "CK" podría ser incluso mayor de la observada. Su nido, aunque cercano, estaba situado fuera de la zona de observación y no podemos descartar que interviniera en robos en otros lugares de la colonia que no controlábamos. Esta hembra obtuvo el mayor éxito reproductor de la colonia durante los dos años de estudio: en 1989 crió 3 pollos cuando el número medio de pollos que volaron por pareja en la colonia fue $1'8 \pm 0'17$ ($n = 42$ parejas); en 1990 crió 4 pollos frente a una media para la colonia de $1'4 \pm 0'88$ ($n = 39$ parejas).

La actividad parasitaria de la hembra "CK" no se limitaba al robo de comida a adultos que llegaban a cebar. En una ocasión encontramos en su nido el cadáver fresco de un pollo de 7 días de edad. Otra día observamos como intentaba robar de un nido un pollo de unos 10 días de edad, aunque esta vez el robo fracasó porque la hembra propietaria del

nido atacado forcejeó con "CK" y le arrebató el pollo. En 1991 se observó también como un macho adulto robaba y devoraba posteriormente un pollo de pocos días en la colonia de Arahal.

DISCUSION

El cleptoparasitismo fue practicado en mayor medida por las hembras de cernícalo primilla, el sexo de mayor tamaño, mientras que la mayoría de las víctimas fueron machos. La influencia de la talla, o la dominancia, ya había sido citada como un factor determinante del éxito y la direccionalidad de los ataques de cleptoparasitismo (Knight y Knight 1988, Tershy y Breese 1990). Si la frecuencia de ataques estuviera realmente influenciada por el dimorfismo de tamaño revertido mostrado por el primilla, sería de esperar que los machos fueran objeto de más ataques exitosos que las hembras. Aunque nuestros resultados no son concluyentes en este sentido, ello es debido probablemente al ya de por sí escaso número de ataques sufrido por las hembras. Por otro lado, también cabe pensar que las hembras permanecieran más tiempo en la colonia que los machos y contaran, por tanto, con más oportunidades para practicar los robos. Sin embargo, la práctica totalidad de los robos se produjeron cuando los pollos estaban bien desarrollados, periodo en el que machos y hembras invierten un tiempo similar en la colonia.

Se ha predicho que una estrategia mixta de alimentación que incluyera el cleptoparasitismo sería ventajosa para el practicante en condiciones de escasez de alimento (Brockman y Barnard 1979, Jorde y Lingle 1988, pero ver Hansen 1986). Por el contrario, la caza sería preferida si las presas son abundantes. Nuestros datos sugieren que la escasez de alimento fue un serio problema en el área de estudio. Las altas tasas de mortalidad que detectamos no han sido detectadas en la especie por otros autores (Bijlsma y cols. 1988, Pomarol 1990) y parecen ser también excepcionales entre las aves de presa. En el cernícalo real (Falco tinnunculus), una especie relacionada, la mortalidad en el nido afecta a un 10-29% de los pollos (Cavé 1968, Village 1990), mientras que en nuestro caso es del 45%. Por otro lado, las muertes por hambre suelen ser también menos frecuentes y así en el gavián

(Accipiter nisus), otro pequeño Falconiforme, representan el 38% de las causas de muerte conocidas (Newton 1986). En el cernícalo primilla esa cifra sube al 89,9%. Otras informaciones colectadas en nuestro estudio (Capítulo 13) sugieren que las malas condiciones tróficas observadas en el área de estudio se debieron a la implantación generalizada de cultivos intensivos (principalmente girasol), que son pobres en presas.

El número de individuos que practicaron el cleptoparasitismo quizá pueda considerarse bajo, pero una proporción mucho mayor fue víctima de ellos. Esto se debe a que al menos un individuo, la hembra "CK", se convirtió en un cleptoparásito metódico. Los otros cleptoparásitos podrían considerarse más bien oportunistas si la baja frecuencia de sus ataques observada en el sector en observación se mantenía en el resto de la colonia. El parasitismo metódico de la "CK" parece una estrategia altamente rentable dado su elevado éxito reproductor durante los dos años de estudio. De este modo, se podría esperar que el cleptoparasitismo se generalizara y los cernícalos primillas se vieran implicados en una estrategia de alimentación mixta (Hockey y cols. 1989).

Por otro lado, hay dos hechos que indican que el cleptoparasitismo podría ser una estrategia de reciente aparición en la población estudiada: a) los cleptoparásitos tenían un éxito muy elevado en sus ataques (43'1%) en comparación con lo que suele ser habitual en otras aves con frecuente cleptoparasitismo intraespecífico. En el caso del charrán común (Sterna hirundo) los éxitos representan el 6'2% (Hopkins y Willey 1972), en el águila calva (Haliaeetus leucocephalus) el 8'1% (Fischer 1985) y en el milano negro (Milvus migrans) entre el 3'4 y el 16'6% (Sunyer 1988). Probablemente, el elevado porcentaje de éxitos que nosotros observamos se debe a que las víctimas no habían recibido nunca ese tipo de ataques y no habían desarrollado mecanismos para contrarrestarlos (sólo un 4% de las víctimas detectaron a los atacantes). b) En otras rapaces que practican el cleptoparasitismo intraespecífico los individuos manifiestan comportamientos de ocultación de las presas para engañar a sus atacantes (Brown 1976, Fischer 1985, Sunyer 1988). Estas acciones no fueron evidentes en el cernícalo primilla, aunque durante el segundo año de estudio dos individuos que habían sido parasitados repetidamente mostraron en ocasiones un comportamiento

inusual cuando se acercaban a los nidos para cebar. En vez de dirigirse directamente al nido en vuelo batido, cicleaban sobre la colonia durante unos momentos, con la aparente intención de detectar a potenciales agresores.

Si, como sugieren nuestros datos, el cleptoparasitismo (y por añadidura el canibalismo) surgen en el cernícalo primilla como una respuesta a la escasez de alimento, sería esperable que estos comportamientos se generalizaran si persisten las malas condiciones tróficas. Esto último es muy probable en el caso de que se mantengan las actuales tendencias de uso de la tierra (Biber 1990, González y cols. 1990). Las ventajas obtenidas por los individuos cleptoparásitos son seguramente más bajas que los inconvenientes que causan a las víctimas. En consecuencia, el conjunto de la población podría verse afectada en su productividad, muy directamente si se incrementara la frecuencia del canibalismo e indirectamente por el robo de comida en principio destinada a otros pollos.

RESUMEN

El cleptoparasitismo metódico ha sido observado por vez primera en una colonia de cernícalos primillas. La aparición de este comportamiento puede relacionarse con las malas condiciones tróficas existentes en el periodo de estudio, que causaron una elevada mortalidad de pollos por hambre. El cleptoparasitismo fue practicado casi exclusivamente por hembras, el sexo de mayor tamaño, mientras que los machos recibieron la mayoría de los ataques. Los cleptoparásitos tenían un éxito relativamente elevado (43.1%, n = 52 intentos) y las víctimas no parecían practicar estrategias para prevenir los robos. Esto último podría ser indicativo de que el cleptoparasitismo es una estrategia que aparece raramente y no ha dado lugar a que aparezcan adaptaciones que la contrarresten.

Capítulo 6.- Adopciones naturales de jóvenes

INTRODUCCION

El cuidado parental de descendencia ajena ha sido observado en numerosos mamíferos y aves (Riedman 1982, Pierotti 1988). Pero si los reproductores invierten tiempo y energía en jóvenes con los que no están emparentados, la calidad y la supervivencia de su propia descendencia, en otras palabras su eficacia biológica, pueden disminuir (Riedman 1982). Básicamente, la tolerancia mostrada por los padres adoptivos hacia jóvenes intrusos ha sido explicada a través de altruismo recíproco (Pierotti 1980) -aunque esta hipótesis ha sido muy contestada con posterioridad (ver Waltz 1981)-, conflicto intergeneracional (Pierotti y Murphy 1987), errores reproductivos (Beecher y cols. 1981, Ball 1982) y comportamiento maladaptativo (Holley 1981, Bustamante e Hiraldo 1990, Ferrer 1990). Las fuerzas selectivas implicadas en el desarrollo del comportamiento adoptivo han sido estudiadas en detalle para muy pocos grupos (las gaviotas son una notable excepción, ver Pierotti y Murphy 1987). La razón es que estos fenómenos ocurren a frecuencias muy bajas y son detectados raramente. En este capítulo describiremos varias adopciones naturales de pollos y volantones de cernícalo primilla, y examinaremos el posible papel de los factores propuestos por las hipótesis mencionadas anteriormente.

METODOS

Las adopciones se detectaron en 1989 y 1990, en el curso de las observaciones sistemáticas realizadas en el sector de la colonia de Mairena del Alcor, y en la colonia de Arahal, donde las múltiples visitas a los nidos en cada estación reproductora nos permitieron descubrir que algunos pollos habían dejado el nido donde fueron anillados originalmente y se habían incorporado a otros. En las nidadas de Mairena con jóvenes adoptados registramos, cuando se pudo observar, cuál de los pollos tomaba el alimento aportado por los adultos en cada ceba.

RESULTADOS

Observamos la adopción de 6 jóvenes en 5 nidos adoptivos de Mairena y Arahál. En Morón, otra colonia en la que el número de visitas a los nidos fue similar al realizado en las otras dos colonias, no registramos ningún caso. En la Tabla 4 se exponen los datos agrupados por colonias en relación al número de nidos visitados y número de pollos controlados.

En 4 de las 6 nidadas de origen de los pollos adoptados pudimos conocer la edad de todos los hermanos. En tres ocasiones el pollo que resultaría adoptado era el mayor y en el caso restante, el más pequeño. Por otro lado, cuatro de los jóvenes fueron adoptados en nidadas menos desarrolladas que ellos, otro se integró en un nido con pollos de su misma edad y el sexto, en un nido con pollos mayores que él. Para saber si los pollos adoptados seleccionaban activamente nidos con pollos más jóvenes que ellos mismos, consideramos la disponibilidad de nidadas más ($n = 13$) y menos ($n = 22$) desarrolladas en los alrededores de sus nidos de procedencia. Teniendo estos datos en cuenta, la tendencia no es estadísticamente significativa (test exacto de Fisher, $P > 0.05$).

Cinco de los pollos adoptados tuvieron que alcanzar los nidos adoptivos volando, ya que éstos no estaban conectados con sus nidos de origen por cornisas, no se hallaban en niveles inferiores (en cuyo caso podrían haber entrado planeando) y tampoco eran asequibles desde el suelo para pollos que no pudieran volar. Esto no es de extrañar, ya que tres de los pollos fueron vistos por primera vez en sus nidos adoptivos cuando tenían 31, 31 y 26 días de edad, respectivamente, y estaban completamente emplumados. Otros dos jóvenes adoptados en Mairena no habían sido anillados pero parecían tener más de 30 días cuando fueron vistos por primera vez. Puesto que en 1990 habíamos anillado todos los nidos que controlábamos en Mairena y es improbable que alguno hubiera pasado inadvertido, es posible que esos dos jóvenes desconocidos procedieron de alguna colonia cercana (recordemos que hay 5 colonias en un radio de 7 Km en torno a Mairena).

Tabla 4. Frecuencia de adopciones de jóvenes.

COLONIAS	Nidos controlados	Número de jóvenes	Jóvenes adoptados
Mairena			
1989	42	76	0
1990	39	55	3
Morón			
1989	24	22	0
1990	23	58	0
Arahal			
1989	60	90	1
1990	50	85	2

Otro joven adoptado en Mairena pudo pasar de su nido original (7S) al adoptivo (6S) a través de una estrecha cornisa que conectaba ambos. El padre de este pollo desapareció cuando él tenía 11-14 días de edad. La hembra continuó sola con la crianza de dos pollos, pero a un ritmo muy bajo en relación al nido más próximo (6S), que también contaba con dos pollos (Figura 11). Uno de los pollos murió y el otro fue seguidamente abandonado por la hembra y se trasladó al nido vecino -que había perdido también un pollo y sólo contaba con un pollo solitario- cuando contaba 30-32 días de edad. Este pollo superviviente mostraba un retraso considerable en su crecimiento y parecía incapaz de volar cuando abandonó su nido original. Su madre fue vista posteriormente en la colonia, pero nunca cebó o se aproximó a su cría de nuevo.

Los padres adoptivos parecían invertir igualmente en su propia progenie y en el pollo adoptado. En el nido "6S" de Mairena, con un pollo original y otro adoptado, éste último recibió 13 de 24 cebas. Días después, este mismo nido tenía dos pollos extraños además del propio. Esta vez, de un total de 20 cebas, el pollo original recibió 8 y los adoptados 1 y 11, respectivamente. En el nido "2N" de Mairena, el pollo adoptado obtuvo 4 cebas, mientras que el pollo residente sólo obtenía 1 en el tiempo de observación.

Los adultos y pollos de los nidos adoptivos nunca atacaron a los pollos adoptados. Sin embargo, en ocasiones se mostraron agresivos frente a otros pollos que se aproximaron a sus nidos. Así, de 31 intrusiones en nidos ajenos, 5 veces fueron repelidas por los pollos residentes y el resto por uno de los adultos. El 55% de las agresiones fueron dirigidas hacia jóvenes extraños y el 32% hacia adultos (Bustamante 1990). Por otro lado, los adultos nunca han sido observados atacando a sus propios pollos. Estas observaciones sugieren que los progenitores poseen una cierta capacidad de reconocimiento de sus pollos.

DISCUSION

Nuestros resultados indican que las adopciones no son excepcionales en las colonias de cernícalo primilla. En 1990, registramos 2 adopciones en los 5 nidos situados en el sector

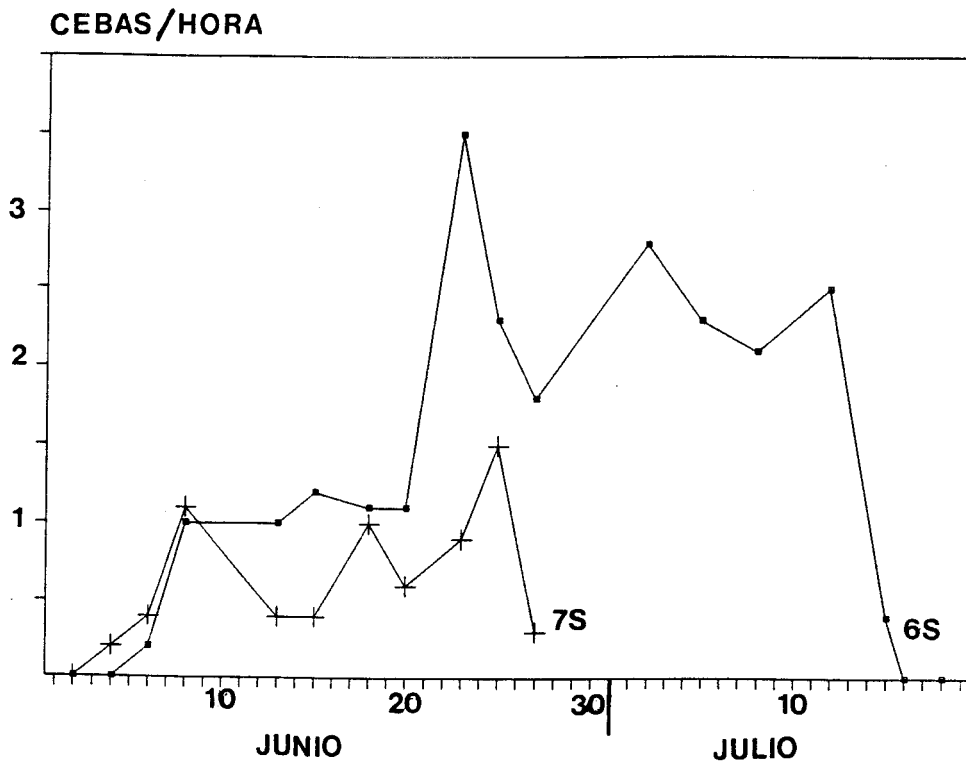


Figura 11. Frecuencia diaria de cebas en los nidos natal (7S) y adoptivo (6S) de un pollo adoptado.

de la colonia de Mairena que era controlado metódicamente. El caso mejor documentado correspondía a un joven que se mudó al nido adoptivo antes incluso de poder volar. Como se explicó anteriormente, ese joven había recibido una inversión parental inferior a la habitual debido a la muerte de su padre. Este caso concreto podría ajustarse a las asunciones de la hipótesis del "conflicto intergeneracional" (Pierotti y Murphy 1987, Pierotti 1988). Tal como predice esta hipótesis, el pollo fue adoptado en una nidada menos desarrollada que él mismo. De este modo, el intruso adoptaría una posición dominante que le permitiría defenderse con ventaja contra agresiones de sus nuevos compañeros de nido y asegurarse una mayor inversión parental relativa (ver referencias anteriores).

Los jóvenes que alcanzaron los nidos adoptivos mediante el vuelo también eran por término medio mayores que sus nuevos compañeros. Como se ha dicho, esas adopciones se produjeron cuando los jóvenes adoptados tenían entre 26 y 31 días de edad. De acuerdo con Bustamante (1990), los jóvenes primillas realizan sus primeros vuelos cuando tienen alrededor de 31 días, aunque son capaces de desplazarse cortas distancias desde algunos días antes, y se independizan tan sólo 5 días después (por término medio). En este contexto, sería posible que alguno de los pollos posteriormente adoptado fuera incapaz de regresar a su nido de origen tras un vuelo exploratorio. Podrían haber vuelto, sin embargo, a un nido equivocado, donde permanecerían en el caso de no ser expulsados.

Otros cambios de nidos podrían relacionarse con diferentes factores. Así, los dos pollos no anillados que fueron adoptados en Mairena, posiblemente procedieran de otra colonia y, en este caso, serían ya independientes. En consecuencia, estarían buscando cuidado parental extra, como ya se ha observado en volantones o jóvenes emancipados de otras aves de presa (Wyllie 1985, Lett y Bird 1987, Donázar y Ceballos 1990, Bustamante e Hiraldo 1990).

Independientemente de los factores causantes de las adopciones, la tolerancia mostrada por los cernícalos primillas adultos hacia jóvenes que no son los suyos es sorprendente. En el caso de otras aves coloniales, los jóvenes intrusos son atacados

frecuentemente, a veces hasta su muerte, por los adultos propietarios (Pierotti y Murphy 1987). El reconocimiento de la prole, que permite dirigir las agresiones sólo contra extraños, es común entre las aves coloniales, y nuestras observaciones sugieren que también podría operar en el cernícalo primilla. Según Pierotti y Murphy (1987) en el caso de producirse conflicto intergeneracional los adultos podrían adoptar pollos siempre y cuando les resultara poco costoso. Para los cernícalos reproductores, sin embargo, el coste de la cría de pollos ajenos parece ser muy alto. Un pollo adoptado podía monopolizar más del 50% de las cebas en el nido adoptivo, lo cual va en perjuicio de la nidada original, especialmente en años con malas condiciones tróficas como 1989 ó 1990, cuando el éxito reproductor fue relativamente bajo (Capítulo 8). Este mismo argumento anularía un comportamiento de altruismo recíproco en el sentido propuesto por Pierotti (1980, 1982), porque la hipótesis exige que los actos altruistas no impongan costos a los individuos que los realizan.

La tolerancia hacia jóvenes extraños podría ser explicada también mediante selección de parientes (Waltz 1981, pero ver Hebert 1988), que es un mecanismo que podría aparecer en una especie como el cernícalo primilla. De acuerdo con nuestras propias observaciones, los primillas muestran una acusada filopatria (Capítulo 11), y alrededor del 70% de los jóvenes que sobreviven al primer invierno retornan a su colonia natal, donde permanecen en años sucesivos. Por otro lado, no podemos descartar que se produzcan errores reproductivos (Ball 1982), ya que en el cernícalo primilla la inversión parental es muy exigente. La frecuencia de cebas cuando los pollos están crecidos es relativamente alta y las cebas apenas duran unos segundos. Aún en el caso de que los adultos fueran capaces de detectar un intruso entre sus pollos, la cantidad de tiempo y energía necesaria para expulsarlos podría ser demasiado alta (Newton 1979, Poole 1982). En este sentido, es muy informativa la observación realizada por Bustamante (1990) de una hembra que tardó media hora en expulsar a un joven de cernícalo vulgar que se había introducido en su nido. Las condiciones tróficas desfavorables en 1989 y 1990, probablemente incrementaron el estrés de los adultos, favoreciendo la aparición de errores reproductivos y, simultáneamente, que jóvenes hambrientos dejaran sus nidos y visitaran otros.

RESUMEN

Se observaron 6 adopciones naturales de jóvenes en las colonias de Arahall y Mairena. Uno de los jóvenes adoptados dejó su nido natal tras un periodo en el que apenas recibió cebas, lo que sugiere la aparición de conflicto intergeneracional. En otros casos los jóvenes adoptados probablemente fueron incapaces de retornar a sus nidos originales tras realizar los primeros vuelos exploratorios. No se puede descartar tampoco que algunos jóvenes fueran ya independientes y buscaran cuidado parental extra en los nidos adoptivos. Es posible que las malas condiciones tróficas de 1989 y 1990 aumentaran el estrés de los adultos y les condujeran a cometer errores en la identificación de los pollos. Esa misma escasez de alimento también pudo impulsar a los jóvenes a cambiar de nido.

Parte III

Ecología reproductiva

Capítulo 7.- Selección del nido

INTRODUCCION

Como el resto de los halcones, los cernícalos primillas no construyen un nido propio y utilizan oquedades para reproducirse. Sin embargo, y a diferencia de la mayoría de las especies del grupo, se reproducen en colonias que pueden agregar hasta 100 parejas (Cramp y Simmons 1980). Tanto en España como en otros países de su área de distribución europea la mayoría de las colonias se asientan en edificios, tales como iglesias o castillos (Glutz y cols. 1971, Cramp y Simmons 1980, Biber 1990). Esto supone que los cernícalos primillas dependen estrechamente de cavidades artificiales para reproducirse.

Recientemente se ha sugerido que los primillas pueden estar sufriendo una escasez de lugares apropiados para nidificar (González y cols. 1990, Negro 1991) y algunas colonias han desaparecido después de que se hubieran realizado obras de restauración en los edificios que las albergaban (Rodríguez y Hernández 1986). Nuestros objetivos en esta parte del trabajo han sido: a) determinar hasta qué punto los cernícalos están limitados por el número de cavidades disponibles para la reproducción, b) describir las cavidades que alojan a los cernícalos y examinar como se distribuyen en las colonias, y, c) conocer que factores pueden estar implicados en la selección del enclave de nido.

Collias y Collias (1984) constataron que la calidad del nido puede establecer la diferencia entre el éxito y el fracaso en la reproducción. Consecuentemente, partimos de la hipótesis de que si los cernícalos muestran preferencia por algún tipo de nido, los óptimos

serán ocupados antes y por los individuos que conseguirán una mayor productividad media. Si la calidad de los nidos no disminuye después de su uso (debido a parásitos, por ejemplo, ver Perrins 1979, Collias y Collias 1984), será también esperable que los nidos predilectos se reocupen año tras año.

METODOS

El estudio se llevó a cabo en las colonias de Arahal (Iglesias de El Cristo y La Magdalena), Morón (Iglesia de San Miguel) y Carmona (Iglesia del Salvador), donde los cernícalos nidifican en mechinales. Todos los nidos considerados estaban situados, por tanto, en oquedades artificiales construidas por el hombre.

En el invierno 1989-90 se visitaron las tres colonias y se hizo un inventario exhaustivo de todos los agujeros susceptibles de albergar nidos de cernícalos. Se consideraron nidos potenciales todas las oquedades con una abertura externa superior a los 25 cm^2 y con una profundidad superior a los 10 cm. No se consideraron nidos potenciales las superficies abiertas, tales como plataformas, vigas, repisas o dinteles de ventanas. De cada oquedad se midió la anchura y la altura de la abertura externa, la profundidad, la orientación y la altura al suelo más cercano desde el cual un predador podría alcanzarlo. En las 3 colonias, numerosos agujeros (y muchos nidos de cernícalo) estaban situados en habitaciones interiores a las que los cernícalos accedían a través de ventanas; en estos casos no se consideró la orientación, aunque fue definida una nueva variable con dos posibilidades: "nido interno" versus "nido externo". Otras veces las oquedades eran accesibles desde el interior y desde el exterior del edificio; por esta razón añadimos la variable nido con "una o dos aberturas". En una de las colonias (Arahal) se midió la distancia de cada agujero a su vecino más próximo; en este lugar, y durante cada reproducción, se midió la distancia de cada nido de cernícalo al vecino más próximo. De este modo, pretendíamos examinar cómo se distribuían los nidos de cernícalo respecto a la oferta de nidos potenciales. Durante los años 1988, 1989 y 1990 localizamos los nidos ocupados para estimar el éxito reproductor (para más de talles ver Capítulo 8). En Carmona

estimamos el éxito reproductor en 1988 únicamente.

RESULTADOS

Las dimensiones de los nidos y otras cavidades se comparan en la Tabla 5. Un nido promedio tendría 80 cm de profundidad, una sección de 17x14 cm, y se encontraría a 3'29 m del suelo. Los nidos de cernícalo primilla se encontraban significativamente más altos que las oquedades que nunca los albergaron. No detectamos diferencias significativas entre nidos y no-nidos para el resto de las variables consideradas. Los cernícalos no parecían seleccionar la orientación de sus nidos (Tabla 6), y tampoco mostraban preferencias por cavidades situadas en el exterior (39 nidos, 64 no-nidos) o en el interior de los edificios (50 nidos, 93 no-nidos) ($\chi^2 = 0'11$, $P = 0'73$, $gl = 1$). Las cavidades con una sola abertura (21 nidos, 48 no-nidos) fueron utilizadas tanto como las que tenían dos (68 nidos, 109 no-nidos) ($\chi^2 = 1'04$, $P = 0'3$, $gl = 1$). Por lo que respecta a la distribución de los nidos en Arahal, la distancia media de un nido al vecino más próximo (104 ± 33 cm, $n = 29$) no difería de la distancia media entre agujeros en el edificio (96 ± 42 cm, $n = 61$) ($t = -0.979$, $P = 0.164$, $gl = 88$).

La disponibilidad de nidos potenciales parecía ser elevada y más del 57% ($n = 237$) de las cavidades de las colonias no fueron nunca ocupadas durante el periodo de estudio (Tabla 7). La mayoría de las reproducciones en Morón y en Arahal (78%, $n = 177$) se llevaron a cabo en cavidades utilizadas durante más de una estación de cría. Las parejas que reutilizaron nidos obtuvieron un mayor éxito reproductor medio ($1'88 \pm 1'3$ pollos, $n = 133$ parejas) que las parejas que se reprodujeron en nidos ocupados sólo uno de los años de estudio ($1'22 \pm 1'22$ pollos, $n = 36$ parejas) ($t = 2'85$, $P = 0'002$, $gl = 167$). Adicionalmente, cada año detectamos correlaciones positivas entre la altura de los nidos desde el suelo y el éxito reproductor (1988: $r = 0'232$, $P = 0'09$, $n = 52$; 1989: $r = 0'288$, $P = 0'01$, $n = 65$; 1990: $r = 0'314$, $P = 0'01$, $n = 60$). Las puestas se realizaron antes en nidos reocupados ($23'17 \pm 7'88$ días después de la primera puesta observada) que en el resto ($26'19 \pm 7'47$ días después de la primera puesta observada) ($t = -1'79$, $P = 0'037$, $gl = 147$). Correspondientemente, los

Tabla 5. Medias (\pm DE) para variables seleccionadas de los nidos de cernícalo primilla y otras cavidades.

PARAMETRO	NIDOS	NO-NIDOS		
Anchura (cm)	17'2 \pm 5'0	17'4 \pm 8'9	t = 0'17	P = 0'867 ns
	(n = 89)	(n = 157)	gl = 244	
Altura (cm)	14'4 \pm 4'0	14'0 \pm 3'5	t = -0'84	P = 0'402 ns
	(n = 89)	(n = 153)	gl = 240	
Profundidad (cm)	80'4 \pm 35	80'2 \pm 40	t = -0'04	P = 0'97 ns
	(n = 89)	(n = 157)	gl = 244	
Altura D.S. ¹ (m)	3'29 \pm 2.2	2'39 \pm 2.1	t = -3'06	P = 0'002 **
	(n = 89)	(n = 157)	gl = 244	

Abreviaturas: ¹ altura desde el suelo. Ns: no significativo. Gl: grados de libertad. ** P < 0'01.

Tabla 6. Número de cavidades disponibles, así como nidos de cernícalo primilla, agrupados en cuadrantes .

	1-90°	91-180°	181-270°	171-360°	TOTAL
Agujeros disponibles	15	25	28	21	89
Nidos	5	9	14	9	37

Nota: los cernícalos no parecían seleccionar la orientación de sus nidos ($\chi^2 = 0'646$, gl = 3, P = 0'885).

Tabla 7. Resumen de datos concernientes a la ocupación de nidos en Arahall y Morón de la Frontera.

	ARAHAL	MORON	TOTAL
Nidos potenciales	105	132	237
Nidos de cernícalo primilla	40 (38%)	64 (48%)	104 (43%)
Parejas reproductoras (1988-1990)	65	112	177
Nidadas en nidos reocupados	52 (78%)	88 (78%)	139 (78%)

nidos reocupados estaban situados más altos ($3'44 \pm 2'14$ m, $n = 63$) que los otros nidos ($2'93 \pm 2'13$ m, $n = 30$), aunque la diferencia no es estadísticamente significativa ($t = 1'06$, $P = 0'14$, $gl = 91$).

DISCUSION

Los cernícalos primillas seleccionaron para nidificar las cavidades situadas en lugares más altos. Como habíamos predicho, el éxito reproductor era también mayor en los nidos más elevados. Es normal que no detectáramos diferencias en las variables de nido altura, anchura y profundidad entre nidos y no-nidos, ya que casi todos los mechinales eran de dimensiones similares. No podemos descartar, sin embargo, que esas mismas variables sean importantes en otros lugares de nidificación donde los cernícalos tienen mayores posibilidades de elección (en cortados rocosos, por ejemplo). Por otro lado, parecía que la calidad de los nidos no decrecía año tras año en nuestras localidades de estudio, debido a que la mayoría eran reocupados y éstos obtenían mayor éxito reproductor. El hecho de que los cernícalos prefirieran los nidos más altos podría ser explicado como una estrategia para evitar predación (ver Graham 1988, Martin y Roper 1988). Puesto que las colonias estudiadas están en edificios públicos con un movimiento frecuente de personas, las molestias a las aves, e incluso los expolios, no son raros (ver González y cols. 1990). Adicionalmente, se han descrito algunos casos de predación de carnívoros sobre adultos y pollos de cernícalo primilla (gato doméstico *Felis catus* y rata negra *Rattus rattus*, Glutz y cols. 1971; garduña *Martes foina*, Bijlsma et al. 1988). Gatos y ratas habían sido observados en las colonias que estudiamos y podrían haber causado algunas pérdidas, aunque no pudimos confirmar ningún caso. El mayor éxito reproductor obtenido por las parejas que utilizaban los nidos más altos -con menos riesgo de predación o molestias- explicaría porqué los cernícalos primillas preferían esas cavidades.

Se ha sugerido que la densidad de las aves que crían en cavidades está limitada por el número de cavidades disponibles para la reproducción (Cody 1985, Brawn y Balda 1988). De hecho, las poblaciones de algunas especies de cernícalo se han incrementado

notablemente después de la instalación de cajas-nido (cernícalo real, Cavé 1968, Village 1983; cernícalo americano, Hamerstrom y cols 1973). Los cernícalos primillas que nosotros estudiamos parecían tener un exceso de nidos potenciales. No obstante, el hecho de que prefirieran criar en nidos altos, sugiere que podrían sufrir escasez de nidos óptimos. El comportamiento territorial no parecía imponer restricciones a la distribución de los nidos. Puesto que la distancia media entre nidos no es significativamente superior a la distancia media entre cavidades, parece que los cernícalos no tratan de alejar sus nidos lo más posible unos de otros. En contraste, los cernícalos reales, que establecen territorios, a veces nidifican mucho más separados de lo que podrían hacerlo por la distribución de nidos potenciales (Village 1990).

El hecho de que los nidos reocupados -esto es, los preferidos- registraran fechas de puesta más tempranas nos conduce a pensar que podría establecerse una jerarquía en el momento de la elección de los nidos. Los individuos más capaces ocuparían las cavidades más altas y los subordinados el resto. Si esto fuera cierto, la diferencia entre nidos "altos" y "bajos", en términos de éxito reproductor, se incrementaría por la diferente calidad de las parejas implicadas. El factor que establecería la jerarquía sugerida sería la fecha de llegada a la colonia tras el invierno. Las aves adultas tienen más oportunidades para elegir, puesto que retornan entre febrero y marzo, mientras que las aves de primer año retornan entre marzo y mayo (ver Capítulo 1). El mismo fenómeno ha sido descrito durante la ocupación de territorios de cernícalos reales (Village 1990).

RESUMEN

Se ha estudiado la ocupación de nidos por cernícalos primillas en tres colonias localizadas en iglesias (Arahal, Morón y Carmona). Las cavidades con nidos de cernícalos se encontraban, en promedio, a mayor altura que las que nunca albergaron nidos. Las dimensiones de las cavidades, por el contrario, parecían tener una importancia secundaria. El éxito reproductor se correlacionaba positivamente con la altura de los nidos, lo cual sugiere que los cernícalos seleccionaban las cavidades más altas para evitar predación o

molestias (por carnívoros o humanos). Adicionalmente, el 78% de todas las puestas se realizaron en nidos reocupados y fueron efectuadas por parejas que alcanzaron un mayor éxito reproductor medio que las que criaron en cavidades donde registramos una sola ocupación a lo largo del estudio. El hecho de que los nidos reocupados, esto es, los preferidos, registraran también fechas de puesta más tempranas sugiere que podría establecerse una jerarquía durante la selección de los nidos. Esta jerarquía estaría determinada por las diferentes fechas de llegada a las colonias de los individuos tras el invierno.

Capítulo 8.- Fenología y éxito reproductor

INTRODUCCION

A pesar de que el cernícalo primilla ha sido un ave de presa relativamente común en los países del sur de Europa (Bijleveld 1974), se han realizado muy pocos estudios con el objeto de estimar sus parámetros reproductivos básicos -fecha y tamaño de puesta, éxito reproductor-. Tanto Bernhauer (1961) en Austria, como Bijlsma y cols. (1988) en Extremadura, obtuvieron tamaños de puesta de 4 huevos y un éxito reproductor medio de 2'1 pollos por pareja. Pérez Chiscano (1969) obtuvo un éxito medio de 2'8 pollos/pareja en una colonia de la provincia de Badajoz, aunque sólo visitó la colonia para anillar pollos y posiblemente pasó por alto algunos fracasos tempranos. Para nuestra zona de estudio en el valle del Guadalquivir no disponemos de referencias previas.

Nuestro propósito al realizar esta parte del trabajo ha sido estimar cuál es la productividad de la población que estudiamos y conocer así el potencial de reclutamiento de nuevos reproductores. Discutimos también los factores que afectan a la producción final (mortalidad de huevos y pollos, diferente calidad de los reproductores) y su variación intra e interanual.

METODOS

Para la confección de este capítulo se han utilizado datos de reproducción recogidos en las colonias de Arahál, Mairena del Alcor y Morón de la Frontera durante tres temporadas de cría (1988 a 1990). Otras 7 colonias se inspeccionaron durante un solo ciclo reproductor: Carmona, Marchenilla y Castellar (Cádiz), en 1988; Hospital de las Cinco Llagas (ciudad de Sevilla), en 1989; Clavínque, Cortijo Santo Domingo y Lebrija en 1990.

Para las estimas de tamaño de puesta solo se consideraron aquellas puestas descubiertas mediado su periodo de incubación, y antes de que ningún huevo eclosionara. Dado que las colonias se inspeccionaban después de la reproducción para contar los pollos

que morían antes de su emancipación, nuestras estimas de éxito reproductor (número de pollos que vuelan por pareja que inicia la puesta) deben acercarse bastante a la realidad. Otros autores igualaban el éxito reproductor al número de pollos hallados en el momento del anillamiento (Cavé 1968, Village 1986) y corrían el riesgo de sobrestimar el número de pollos que realmente vuelan. Por otro lado, cada vez que se visitaba una colonia se buscaban y recogían los pollos caídos de los nidos. Estos pollos, considerados como "muertos" en nuestros análisis de productividad, se medían y pesaban, y después eran depositados en un centro de la Agencia de Medio Ambiente para intentar su rehabilitación.

La eclosión en el cernícalo primilla es ligeramente asincrónica (Bijlsma y cols. 1988 y observaciones propias), a diferencia de lo sugerido anteriormente (Glutz y cols. 1971, Cramp y Simmons 1980). De hecho, se observan diferencias en el desarrollo de los distintos miembros de una misma nidada achacables a diferencias en el orden de eclosión. Puesto que efectuamos medidas de la octava primaria y el peso, ha sido posible ordenar los pollos de cada nidada de acuerdo a su grado de desarrollo. Las tasas de mortalidad de huevos y pollos han sido estimadas en una submuestra de nidos visitados repetidamente, en los que se conocía exactamente el número de huevos puestos, el número de huevos que eclosionaron y el número de pollos que volaron.

Los machos de cernícalo primilla después de su primer invierno presentan un plumaje de transición fácilmente reconocible a distancia y algunos se reproducen (Cramp y Simmons 1980, Bijlsma y cols. 1988). En ciertos nidos determinamos la edad de los machos reproductores, estableciendo dos categorías: "un año" y "dos o más años". De esta forma, y comparando el éxito de un grupo con el del otro, pretendíamos conocer si los individuos que se reproducen por primera vez tienen una diferente productividad en relación a los que han tenido ocasión de reproducirse anteriormente.

RESULTADOS

Fenología de la reproducción.

Las fechas medias de puesta de cada año se situaban en la primera o la segunda semana del mes de mayo (Tabla 8), aunque diferían significativamente entre años, probablemente debido al retraso de la reproducción de 1989. Considerando cada año en particular las fechas medias de puesta de las distintas colonias eran muy similares y no hayamos diferencias significativas (Tablas 9, 10 y 11). Las puestas tendían a producirse en la primera mitad del intervalo de puesta, que osciló entre 42 días en 1988 y tan sólo 19 en 1989 (Fig. 12).

En 1988 la distribución de puestas fue claramente bimodal (Fig. 12). El primer máximo se correspondía con la fecha media de puesta para las parejas con machos de dos o más años (4 de mayo, $n = 9$), y el segundo con la fecha media de puesta de las parejas con machos de primer año (14 de mayo, $n = 10$). La diferencia entre los dos grupos de edad es estadísticamente significativa (U de Mann-Whitney = 17, $P < 0.05$). En 1989 no se observó una distribución bimodal en las puestas y el intervalo de puesta estuvo mucho más comprimido que en el año precedente. De todos modos, se mantiene la diferencia entre la fecha media de puesta de las parejas con machos de dos o más años (10 de mayo, $n=15$) y la de aquellas con machos que se reproducen por primera vez (16 de mayo, $n= 6$). De nuevo, la diferencia es significativa entre los dos grupos de edad (U de Mann-Whitney = 12.5, $P < 0.01$). En 1990 registramos tan sólo dos reproducciones de machos de primer año y no ha sido posible establecer comparaciones estadísticas.

Tamaño de puesta y su variación estacional.

Registramos puestas que contenían entre 1 y 5 huevos. Adicionalmente, observamos un nido con 4 pollos y 2 huevos que debían proceder de una puesta de al menos 6 huevos. En 1991 encontramos 7 huevos en un mismo nido, que suponemos se debían a dos hembras, puesto que había dos grupos de huevos (3 y 4) claramente diferenciales por su tamaño y

Tabla 8. Parámetros reproductivos durante el periodo de estudio (media \pm DE). Entre paréntesis, número de parejas.

PARAMETROS	1988	1989	1990	KW
Fecha de puesta	5 mayo \pm 9 días (104)	13 de mayo \pm 4 días (97)	6 de mayo \pm 5 días (109)	***
Tamaño de puesta	3'94 \pm 0'62 (19)	4'08 \pm 0'89 (87)	4'11 \pm 0'76 (26)	ns
Mortalidad huevos	0'84 \pm 0'80 (13)	0'68 \pm 0'60 (16)	0'61 \pm 0'65 (13)	ns
Mortalidad pollos	0'85 \pm 1'15 (42)	1'69 \pm 0'78 (26)	1'33 \pm 1'17 (13)	*
Exito reproductor	2'16 \pm 1'37 (112)	1'53 \pm 1'24 (126)	1'80 \pm 1'17 (125)	*

Abreviaturas. KW: test de Kruskal-Wallis. Ns: no significativo. * P < 0'05. ** P < 0'01.

Tabla 9. Parámetros reproductivos básicos de las colonias estudiadas en 1988 (media \pm DE).
Entre paréntesis, número de parejas.

COLONIA	Fecha de puesta	Tamaño de puesta	Exito reproductivo
Mairena	6 de mayo \pm 10 días (19)	4'5 \pm 0'70 (2)	2'8 \pm 1'6 (19)
Arahal	3 de mayo \pm 8 días (34)	3'8 \pm 0'37 (7)	2'5 \pm 1'33 (35)
Morón	6 de mayo \pm 10 días (22)	4'0 \pm 0'89 (6)	1'4 \pm 1'23 (28)
Marchenilla	6 de mayo \pm 11 días (7)	3'6 \pm 0'57 (3)	1'6 \pm 1'40 (8)
Carmona	11 de mayo \pm 6 días (9)	-	1'7 \pm 0'83 (9)
Cádiz	4 de mayo \pm 5 días (13)	4 (1)	2'3 \pm 0'85 (13)
Kruskal-Wallis	P = 0'398	-	P = 0'004
Significación	ns	-	**

Tabla 10. Parámetros reproductivos de las colonias estudiadas en 1989 (media \pm DE). Entre paréntesis, número de parejas.

COLONIA	Fecha de eclosión	Tamaño de puesta	Exito reproductor
Mairena	12 de mayo \pm 4 días (42)	4'2 \pm 0'89 (25)	1'8 \pm 1'14 (42)
Arahal	13 de mayo \pm 5 días (60)	4'0 \pm 0'86 (42)	1'5 \pm 1'33 (60)
Morón	12 de mayo \pm 4 días (24)	3'8 \pm 0'93 (20)	0'9 \pm 0'97 (24)
Kruskal-Wallis	P = 0'65	P = 0'23	P = 0'012
Significación	ns	ns	*

Tabla 11. Parámetros reproductivos en las colonias estudiadas en 1990 (media \pm DE). Entre paréntesis, número de parejas.

COLONIA	Fecha de puesta	Tamaño de puesta	Exito reproductivo
Mairena	6 de mayo \pm 5 días (36)	4'3 \pm 0'67 (11)	1'4 \pm 0'88 (39)
Arahal	6 de mayo \pm 5 días (38)	4'3 \pm 0'57 (3)	1'7 \pm 1'32 (50)
Morón	4 de mayo \pm 5 días (23)	3'8 \pm 0'64 (8)	2'5 \pm 1'16 (23)
Clavinque	8 de mayo \pm 6 días (10)	3'7 \pm 1'25 (4)	1'8 \pm 0'98 (11)
Kruskal-Wallis	P = 0'551	P = 0'409	P = 0'009
Significación	ns	ns	**

coloración. En los análisis de tamaño de puesta (Fig. 13) no hemos incluido ni las puestas de 1 huevo, posiblemente abandonadas y que nunca dieron lugar a pollos, ni las presuntas puestas de 6 y 7 huevos. La puesta media se sitúa en 4'06 huevos por pareja (DE = 0'07, n = 132) y no muestra variaciones significativas ni entre años (Tabla 8) ni entre colonias (Tablas 10 y 11).

Durante los tres años de estudio observamos una correlación negativa entre el número de huevos puestos y la fecha de puesta (Fig. 14). Esto supone que entre las primeras y las últimas puestas hay una diferencia de 2 huevos, aproximadamente. Las primeras puestas son mayoritariamente de 5 huevos y las últimas de 3. En 1989, año en el que controlamos más puestas, el número medio de huevos puestos por parejas con macho de primer año ($3'6 \pm 0'54$ huevos, n = 5) fue significativamente menor, que el de las parejas con macho de dos o más años ($4'5 \pm 0'65$ huevos, n = 13) (U de Mann-Whitney = 53'50, P = 0'025, n = 18).

Exito reproductor.

El éxito reproductor medio para todas las parejas estudiadas fue de 1'81 pollos (DE = 1'28, n = 363). Considerando los diferentes años y las colonias estudiadas en cada uno de ellos, las diferencias en cuanto al éxito son significativas (Tablas 9, 10 y 11) y oscilan entre los 2'16 pollos/pareja de 1988 y los 1'53 pollos/pareja de 1989.

Tan sólo en 1988 el número de pollos que vuelan supera el 50% de huevos puestos (Fig. 15). La tasa de mortalidad de huevos y puestas abandonadas se mantuvo casi constante a lo largo del estudio (en torno al 25% de los huevos puestos) y, sin embargo, la mortalidad de los pollos variaba significativamente entre años (Tabla 8). Por otra parte, el porcentaje de nidos fracasados, de los que no voló ningún pollo, se incrementaba de las primeras a las últimas puestas (Fig. 16).

Del mismo modo que el tamaño de puesta, el número de pollos que volaba también disminuía conforme avanzaba la estación reproductora (Fig. 14). En 1989 y 1990 -los años

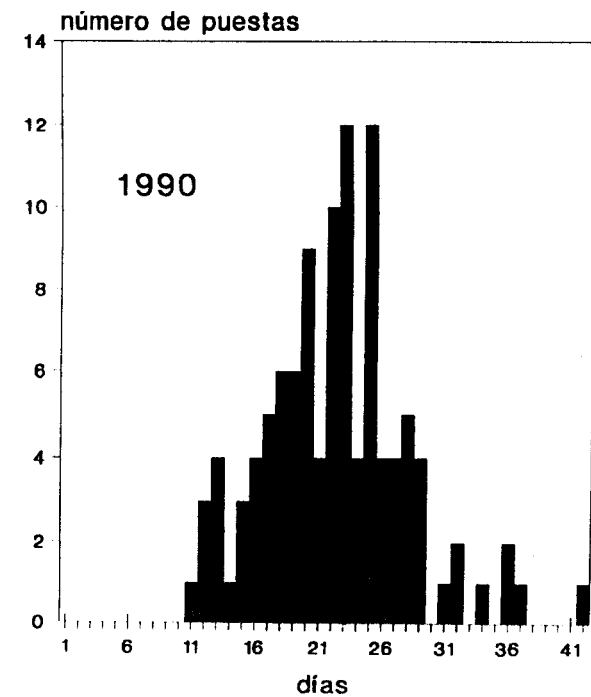
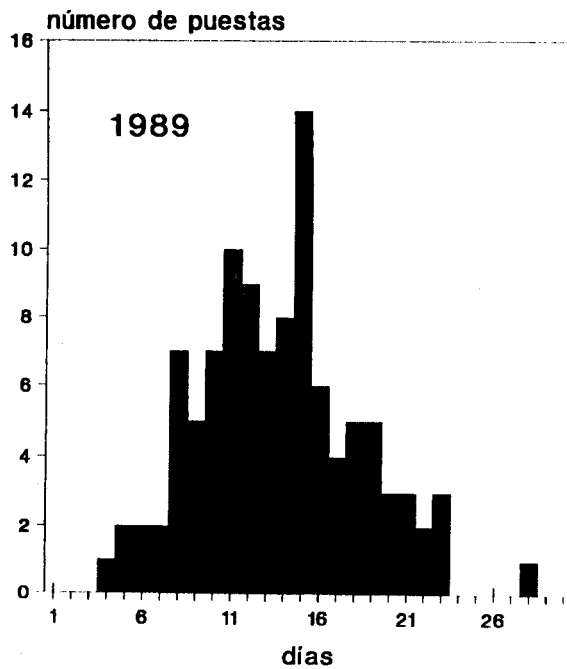
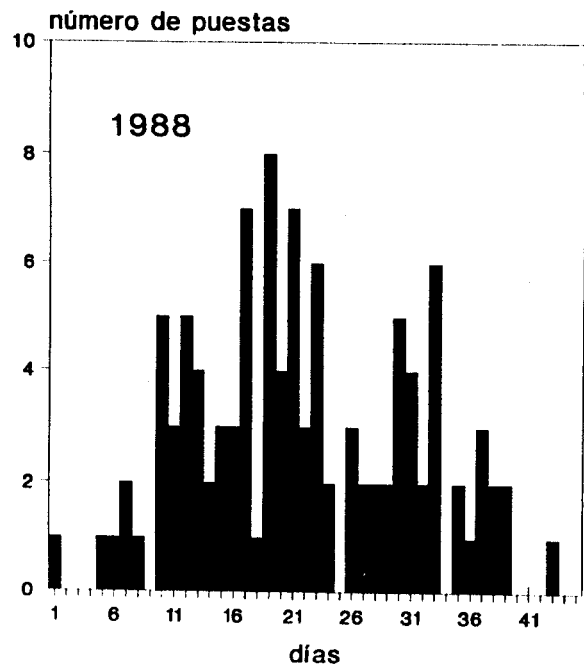


Figura 12. Distribución de las fechas de puesta en 1988, 1989 y 1990.

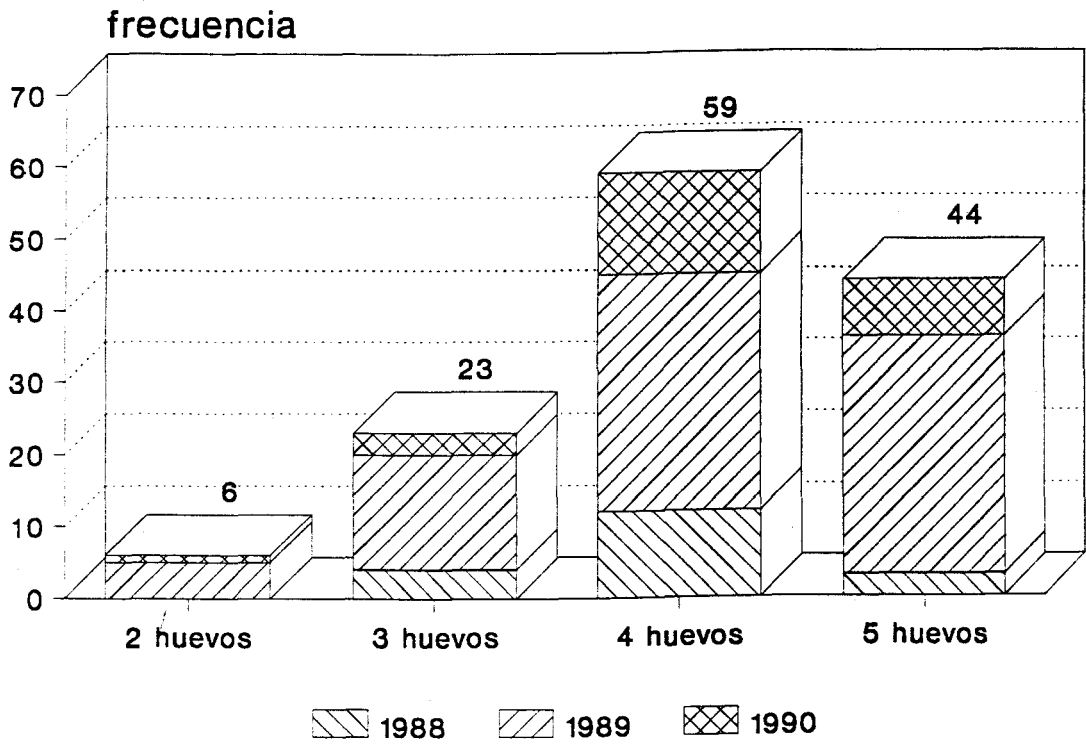
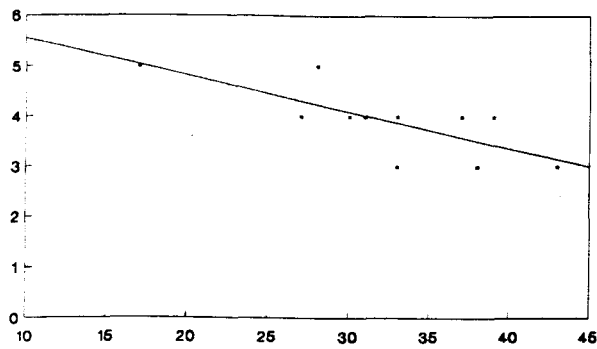
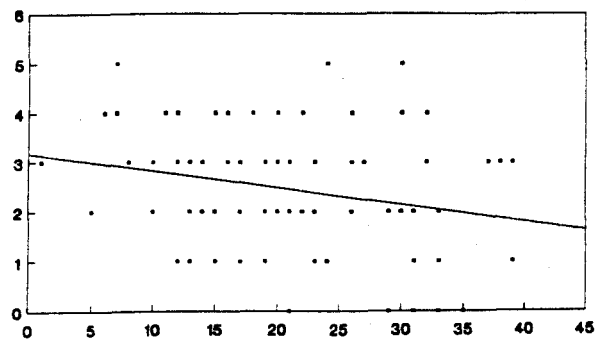


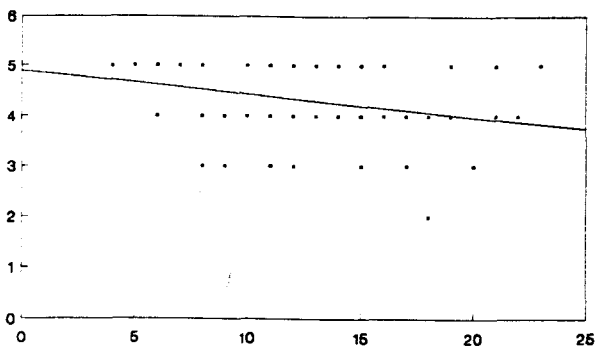
Figura 13. Frecuencia de los diferentes tamaños de puesta.



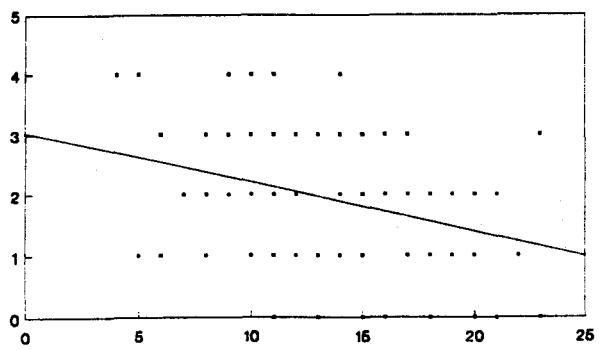
— Puestas 1988
 $r=-0.6$ $P=0.04$ $n=12$



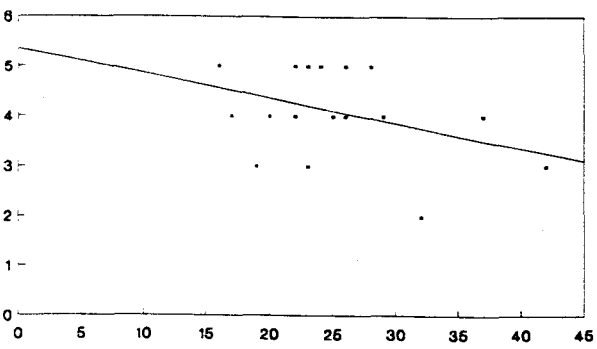
— Pollos 1988
 $r=-0.3$ $P=0.003$ $n=102$



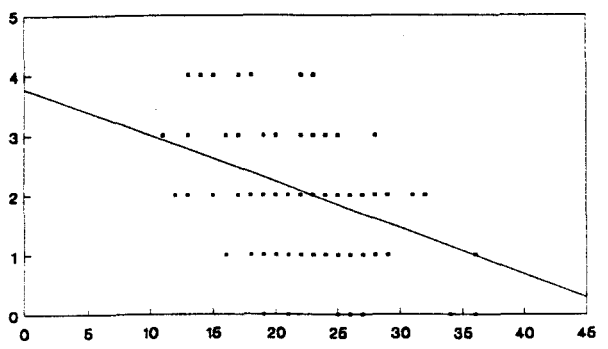
— Puestas 1989
 $r=-0.3$ $P=0.038$ $n=65$



— Pollos 1989
 $r=-0.3$ $P=0.001$ $n=97$



— Puestas 1990
 $r=-0.4$ $P=0.11$ $n=20$



— Pollos 1990
 $r=-0.4$ $P=0.001$ $n=106$

Figura 14. Declive estacional en el tamaño de puesta y en el éxito reproductor.

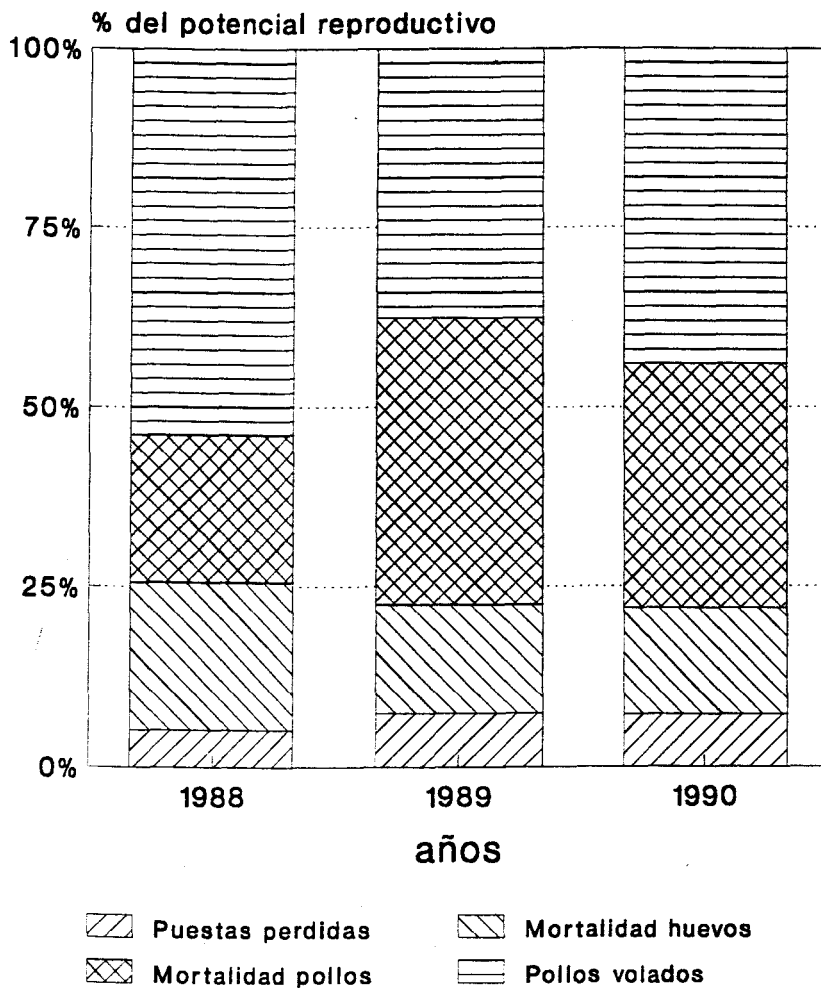


Figura 15. Puestas abandonadas, mortalidad de huevos y pollos y éxito reproductor en relación al potencial reproductivo.

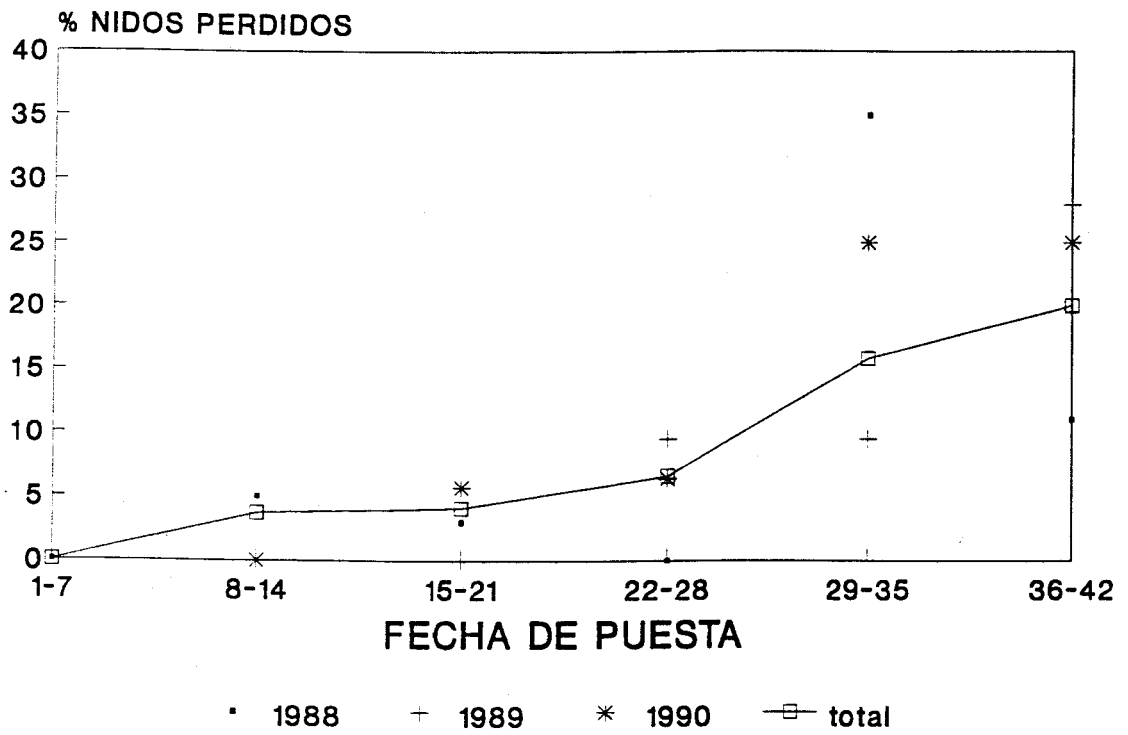


Figura 16. Variación estacional en la proporción de nidos que fracasan.

de menor productividad-, la disminución progresiva en el éxito reproductor fue mayor que la tasa de pérdida de huevos. Esto es, las últimas puestas, en comparación con las primeras, no sólo eran menores, sino que también volaban menos pollos respecto al total de huevos puestos. En 1988, la tasa de pérdida de huevos se correspondía aproximadamente con la tasa de pérdida de pollos.

Mortalidad de pollos

En 1988 la mortalidad de pollos en el nido afectó al 30'2% de los pollos nacidos ($n = 115$), en 1989 murieron el 62'4% ($n = 75$) de los pollos y en 1990 el 43'1% ($n = 139$). De los 139 pollos que se hallaron muertos, 125 (90%) aparentaban haber muerto de hambre, 6 (4.3%) fueron predados por lechuzas (*Tyto alba*), 1 (0.7%) fue predado por un cernícalo primilla distinto a sus progenitores, y 7 (5%) mostraban signos de enfermedad -infecciones (4) o traumatismos (3)-. La idea de que el hambre es la principal causa de muerte entre los pollos se refuerza por el hecho de que todos los pollos encontrados vivos al pie de los nidos -porque saltaron o cayeron de ellos- pesaban significativamente menos de lo que deberían pesar considerando su edad (Fig. 10). Por otro lado, hemos observado una tendencia a que sean los pollos más pequeños de cada nido los que mueren (Fig. 17) y esta es una estrategia común en las aves rapaces para reducir el tamaño de nidada en situaciones de carencia de alimento (Newton 1979).

DISCUSION

Fecha y tamaño de puesta.

Las fechas medias de puesta que encontramos en nuestro estudio encajan en el rango de variación para la especie descrito por otros autores en diferentes áreas geográficas. Así la mayoría de 233 puestas controladas por Bernhauer (1961) en Austria fueron efectuadas a principios de mayo. Bijlsma y cols. (1988) sitúan en la última semana de abril la fecha media de puesta en las colonias que estudiaron en Extremadura. Cramp y Simmons (1980) señalan, por otra parte, que la especie muestra poca variación en el inicio de la reproducción

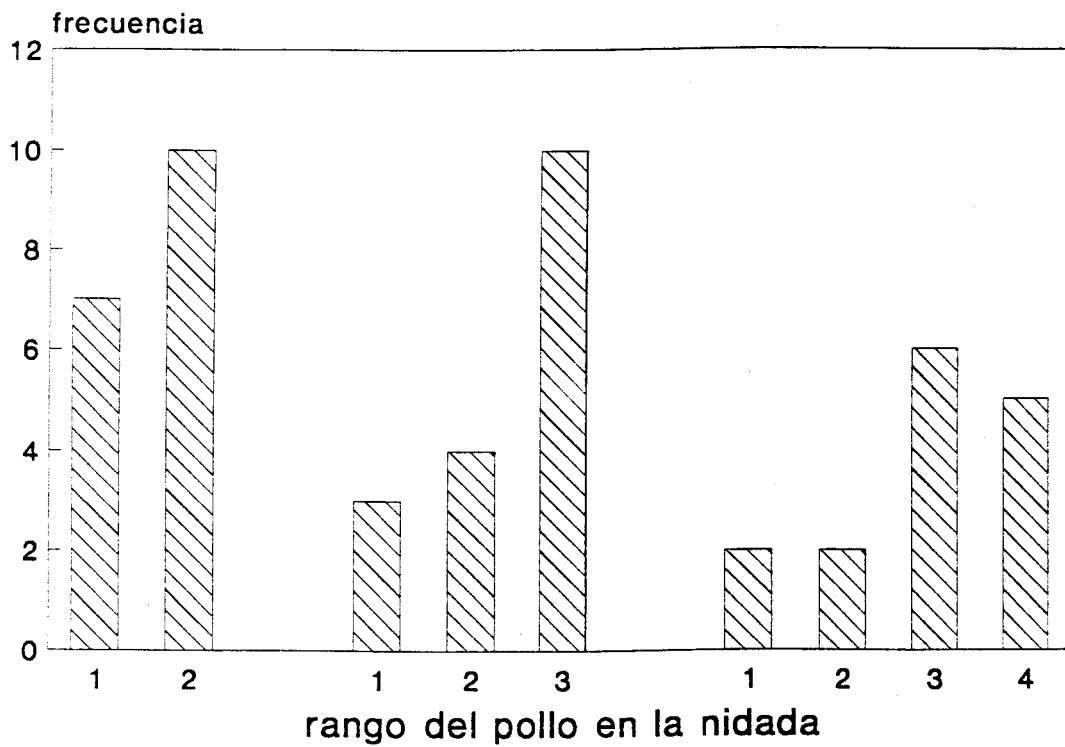


Figura 17. Rango en la nidada de los jóvenes que mueren antes de abandonar el nido.

a lo largo de su área de distribución (abril y mayo). En comparación, el cernícalo real manifiesta un mayor desfase y las puestas se producen en Europa entre marzo y junio (Village 1990). Tal como ya sugirieron Bijlsma y cols. (1988), la diferencia entre ambas especies, simpátricas en el área de distribución del cernícalo primilla, puede deberse a sus diferentes dietas. Dependiendo el cernícalo primilla casi exclusivamente de los ortópteros para alimentar a los pollos, deberá ceñirse al periodo en que esas presas son abundantes (a partir de mayo, Bijlsma y cols. 1988), mientras que el cernícalo real, que consume preferentemente vertebrados (Cramp y Simmons 1980, Village 1990) tendría más flexibilidad para iniciar la reproducción. Puesto que los cernícalos primillas nidifican en colonias, tampoco podemos descartar que la mayor sincronía se deba a otros factores, tales como el contagio en las cópulas, las cebas de pareja, etc..., o que sea una estrategia para saturar posibles predadores (ver revisión en Wittenberger y Hunt 1985).

Por lo que respecta al tamaño de puesta, el tamaño medio de puesta en la zona de estudio (4 huevos) no difiere de otras estimas publicadas. Una muestra de 233 puestas en Austria tenía una media de 3'83 huevos (Bernhauer 1961). Heim de Balsac y Mayaud (1961) registran una media de 4'5 huevos en 25 puestas en Marruecos. Bijlsma y cols. (1988) indican tamaños medios de puesta entre 3'6 y 4'5 huevos en varias colonias de Extremadura. De nuevo la comparación con el cernícalo real muestra que éstos ponen más huevos (entre 2 y 7, Village 1990). Este hecho resulta en principio sorprendente, ya que la tendencia general es que las especies de aves de presa más grandes pongan menos huevos que las más pequeñas (Newton 1979). Esta diferencia puede relacionarse con la dieta, puesto que los cernícalos insectívoros (cernícalos primilla y patirrojo (Falco vespertinus, ambos coloniales) tienden a poner menos huevos que los cernícalos que se alimentan básicamente de vertebrados (cernícalo real y cernícalo americano (Falco sparverius). Si los pequeños cernícalos insectívoros realmente tienen un menor potencial de reclutamiento, habrá de ser compensado con una mayor supervivencia de los jóvenes, de los adultos, o de ambas clases de edad. También pudiera ocurrir que una mayor proporción de jóvenes se reprodujera después de su primer invierno. Aunque no tenemos datos para comparar, es sugerente la

idea de que los jóvenes de las especies territoriales, generalmente menos competitivos que los adultos (Newton 1979), son relegados a los peores hábitats y allí tienen más dificultad para reproducirse con éxito o incluso para sobrevivir. En las especies coloniales, sin embargo, todos los individuos de la misma colonia comparten el mismo hábitat, de modo que los jóvenes podrían disfrutar de ventajas en relación a sus parientes territoriales (quizá traducida en una supervivencia preadulto más alta).

Exito reproductor y su variación estacional.

Aunque la mayoría de las parejas de cernícalo primilla ponen entre 4 y 5 huevos, muy pocas consiguen criar con éxito igual número de pollos. En realidad, el éxito reproductor promediado para los tres años de estudio (1'8 pollos por pareja) es menos de la mitad del que potencialmente podrían lograr con una puesta de 4 huevos. Nuestro caso no parece ser excepcional, ya que en otras poblaciones de cernícalo primilla (Austria, Glutz y cols. 1971; Extremadura, Bijlsma y cols. 1988) se ha estimado un éxito reproductivo igual al que nosotros registramos en 1988 (2'1 pollos por pareja). En relación a otros pequeños halcones, el cernícalo primilla se situaría entre los que consiguen un menor éxito: cernícalo patirrojo, 1'6 pollos (Hovarth 1955); cernícalo real, entre 1'8 y 3'2 pollos (Cavé 1968, Shrubbs 1970, Wendland 1953, Village 1986); cernícalo americano, entre 1'9 y 3'6 pollos (Craighead y Craighead 1956, Heintzelmann y Nagy 1968, Smith y Murphy 1973).

En el cernícalo primilla la fecha de puesta de una pareja determina en gran medida su éxito reproductor por el efecto combinado de una progresiva reducción del tamaño de puesta y del número de pollos que vuelan conforme avanza la estación reproductora. El decrecimiento gradual en el tamaño de puesta ha sido señalado con anterioridad para esta especie (Bijlsma y cols. 1988), también en el cernícalo real por varios autores (Cavé 1968, Dijkstra y cols. 1982, O'Connor 1982, Riddle 1987), y parece ser un fenómeno extendido en las aves de presa (Newton 1979). Las razones que explican este hecho no están claras, puesto que conforme avanza la estación reproductora se producen aumentos generalizados de las presas y parece que las últimas parejas inician la puesta con más disponibilidad de

alimento en el medio. Las dos principales hipótesis enunciadas para dar cuenta del fenómeno son: a) que la selección natural favorecería puestas reducidas entre los reproductores tardíos, confiriendo ventajas selectivas a ellos o a sus descendientes (Lack 1966, Drent y Daan 1980) y b) que la reducción de la puesta refleja una escasez de alimento conseguido por las hembras para formar los huevos, porque se trataría de parejas con individuos (al menos los machos) poco experimentados o malos cazadores (Newton y Marquiss 1984).

Un ejemplo de la primera explicación es la hipótesis del "reproductor prudente", desarrollada por Drent y Daan (1980) a partir de datos de reproducción de cernícalo real en Holanda. Según estos autores las puestas tardías se verían favorecidas bien porque su productividad sería mayor que las de puestas más abultadas, o bien porque los reproductores sufrirían un menor desgaste de cara a futuras reproducciones. En nuestro caso, aún no disponemos de datos para testar esta hipótesis. En cuanto a la hipótesis alternativa, se vería apoyada en el cernícalo primilla por el hecho de que las fechas de puesta de las parejas con macho de primer año son significativamente más tardías que las otras, y por que además parece que ponen menos huevos. De este modo, los últimos reproductores serían básicamente aquellas parejas en las que al menos uno de sus miembros optan a reproducirse por primera vez, y se les puede suponer, por tanto, una menor experiencia (Newton 1979). Refuerzan esta última idea a) el hecho de que en dos de nuestros tres años de estudio sea mayor la reducción del número de pollos en los nidos conforme avanza la estación de cría que la reducción experimentada en las puestas, y b) que se pierdan más nidos conforme progresa la reproducción. Estas circunstancias determinan que la probabilidad de que vuele un pollo sea tanto menor cuanto más tarde haya eclosionado.

RESUMEN

La época de puestas en la población de cernícalos primillas estudiada se desarrollaba entre la segunda quincena de abril y los últimos días de mayo. La sincronía entre colonias y dentro de éstas era notable cada año, aunque de un año a otro se apreciaban diferencias

estadísticamente significativas. El tamaño medio de puesta fue de 4 huevos en cada uno de los tres años de estudio. Se apreciaba, no obstante, una tendencia a la reducción del número de huevos conforme avanzaba la estación reproductora y, así, las primeras puestas contenían en su mayoría 5 huevos, mientras que las últimas habitualmente contenían 3 huevos. Por otra parte, las parejas con macho de primer año tendían a poner más tarde y ponían también menos huevos. El éxito reproductivo medio se situó entre los 1'5 pollos/pareja de 1989 y los 2'1 pollos/pareja de 1988. La tasa de pérdida de huevos era relativamente baja (no superó ningún año el 25% de los huevos puestos) y el bajo éxito medio se debió a una elevada mortalidad de los pollos por hambre. El hecho de que se produjeran reducciones de nidadas en la mayoría de los nidos sugiere que la escasez de alimento afectaba a todos los miembros de la colonia en el periodo de crianza.

Parte IV

Dinámica de poblaciones

Capítulo 9.- Proporción de sexos en las nidadas

INTRODUCCION

La teoría sobre la proporción de sexos (Fisher 1930) sostiene que la proporción de machos y hembras en la progenie debe igualarse a la proporción inversa de los costos producidos en la cría de cada sexo. Muchas aves de presa muestran algún grado de dimorfismo sexual manifestado ya en los pollos -que conlleva la posibilidad de una inversión diferencial en los sexos por los progenitores- y han suscitado un particular interés para comprobar las predicciones de Fisher. Los datos disponibles para la mayoría de las falconiformes sugieren, sin embargo, que la proporción de sexos no se desvía de la unidad en el grupo (ver revisión en Newton 1979). Parecen ser excepciones el aguilucho pálido (Circus cyaneus), aunque en contradicción con la teoría las hembras, el sexo de mayor tamaño, son más numerosas que los machos (Picozzi 1980), y algunas poblaciones de águila real (Aquila chrysaetos) (Edwards y cols. 1988). Richter (1983) propuso que patrones de crecimiento de los pollos específicos para cada sexo podrían ser el mecanismo que equilibrara la proporción de sexos en especies que mostraran un pronunciado dimorfismo sexual. De este modo, la teoría de Fisher aún sería válida en las rapaces.

Por otro lado, una variación estacional adaptativa en la proporción de sexos ha sido descrita en las nidadas del cernícalo real (Falco tinnunculus) (Dijkstra y cols. 1990). Las primeras puestas contienen más machos que hembras y luego la tendencia se invierte para

alcanzar una proporción de sexos igual a uno considerando toda la estación reproductora. El sesgo estacional descrito estaría producido por una segregación no al azar en meiosis. Village (1990) sugirió que este fenómeno debería ser examinado en otras especies de cernícalos porque implicaría que el estado fisiológico de las hembras puede influir en el sexo de su descendencia en el momento de la puesta.

Los cernícalos primillas adultos exhiben un pronunciado dicromatismo (Village 1990). La mayoría de los parámetros biométricos, sin embargo, solapan para ambos sexos (Cramp y Simmons 1980). De acuerdo con Bijlsma y cols. (1988) el cociente formado por las medias de las longitudes del ala plegada de machos y hembras adultos, medida habitual de la diferencia de tamaños, es igual a 1, y el de los pesos 1'10. Los pollos y juveniles de ambos sexos hasta su primera muda tienen un plumaje similar al de las hembras adultas. Con estos antecedentes, el primer objetivo de este trabajo fue determinar si las débiles diferencias de coloración encontradas entre los jóvenes de cernícalo primilla podían relacionarse con su sexo. Esto se había sugerido anteriormente (Cramp y Simmons 1980, Bijlsma y cols. 1988) pero nunca demostrado con un programa de marcado de pollos o con técnicas de laboratorio. Una vez establecido un sistema de sexado fiable, nuestros propósitos fueron: a) estimar la proporción total de sexos entre los pollos de cernícalo primilla y b) averiguar si se producían variaciones inter o intranuales en la proporción de sexos.

METODOS

Entre 1988 y 1990 sexamos pollos en 7 colonias de cría de la provincia de Sevilla y 1 de Cádiz. Machos y hembras con dos o más semanas de edad se distinguieron visualmente; los machos presentaban rectrices y supracobertoras caudales de color gris o canela, mientras que en las hembras eran pardas y más densamente rayadas. El sexado se realizaba en coincidencia con el anillamiento de los pollos con PVC.

Para determinar si la proporción de sexos en los pollos cambiaba a lo largo de la reproducción en el modo sugerido por Dijkstra y cols. (1990) para el cernícalo real, dividimos cada estación de reproducción en tres periodos, definidos por las fechas cuando

1/3, 2/3 y todas la puestas habían tenido lugar.

RESULTADOS

De los cernícalos anillados en 1988 y 1989, 45 fueron vistos con posterioridad después de su primera muda, cuando los sexos se vuelven claramente dicromáticos (Cramp y Simmons 1980). Todos habían sido sexados correctamente, confirmándose así la fiabilidad del método de sexado.

Durante el periodo de estudio sexamos 246 machos (50'3%) y 243 hembras (49'7%). No detectamos diferencias significativas respecto a una población de pollos con proporción de sexos de 1:1, ni en diferentes años - $\chi^2=0'025$, $P=0'87$, $gl=1$ (1988); $\chi^2=0'006$, $P=0'93$, $gl=1$ (1989); $\chi^2=0'147$, $P=0'70$, $gl=1$ (1990)-, ni para el conjunto de individuos examinados ($\chi^2=0'08$ $P=0'92$, $gl=1$). Observamos nidadas compuestas por 1 a 5 pollos. La comparación de las frecuencias de aparición de nidadas de diferente composición de sexos con las frecuencias esperadas según una expansión binomial mostró de nuevo que no había diferencias significativas respecto a una proporción de sexos igual a la unidad (Tabla 12). Para realizar este último análisis asumimos que el sexo de cada joven era independiente de el de los demás. Las nidadas de 5 pollos no fueron incluidas debido al reducido número que habíamos observado. Por lo que respecta al posible sesgo de la proporción de sexos dentro de cada reproducción, no encontramos diferencias significativas entre los periodos establecidos ninguno de los tres años de estudio (Tabla 13).

DISCUSION

Visitamos muchos de los nidos cuando los pollos estaban finalizando su estancia en el nido. Por este motivo, una mortalidad de pollos específica de cada sexo podría estar sesgando la proporción de sexos en la eclosión y se esperarían diferentes proporciones de sexo bajo diferentes tasas de mortalidad (en años con elevada mortalidad se acrecentarían las diferencias). Newton y Marquiss (1979) se enfrentaron al mismo problema para estimar la proporción de sexos entre pollos de gavilán (Accipiter nisus). Cuando consideraron sólo

Tabla 12. Distribución de frecuencias de nidadas de diferente composición de sexos. Entre paréntesis, frecuencias esperadas según una expansión binomial asumiendo una proporción de sexos igual a la unidad' M= macho, H=hembra'

Tamaño de nidada	Número de nidadas de la siguiente composición				Diferencia de 1:1			
1	M	H			$\chi^2 = 0'028$	P = 0'86	gl = 1	
	18 (18)	18 (18)						
2	MM	MH	HH		$\chi^2 = 3'340$	P = 0'06	gl = 2	
	12 (19'5)	45 (39)	21 (19'5)					
3	MMM	MMH	MHH	HHH	$\chi^2 = 0'435$	P = 0'80	gl = 3	
	7 (7'3)	24 (22'1)	22(22'1)	6(7'3)				
4	MMMM	MMM H	MM H H	M H H H	HH H H	$\chi^2 = 2'507$	P = 0'47	gl = 4
	1 (1'4)	7 (5'7)	11 (8'6)	3 (5'7)	1(1'4)			

Tabla 13. Número de pollos de cada sexo en tres periodos consecutivos de la estación reproductiva. Cada año los periodos quedan definidos por las fechas en que 1/3, 2/3 y todas las puestas han tendido lugar. Entre paréntesis, porcentaje de machos.

PERIODO	1988		1989		1990		Total	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
1	34 (50'7)	33	34 (50'0)	34	42 (50'0)	42	110 (50'2)	109
2	28 (45'9)	33	32 (50'7)	31	32 (54'2)	27	92 (50'3)	91
3	16 (51'6)	15	14 (48'2)	15	14 (51'8)	13	44 (50'6)	43
	$\chi^2=0'40$ P=0'8 gl=2		$\chi^2=0'05$ P=0'9 gl=2		$\chi^2=0'24$ P=0'8 gl=2		$\chi^2=0'003$ P=0'9 gl=2	

las puestas donde todos los huevos eclosionaron y todos los pollos volaron no hallaron diferencias significativas de una proporción igual a la unidad. Nosotros abordamos el problema sexando pollos muertos. Encontramos 23 machos y 24 hembras muertos a diferentes edades, concluyendo entonces que no se produce una mortalidad sesgada por el sexo y que la proporción de sexos hallada entre los pollos volantones puede ser equivalente a la proporción en la eclosión. El dimorfismo invertido del tamaño, un posible factor distorsionador, es muy bajo en el cernícalo primilla. Además, son básicamente monógamos y ambos sexos tienen una similar supervivencia interanual (ver Capítulo 12). En consecuencia, la generación parental tendría similares expectativas en términos de eficacia biológica produciendo machos o hembras.

Sesgos en la proporción de sexos se han descrito para el aguilucho pálido, que es a menudo poligínico (Picozzi 1980), y el águila real, en la cual el cainismo no es raro (Edwards y cols. 1988). De todos modos, el tamaño de muestra y la correcta determinación de los sexos es siempre un problema importante, y los dos estudios mencionados podrían estar sufriendo ese tipo de sesgo (ver Bortolotti 1989; Arnold 1989).

Finalmente, una posible variación de la proporción de sexos a lo largo de la reproducción no es evidente en el cernícalo primilla. Por ello, los mecanismos de selección prenatal del sexo sugeridos en el filogenéticamente próximo cernícalo real (Dijkstra y cols. 1990) no parecen operar en el primilla y se necesitarán nuevos estudios para conocer si los patrones observados en los cernícalos reales tienen lugar en otras especies de aves rapaces.

RESUMEN

Sexamos 246 machos y 243 hembras en 199 nidadas de cernícalo primilla entre 1988 y 1990. La proporción de sexos entre los pollos no difería de la unidad ni en diferentes años ni para el número total de aves examinadas. La variación estacional en la proporción de sexos descrita en el cernícalo real no es evidente en la población estudiada.

Capítulo 10.- Dispersión post-reproductiva. Fidelidad a la colonia, al nido y a la pareja

INTRODUCCION

La fidelidad al lugar de cría está extendida entre las aves (Harvey y cols. 1979) y es particularmente acusada en las aves marinas de cría colonial (Coulson 1966, Ollason y Dunnet 1978, Hatchwell y Birkhead 1991). Entre las aves de presa, también hay ejemplos de persistencia en los lugares de cría y muchas nidifican año tras año en los mismos nidos (Newton 1979). De esta circunstancia se ha concluido en ocasiones que los mismos individuos regresan en años sucesivos a los mismos lugares de cría y que cuando un miembro de la pareja muere, el otro se empareja de nuevo y continúa criando allí (Tinbergen 1946, pero ver Newton y Marquiss 1982). En algunas rapaces no siempre se mantienen los mismos territorios, pero, en cualquier caso, los desplazamientos son de escasa entidad, y generalmente a territorios contiguos (gavilán, Newton y Marquiss 1976; cernícalo real, Village 1990). Igualmente parece ser una tendencia generalizada el que los machos muestren más fidelidad al territorio y al nido que las hembras (Newton y Marquiss 1982). Estos desplazamientos desde un territorio de cría a otro diferente se conocen como dispersión reproductiva, en contraposición con la dispersión entre el lugar de nacimiento de un individuo y el de su primera reproducción, que recibe el nombre de dispersión natal (Greenwood y Harvey 1982). Las razones por las cuales unos individuos son más fieles a sus territorios que otros no se conocen, aunque los cambios suelen estar asociados con una reproducción fallida (Harvey y cols. 1979, Greenwood y Harvey 1982, Newton y Marquiss 1982, Village 1985).

Los cernícalos primillas nidifican en colonias que se mantienen año tras año en las mismas localizaciones. Algunas, como la de Arcos de la Frontera (Cádiz) o la que nidifica en la Catedral de Sevilla, tienen con seguridad varias décadas de antigüedad (Irby 1895, Riddell 1945, González y cols. 1990). Hasta ahora, sin embargo, no se ha realizado ningún estudio que tuviera por objeto averiguar cómo se produce el recambio de individuos en las

colonias. Sólo Cade (1982) indica, sin citar sus fuentes, que si los dos miembros de la pareja sobreviven probablemente permanecen juntos. Nuestros objetivos en esta parte del trabajo son: a) estimar la importancia de la dispersión reproductiva en el cernícalo primilla, b) determinar si los mismos individuos tienden a ocupar los mismos nidos año tras año, c) determinar si los vínculos de pareja se mantienen en temporadas de cría sucesivas y, d) relacionar la permanencia o cambio de nido y/o pareja con el éxito reproductor. La dispersión natal será tratada separadamente en el siguiente capítulo.

METODOS

Para los análisis de fidelidad se han utilizado las observaciones de los individuos anillados como reproductores en 1988, 1989 y 1990 que son controlados en las temporadas de cría subsiguientes (1989, 1990 y 1991). En conjunto, se trata de 212 controles (101 machos y 111 hembras). Las colonias donde se han realizado anillamientos de adultos son Arahal, Mairena, Marchenilla y Morón. Se han visitado además todas las colonias de una amplia zona de Huelva y Sevilla (ver "Area de Estudio") con el objeto de detectar dispersantes. La fidelidad al nido se ha determinado en aquellos individuos anillados para los que se conocía el nido durante al menos dos años consecutivos.

De los individuos anillados como pollos en 1988 que fueron controlados como reproductores en 1989, se han considerado los datos de retorno en 1990 y 1991. Se han incluido también los pollos de 1989 que fueron controlados como reproductores en 1990 y han regresado en 1991.

RESULTADOS

Fidelidad a las colonias.

De los 101 machos controlados como reproductores que son nuevamente controlados al año siguiente, 97 (96'03%) retornaron a la colonia de origen. De 111 hembras controladas en años sucesivos, 107 (96'39%) lo fueron en la misma colonia donde se reprodujeron anteriormente. En consecuencia, los adultos controlados en colonias distintas a las que

habían pertenecido con anterioridad, y que, por tanto, llevaron a cabo una dispersión reproductiva, son el 3'97% ($n = 101$) de los machos y el 3'7% ($n = 111$) de las hembras. No hay diferencias entre las proporciones de individuos de cada sexo que se dispersan (test de proporciones, $z = 0'112$, $P = 0'45$).

Entre los dispersantes hay casos particularmente bien documentados que demuestran que la dispersión reproductiva en el cernícalo primilla, aunque rara, no es un fenómeno irreversible o fácilmente definible. Una hembra controlada durante tres reproducciones sucesivas se reprodujo el primer año en la colonia de Mairena del Alcor, al año siguiente en Arahal (19 Km hacia el este) y en el último año regresó a Mairena. Otra hembra anillada como pollo en 1988 en el castillo de Marchenilla, fue observada en 1989 en su colonia natal y en la de Mairena del Alcor (8'5 Km al oeste). En 1990 se reprodujo en Mairena y en 1991 ha regresado a Marchenilla. En cuanto a los machos, uno de ellos que fue controlado tres años consecutivos crió dos seguidos (1989 y 1990) en Mairena del Alcor, se controló allí también durante el invierno 1990-1991, y en el mes de marzo se trasladó al Viso de Alcor (3 Km al este), donde se ha reproducido en 1991.

La distancia entre las colonias de origen de los dispersantes y sus nuevas localizaciones son 3'5, 3, 3'75, y 20'5 Km en el caso de los machos (media = 7'68 Km, DE = 8'54, $n = 4$). Para las hembras, la separación es de 3'5, 3'75, 8'25 y 20'5 Km (media = 9 Km, DE = 7'97, $n = 4$). Si bien la muestra es pequeña, las diferencias entre los sexos no son significativas ($t = -0'224$, $P = 0'41$, $gl = 6$). Estos datos pueden ser comparados con la distancia de una colonia a su vecina más próxima. En el área de estudio, la media de esas distancias mínimas es de 8'38 Km (DE = 7'07, $n = 15$ colonias), que no difiere significativamente de la recorrida por 8 los individuos dispersantes ($t = -0'0135$, $P = 0'49$, $gl = 21$).

Por lo que respecta al éxito reproductor, tres de los dispersantes fracasaron en la reproducción precedente (0 pollos), mientras que otros dos criaron 4 y 3 pollos. Este reducido tamaño de muestra impide una comparación estadística con los individuos que

permanecieron fieles a sus colonias.

Fidelidad al nido

En 66 ocasiones se pudo determinar si un individuo anillado permanecía en su nido al año siguiente o si, por el contrario, cambiaba a otro. Reutilizaron su nido del año anterior 18 individuos (27'3%, $n = 66$). De ellos, 10 eran machos y 8 eran hembras. En la fidelidad al nido no se aprecian diferencias intersexuales ($\chi^2 = 0'11$, $P = 0'73$, $gl = 1$, los valores esperados se calculan a partir de los retornos de machos ($n = 101$) y hembras ($n = 111$). Cambian de nido 48 individuos (72'75% $n = 66$), y tampoco hay diferencias entre machos ($n = 24$) y hembras ($n = 24$) ($\chi^2 = 0'003$, $P = 0'95$, $gl = 1$).

De los 11 individuos controlados durante tres reproducciones, al menos tres (27%) (2 machos y 1 hembra) permanecen fieles a su nido durante tres temporadas de cría consecutivas. Dos hembras (18%) utilizaron el mismo nido dos años y otro distinto en un tercer año. Seis individuos (55%) (5 machos y 1 hembra) utilizaron tres nidos distintos en otras tantas temporadas de cría.

No encontramos diferencias significativas en el éxito reproductor entre los individuos que se mantuvieron fieles a sus nidos ($1'75 \pm 1'13$ pollos, $n = 12$) y los que cambiaron ($1'56 \pm 1'2$ pollos, $n = 41$) (U de Mann-Whitney = 273'5, $P = 0'54$). Tampoco había diferencias significativas en la proporción de fracasos totales entre los que permanecían y los que cambiaban (16%, $n = 12$ vs 24%, $n = 41$) (test de proporciones, $z = -0'562$, $P = 0'28$).

Fidelidad a la pareja.

De 20 parejas controladas un año cuyos miembros regresan al siguiente, 5 (25%) permanecen fieles y 15 se separan (75%). El éxito de las parejas que permanecieron unidas se conoció para 4 de ellas y fue de 0, 1, 2 y 2 pollos. Las parejas "divorciadas" obtuvieron un éxito medio de $1'85 \pm 1'20$ pollos, igual al obtenido por toda la población durante los tres años de estudio (ver Capítulo 7).

DISCUSION

Fidelidad a la colonia

La dispersión reproductiva de los cernícalos primillas reviste poca importancia y la gran mayoría de los individuos regresan año tras año a las colonias donde criaron con anterioridad. En este aspecto, los primillas no difieren de otras muchas aves (ver referencias en la introducción) y se comportan como sus parientes territoriales, los cernícalos reales, que también retornan a sus lugares de nidificación previos (Cavé 1968, Village 1990). Las ventajas de permanecer en el mismo lugar serían una familiaridad con el entorno que facilitaría la obtención del alimento y del enclave de nidificación, y la huida ante un predador (Cavé 1968, Newton 1979). Esa misma familiaridad podría reportar ventajas al poseedor de un territorio ante conflictos con miembros de su propia especie (hipótesis de la "superioridad del propietario") (Greenwood y Harvey 1982).

Nuestros datos sobre éxito reproductor de los dispersantes son contradictorios. Si bien tres de ellos habían fracasado, otros dos habían criado un número de pollos (3 y 4, respectivamente) muy superior a la media de las demás parejas. Por otro lado, y a diferencia de otras especies de aves rapaces en las que se ha estudiado el fenómeno dispersivo, los cernícalos primillas son coloniales y practican la caza en grupo. En consecuencia, las diferencias en éxito reproductor deben tener que ver más con la calidad de los individuos que con la del territorio (que es el mismo para todos los miembros de la colonia).

Fidelidad al nido y a la pareja.

La fracción de individuos que cambia de nido prácticamente triplica a la de los individuos que permanecen fieles al nido. Del mismo modo, la frecuencia de divorcios entre las parejas también es tres veces superior a la de parejas que permanecen fieles en temporadas sucesivas. Las pequeñas diferencias en éxito reproductivo entre los individuos que permanecen fieles a sus nidos y/o parejas y los que cambian no permiten concluir que los fracasos reproductivos condicionen el comportamiento posterior de los cernícalos.

La elevada tasa de cambio de nido y pareja en el cernícalo primilla puede relacionarse con dos tipos de factores. Por un lado, la elevada tasa de renovación de las poblaciones y por otro, su estatus migrador (Newton 1979). Con una tasa de retorno anual de adultos del 66'9% (Capítulo 12), la probabilidad de que un miembro de la pareja no regrese en la siguiente reproducción puede considerarse elevada (33'1%). Por otro lado, la residencia en los lugares de cría es sólo estacional en el caso de la mayoría de los cernícalos primillas (con excepción de los invernantes) y los miembros de la pareja pasan probablemente un tiempo separados antes de reencontrarse en primavera. No hay evidencias de que las parejas de cernícalo primilla se mantengan unidas en invierno y en ellos (Negro y cols. 1991) y en otras especies de cernícalos hay una migración diferencial de los sexos o éstos utilizan diferentes hábitats en invierno (cernícalo real, Village 1990; cernícalo americano, Arnold 1991). En consecuencia, y teniendo en cuenta que las primeras parejas que se reproducen tienen mejores expectativas de éxito reproductor, la mejor estrategia para un individuo que llegue a la colonia tras el periodo invernal y desconozca el estatus de su compañero anterior sería emparejarse cuanto antes. La elevada tasa de renovación de la especie sería un factor más determinante que el estatus migrador para explicar los cambios, puesto que otras aves de larga vida (con una mortalidad adulta en torno al 5%) se mantienen fieles al territorio de cría y a la pareja, independientemente de que sean o no migradoras (águilas calvas Haliaeetus leucocephalus, Sherrod y cols. 1977, cárabos moteados Strix occidentalis caurina, Lande 1988; araos comunes Uria aalge, Hatchwell y Birkhead 1991).

RESUMEN

La mayoría de los cernícalos primillas (96 %, n = 212) regresan a las colonias donde se han reproducido con anterioridad y los que se dispersan se desplazan a colonias vecinas. Por el contrario, la fidelidad al nido es reducida (27%, n = 66) y los divorcios son también frecuentes (75% de las parejas se separan, n = 20). Debido a la elevada tasa de renovación de la población -mortalidad adulta cercana al 33%- , una buena estrategia para un individuo que regresa a la colonia tras la migración prenupcial y desconoce la situación de su pareja anterior puede ser emparejarse cuanto antes y ocupar el mejor nido posible.

Capítulo 11.- Dispersión de los jóvenes

INTRODUCCION

El fenómeno dispersivo condiciona notablemente la estructura de las poblaciones y ha atraído el interés de ecólogos y genetistas de poblaciones, que han abordado el problema fundamentalmente desde el punto de vista teórico (Jonhson y Gaines 1990). El impacto demográfico de la dispersión es evidente por la migración/emigración de los dispersantes. Por otra parte, la amplitud de la dispersión determinará el grado de flujo génico entre subpoblaciones de una misma especie, y, consecuentemente, su grado de aislamiento. En las aves, suelen ser los jóvenes los que se dispersan, mientras que los adultos permanecen habitualmente fieles a las zonas donde se reprodujeron con anterioridad. Las hipótesis para explicar porqué los jóvenes dejan su localidad natal son de dos tipos (Jonhson y Gaines 1990): a) competencia intraespecífica por recursos (alimento, nido, pareja,...) y b) evitación de emparejamientos consanguíneos. La observación de que jóvenes nacidos en territorios supuestamente de baja calidad se dispersan más que los nacidos en otros considerados más ricos estaría de acuerdo con la primera hipótesis (Newton 1979). Por otro lado, la dispersión diferencial de machos y hembras, observada en numerosas aves (Greenwood y Harvey 1982), podría ser un mecanismo adaptativo fijado genéticamente destinado a reducir la endogamia.

Los jóvenes cernícalos primillas, incluso los pertenecientes a poblaciones parcialmente migradoras, realizan al menos una migración transahariana antes de regresar a las zonas de cría (Capítulo 1). El lugar de retorno de un individuo puede ser su colonia natal u otra distinta. En muchos casos no hemos podido comprobar que los individuos se estuvieran reproduciendo en el lugar donde eran controlados. En sentido estricto, nuestros resultados se corresponden con la dispersión de los cernícalos primillas entre su localidad natal y el primer lugar en el que son controlados con opciones para reproducirse. De esta forma, utilizamos el término dispersión en el sentido propuesto por Howard (1960), que definió el fenómeno como "el movimiento permanente que un individuo realiza desde su

lugar de nacimiento hasta el lugar donde se reproduce o se hubiera reproducido de haber sobrevivido y encontrado una pareja". Nuestros objetivos son. a) conocer la amplitud de la dispersión de los jóvenes en dos vertientes: cuántos regresan a su colonia natal y a qué distancia se alejan los dispersantes; b) averiguar si la dispersión es distinta en cada sexo y c) determinar si los individuos dispersantes muestran alguna característica que los diferencie de los que retornan a su localidad natal. Finalmente, discutiremos nuestros resultados en relación a las hipótesis mencionadas anteriormente.

METODOS

Los análisis de dispersión natal se han realizado considerando los controles de individuos anillados como pollos en el área de estudio. Estos controles se han realizado generalmente por nosotros mismos, aunque también nos han sido comunicadas 6 recuperaciones lejanas realizadas por otras personas. Puesto que nuestro trabajo se realiza en un área muy pequeña en relación al área total de distribución de la especie, es posible que estemos sobrestimando a la fracción de individuos que no se dispersa. Es este un problema general (Newton 1979) que hemos tratado de reducir visitando otras 12 colonias en las que no se han realizado anillamientos y se encuentran en la periferia del área de estudio principal (ver Fig. 1, "Área de estudio"). En relación a otros estudios sobre dispersión de aves territoriales, tenemos la ventaja de que los cernícalos primillas se concentran en colonias fácilmente detectables y es posible inspeccionar una amplia extensión de territorio controlando a la mayoría de los individuos presentes.

En total, son 81 (47 machos y 34 hembras) los individuos anillados en el área de estudio que han sido observados en ella o en otros lugares después de su primera migración. También contamos con un caso de inmigración, correspondiente a un macho anillado como pollo en Torres Cabrera (Córdoba) que se ha integrado como reproductor en la colonia de Arahal. Este individuo fue controlado por primera vez en Arahal como reproductor en 1989 y ha vuelto a reproducirse allí en 1990 y en 1991.

RESULTADOS

Dispersión premigratoria

Se han producido 4 recuperaciones lejanas de jóvenes antes de que hubieran transcurrido dos meses desde su anillamiento (Tabla 14). En ninguno de los casos la dirección del desplazamiento tiene componente sur, como sería esperable si se tratara de movimientos migratorios hacia las zonas de invernada en Africa. A nuestros datos hay que sumar la captura en septiembre de 1965 en las cercanías de Lisboa (Benavente, Portugal) de un individuo anillado como pollo en el mes de junio anterior en Sanlúcar La Mayor (Sevilla) (Araujo 1990). La distancia entre el punto de anillamiento y el de recuperación de ese individuo era de 300 Km en dirección noroeste (315°).

Características de los individuos que son controlados después de su primer invierno

Puesto que el número de pollos criados satisfactoriamente por una pareja de cernícalo primilla oscila entre 1 y 5, es posible analizar el efecto del orden dentro de la nidada sobre la probabilidad de supervivencia de un individuo. Según nuestros datos (Fig. 18), los individuos que ocupan los primeros lugares en las nidadas de 3 a 5 pollos tienen más probabilidades de retornar. En cambio, han retornado más segundos pollos en nidadas de dos. También hemos analizado el efecto del tamaño de la nidada de un individuo sobre su probabilidad de retorno. Aunque regresan más pollos de nidadas de 3 a 5 pollos (13%, $n = 386$) que de las nidadas de 1 y 2 (8%, $n = 273$), las diferencias no son significativas (test de Kolmogorov-Smirnov, diferencia máxima 0'11, valor crítico al nivel de 0'05 = 0'16).

El efecto de la fecha de eclosión de un individuo tampoco parece influir en su probabilidad de retorno. Los pollos de la cohorte de 1988 que han sido controlados después de su primer invierno nacieron 3 días antes, en promedio, que el conjunto de pollos nacidos ese año. Los que retornaron de la cohorte de 1989 nacieron en promedio un día antes que el total. Finalmente, la fecha media de eclosión de los nacidos en 1990 es igual para los que han retornado en 1991 y los que no lo han hecho.

Tabla 14. Recuperaciones lejanas de jóvenes en época premigratoria.

Anillamiento			Recuperación			
Individuo	Lugar	Fecha	Lugar	Fecha	Distancia (Km)	Dirección
OC	Arahal	23.6.88	Fuencaliente (Ciudad Real)	14.7.88	164	25°
DR	Arahal	24.6.89	Lora del Río (Sevilla)	22.7.89	44	360°
K1	Morón	29.6.89	Arahal	17.7.89	18	325°
JM	Arahal	10.7.89	Hinojos (Huelva)	25.8.89	75	270°

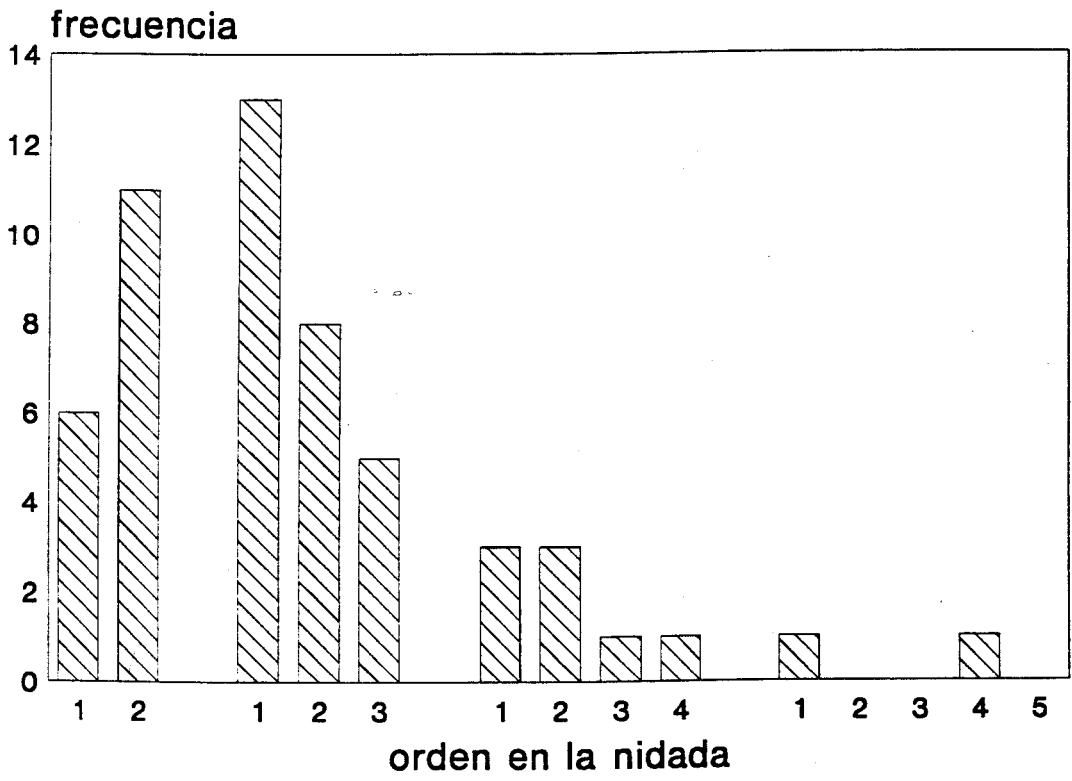


Figura 18. Rango en la nidada de los jóvenes que superan el primer invierno.

Dispersión natal

El 71'3% (n = 47) de los machos y el 63'6% (n = 33) de las hembras han sido controlados en la misma colonia donde nacieron. Por otro lado, los controles de individuos dispersantes decaen rápidamente al incrementarse la distancia desde el lugar de nacimiento (Fig. 19). La distancia media recorrida por los 15 machos dispersantes fue de 24'8 Km (DE = 23'32), con una distancia máxima de 90 Km. En el caso de las 12 hembras dispersantes, la media fue de 57'17 Km (DE = 121'90), con un máximo de 440 Km. Adicionalmente, un individuo de sexo desconocido ha sido recuperado a 203 Km de su localidad natal. Estas distancias pueden ser comparadas con una distancia media entre colonias de 8'38 Km (n = 15 colonias) en el área de estudio. Las medias aritméticas resultan muy diferentes entre los dos sexos precisamente por efecto de la hembra que se dispersó 440 Km. De todos modos, puesto que la mayoría de los dispersantes se encontraban muy cerca de sus lugares natales, las distribuciones de distancias no se ajustan a una distribución normal. En consecuencia, hemos transformado las distancias tomando su logaritmo decimal y hemos comparado entonces las medias geométricas de las distancias de dispersión de machos (18'0 +/- 2'1 Km, n = 15) y hembras (18'9 +/- 4'6 Km, n = 12) dispersantes. Utilizando esta transformación, las diferencias entre los dos sexos no son significativas ($t_{25} = -0'117$, $P = 0'453$).

En un sólo caso, protagonizado por una hembra, pudimos constatar una migración de retorno al lugar de nacimiento después de la dispersión juvenil. Esta hembra había sido anillada en la colonia del Castillo de Marchenilla en 1988, fue controlada en 1989 en Marchenilla y en Mairena; en 1990 se reprodujo en Mairena y en 1991 ha iniciado la reproducción en Marchenilla. Por otro lado, 3 individuos de primer año (2 machos y 1 hembra) han sido controlados en dos colonias diferentes durante la misma estación de cría.

Los controles de individuos dispersantes se han producido en todas direcciones con respecto a su lugar de nacimiento, si bien hay un predominio de localizaciones con componente norte (Fig. 20).

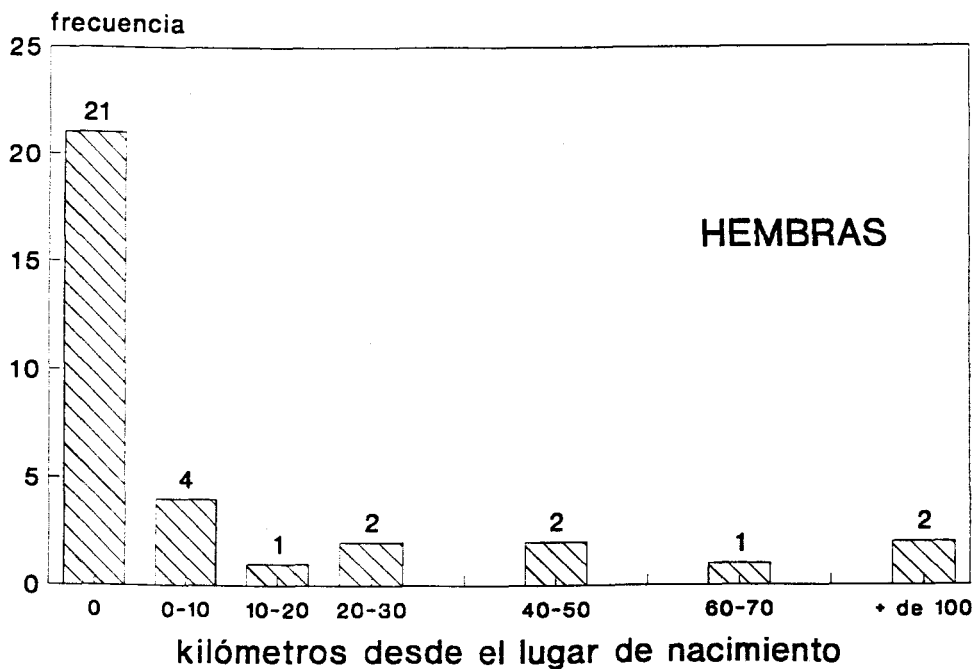
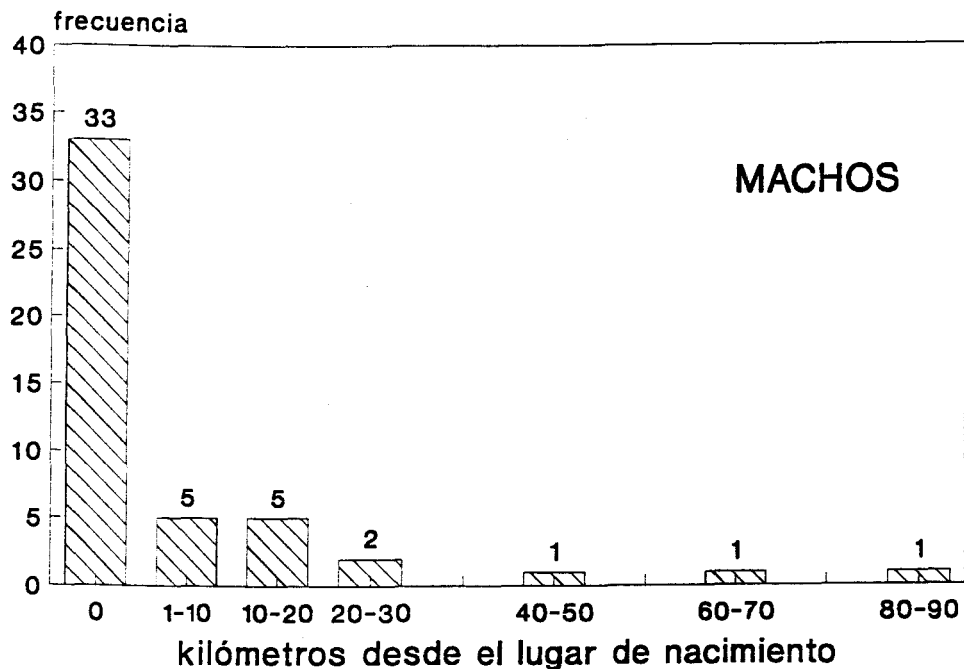


Figura 19. Distancias de dispersión natal de machos y hembras.

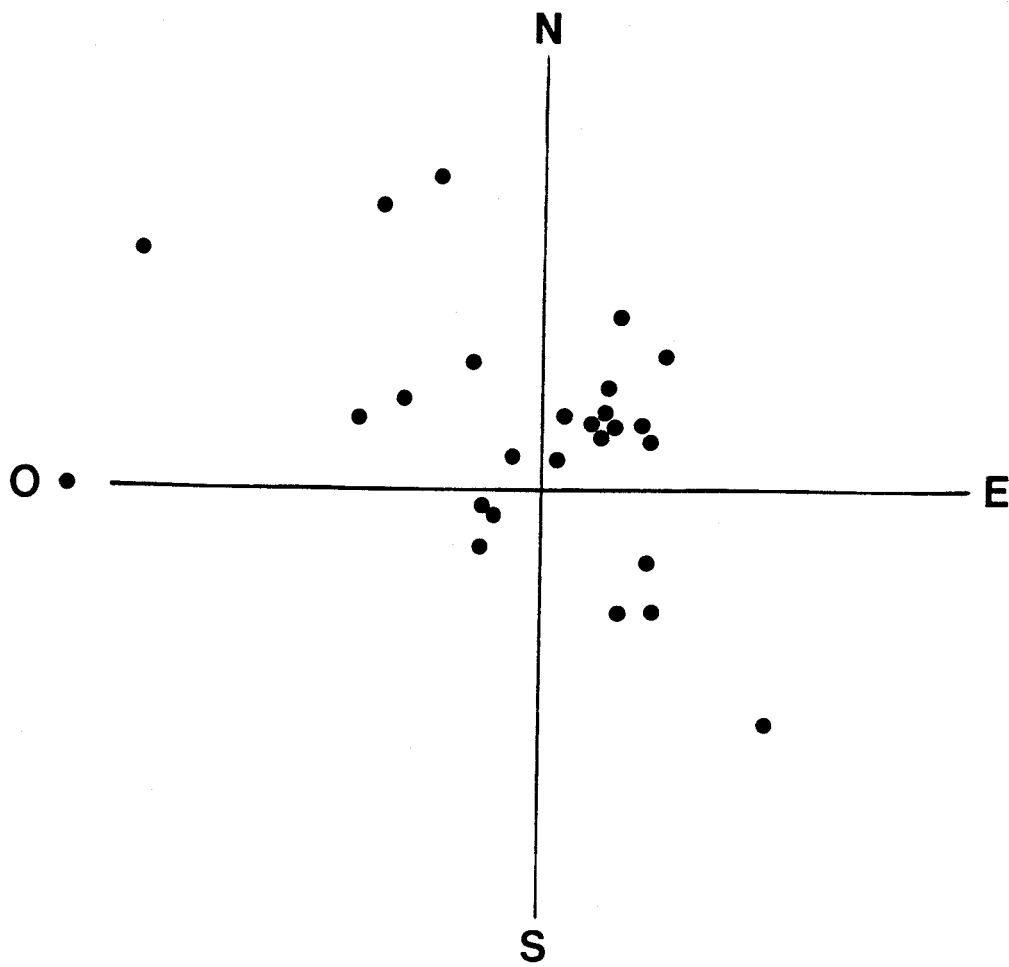


Figura 20. Localizaciones de jóvenes dispersantes, mostradas en relación a su lugar de nacimiento.

Diferencia entre los individuos que retornan a sus colonias y los que se dispersan.

El único parámetro que podemos considerar en la actualidad para tratar de establecer diferencias entre ambos grupos es la fecha de nacimiento de los individuos. Los que nacieron en 1988 y han llevado a cabo una dispersión efectiva ($n = 15$) nacieron en promedio 4 días antes que los que regresaron a las colonias natales ($n = 29$). De todos modos, la diferencia no es significativa (U de Mann-Whitney = 187'5, $P = 0'29$). No disponemos de datos suficientes para los nacidos en 1989, pero en el caso de los de 1990, las medias de eclosión de individuos filopátricos ($n = 10$) y dispersantes ($n = 6$) son similares (U de Mann-Whitney = 30'50, $P = 0'91$). Relacionando la fecha de nacimiento de los dispersantes con su distancia de dispersión parece haber una cierta tendencia, que no es significativa, a que los nacidos antes se dispersen más lejos ($r = -0'25$, $P = 0'25$, $gl = 20$).

DISCUSION

Dispersión premigratoria

Los cernícalos primillas muestran un reducido periodo de emancipación y tan sólo unos 5 días después de empezar a volar abandonan las colonias (Bustamante 1990). La mayoría de los jóvenes se independizan de sus progenitores durante el mes de julio, algunas semanas antes de que se inicie la migración de cernícalos primillas por el Estrecho de Gibraltar (Bernis 1980). Tal como sugieren las recuperaciones de individuos anillados, se deben producir movimientos erráticos de juveniles antes de que se lleve a cabo la verdadera migración en los meses de agosto y septiembre. El porqué de estos movimientos no está claro, ya que los jóvenes podrían permanecer en las colonias o en sus inmediaciones hasta el momento de la migración. Quizá los jóvenes abandonan la zona natal debido a que ésta no puede proporcionar alimento para una alta densidad de individuos y los jóvenes están en desventaja para competir con los adultos (Newton 1986). Por otro lado, los jóvenes no tienen información previa sobre el medio, no contarían con las ventajas de estar familiarizados con el territorio de la colonia y su mejor estrategia podría ser no atarse a un

territorio y vagar, en cambio, en busca de un alimento que se va enrareciendo conforme avanza el verano.

Una dispersión previa a la migración ha sido descrito también en el caso de los cernícalos reales centroeuropeos (Cavé 1968). En el gavián, aunque no se trate de una especie mirador, se ha sugerido que los jóvenes se dispersan inmediatamente después de su emancipación y se establecen entonces en nuevos territorios (Newton y Marquiss 1983). Se han sugerido también que los jóvenes realizan movimientos erráticos al inicio de sus vidas para obtener información sobre distintos tipos de hábitats, información que les serviría para elegir el más conveniente para la reproducción (Newton 1986). Con nuestros escasos datos, y no conociendo realmente como se desarrolla el proceso dispersivo (al fin y al cabo sólo conocemos la localidad natal y un punto final, sin información sobre el camino recorrido), no podemos confrontar esa hipótesis.

Dispersión natal

La mayoría de los cernícalos primillas, ya sean machos o hembras, regresan a las colonias donde nacieron, y los que se desplazan suelen hacerlo a colonias cercanas. Greenwood y Harvey (1982) definieron que una especie filopátrica sería aquella en la cual el sexo que más se dispersa no supera por término medio más de diez territorios de la especie. Puesto que en cernícalo primilla no cabe hablar de territorios individuales, podríamos referirnos a colonias. Diez colonias sucesivas supondrían una distancia de 83 Km, mientras que la distancia media de los dispersantes hembras es 57 Km (20'3 Km si consideramos los individuos que regresan a sus colonias, cuya distancia de dispersión es cero). En consecuencia, podemos considerar al cernícalo primilla como una especie filopátrica. Teniendo en cuenta además que la dispersión reproductiva es prácticamente inexistente (ver Capítulo 10), los cernícalos primillas se comportarían como numerosas aves marinas que crían en colonias. En estas especies hay algunos movimientos de los juveniles entre colonias antes de la primera reproducción y un mínimo de dispersión post-reproductiva (Baker 1978)

Los individuos que superan el primer invierno (al menos los que son detectados) no muestran características comunes que los diferencien de otros jóvenes que no regresan. Hay tendencias, eso sí, a que regresen más pollos de nidadas de 3-5 pollos que de nidadas de 1 y 2 pollos, y a que retornen más primeros que últimos pollos. La razón de que vuelvan más primeros pollos seguramente está relacionada con que aquellos se emancipan en mejores condiciones que sus hermanos y afrontan con más posibilidades de supervivencia los primeros días de independencia. La tendencia a que retornen más pollos procedentes de nidadas grandes podría deberse al mismo fenómeno. Las nidadas pequeñas suelen ser el resultado de una reducción progresiva de una nidada mayor por falta de alimento y los pollos únicos, o de nidadas dobles, es probable que se encuentran en peores condiciones que los de nidadas grandes.

Entre los jóvenes supervivientes, unos regresan a sus colonias natales y otros se alejan a distancias muy variables, aunque generalmente reducidas. Hemos observado también individuos en su colonia natal y en otra distinta después, pero durante la misma reproducción. Una posible hipótesis para explicar estas observaciones y la variación en la amplitud de la dispersión sería que los jóvenes regresan a sus colonias natales e intentan reproducirse en ellas. Si no lo consiguen por carecer de pareja y nido, o por las agresiones de otros cernícalos reproductores, se desplazan a una colonia próxima. En esa nueva colonia pueden integrarse con éxito o no, en cuyo caso continúan buscando colonias (y alejándose del área natal). En un contexto de competencia intraespecífica, sería además esperable que los jóvenes nacidos en colonias saturadas tuvieran más dificultades en establecerse en ellas. Esto es precisamente lo que hemos observado en la colonia del Castillo de Marchenilla, donde los cernícalos disponen de un reducido número de oquedades para reproducirse. En 1988 la colonia estaba formada por 12 parejas y al menos 4 de los machos reproductores eran de primer año. En 1989 el número de parejas ascendió a 16 y todos los reproductores eran adultos. El hecho de que todos los supervivientes de la cohorte de 1988 ($n = 5$) se hayan observado en otras colonias, sugiere competencia por los lugares de nidificación, y se refuerza con la observación de que uno de los jóvenes estuvo en su colonia natal

(Marchenilla) al inicio de la reproducción de 1989 y acabó desplazándose a otra cercana (Mairena).

Combinando los resultados sobre dispersión natal y reproductiva resulta que los jóvenes son los responsables de que haya un flujo genético entre poblaciones y los que presentan el potencial de colonizar nuevas zonas. La segunda afirmación se ha visto confirmada en 1991 con el restablecimiento de una colonia de cernícalos primillas que había desaparecido hace algunos años (Torreón de Gerena). Se han censado 7 parejas y los 5 machos para los que se pudo precisar la edad eran de primer año. En cuanto al flujo genético promovido por los dispersantes, debe ser importante, con independencia de su efecto positivo o negativo en las poblaciones. Considerando que alrededor de un 30% de los jóvenes se dispersa y que entorno a un 25% de los reproductores son de primer año, cada año se incorporarían en cada colonia como reproductores un 8% de individuos que proceden de otra distinta. En una colonia de 50 parejas, cada año ingresarían 8 reproductores no emparentados con los locales. Esta proporción sería suficiente para evitar el aislamiento reproductivo de las colonias, ya que según estimas de Frankel y Soulé (1981), basta un 1% de recambio por generación para evitar la aparición de niveles preocupantes de endogamia.

En conclusión, nuestros resultados apoyan que la dispersión en el cernícalo primilla está promovida por competencia intraespecífica por los recursos nido y/o pareja. Esta observación difiere de las realizadas en otras rapaces territoriales, donde el recurso limitante parece ser la abundancia de alimento en los territorios (Newton 1979). Los dispersantes promueven, por otra parte, un importante flujo genético, aunque posiblemente éste sea una consecuencia secundaria del desplazamiento por competencia.

RESUMEN

Los jóvenes cernícalos primillas abandonan las colonias pocos días después de realizar sus primeros vuelos y al menos algunos de ellos realizan movimientos erráticos antes de iniciar la verdadera migración hacia las zonas de invernada en Africa. Tras la primera migración, la mayoría de los jóvenes (el 71% de los machos y el 63% de las

hembras) regresa a sus colonias natales. Los controles de individuos dispersantes decaen rápidamente al incrementarse la distancia desde el lugar de nacimiento y los máximos detectados han sido 90 Km en el caso de los machos y 440 Km en el caso de las hembras. Puesto que apenas hay dispersión post-reproductiva, los individuos jóvenes son los responsables de que haya un flujo genético entre poblaciones y los que presentan el potencial de colonizar nuevas zonas.

Capítulo 12.- Modelo demográfico del cernícalo primilla

INTRODUCCION

Las poblaciones de cernícalo primilla están experimentando un marcado declive en toda su área de cría en el Paleártico Occidental (Biber 1990). España conserva las mayores poblaciones, aunque el decrecimiento ha sido notable en las tres últimas décadas (Bijleveld 1974, Garzón 1975, González y Merino 1990). No obstante, y puesto que ninguna población ha sido sometida a un estudio a largo plazo, se desconoce si el decrecimiento poblacional es consecuencia de un aumento de la mortalidad entre los adultos y juveniles, o si se debe a una reducción de la productividad. Durante el periodo de estudio hemos acumulado información sobre la productividad (Capítulo 8) y la supervivencia de los cernícalos primillas, parámetros que permiten estimar la tasa de crecimiento de una población utilizando procedimientos analíticos simples (Lotka 1956, Lande 1988). Adicionalmente, nuestro objetivo ha sido conocer qué parámetros demográficos (productividad, supervivencia preadulta, supervivencia adulta, edad de la primera reproducción) tienen más relevancia en la tasa de crecimiento. De este modo, llegado el caso de aplicar medidas de conservación, se seleccionarían aquellas que incidieran sobre los parámetros con mayor impacto en el crecimiento de la población. Finalmente, pretendemos estimar cuánto tiempo persistiría la población de cernícalos españoles de continuar las actuales tendencias demográficas.

PARAMETROS DEMOGRAFICOS

Supervivencia de los adultos.

De 1988 a 1989 retornaron al área de estudio el 58'6% (n = 29) de los reproductores; de 1989 a 1990, el 71'9% (n = 139), y de 1990 a 1991, el 64'4% (n = 149). Las diferencias entre los tres intervalos no son significativas ($\chi^2 = 0'76$, P = 0'68, gl = 2). Considerando los sexos, la tasa media de retorno anual es el 68'7% (n = 147) para los machos, y el 65'3% (n = 170) para las hembras. Las diferencias en este caso tampoco son significativas ($\chi^2 = 0'09$, P

= 0'75, $gl = 1$) y, consecuentemente, utilizaremos agrupados los datos sin considerar el sexo. La tasa media de retorno anual de adultos para todo el periodo se situó en el 66'9% ($n = 317$) y ésta será la tasa mínima de supervivencia que utilizaremos para elaborar nuestro modelo demográfico ($s = 0'669$). Como ya se ha comentado, las tasas de retorno representan valores mínimos de supervivencia. No obstante, puesto que la dispersión reproductiva es prácticamente inexistente en el cernícalo primilla, los individuos que no retornan podrían considerarse muertos.

Supervivencia preadulta

De los 208 jóvenes anillados en 1988, 46 se controlaron en años posteriores (25 en 1989, 8 en 1990 y 13 en 1991). Considerando que algunos jóvenes se vieron dos y tres años después de su nacimiento, es preciso realizar una corrección para tener en cuenta a los individuos que superaron el primer invierno y murieron entre el primer y segundo año antes de ser detectados, o entre el segundo y el tercero y tampoco fueron detectados. Una vez aplicada esta corrección se puede estimar que alrededor de un 30% de los jóvenes nacidos en 1988 alcanzarían el primer año de vida. En 1989 volaron 195 jóvenes anillados y 16 (8'2%) de ellos han sido vistos en 1990 o 1991. De los 215 anillados en 1990, se han observado 20 (9'3%) en 1991.

Edad de la primera reproducción

Durante el periodo de estudio el 26% ($n = 53$) de los machos reproductores eran de primer año. En otro estudio realizado en 1987 en colonias de Extremadura Bijlsma y cols. (1988) encontraron un porcentaje similar (20%, $n = 29$). Desconocemos qué proporción de las hembras reproductoras eran de primer año, aunque sí sabemos que pueden reproducirse durante su primer año (tres casos comprobados).

No todos los individuos de primer año presentes en las colonias se reproducen. En 1989 hubo 3 machos jóvenes establecidos en el sector de nidos controlado en Mairena y sólo uno se emparejó y la pareja llegó a poner huevos, aunque no crió pollos. En 1990 había 4

machos jóvenes distintos que visitaban la zona de observación. Sólo constatamos el intento de reproducción de uno de ellos (que perdió la puesta), y el resto no parece que llegara a emparejarse. De todos modos, es muy difícil estimar la importancia de la población flotante, y con nuestros datos actuales sólo podemos afirmar que algunos individuos jóvenes no se reproducen.

Éxito reproductor

Este parámetro ha sido tratado extensivamente con anterioridad (Capítulo 8). El éxito medio por pareja que inicia la puesta durante los tres años de estudio se ha situado en 1'8 pollos.

DINAMICA DE POBLACIONES

Tasa de crecimiento geométrico de la población

Ecuación característica.

En una población con generaciones solapadas y que se reproduce una vez cada año, como es el caso del cernícalo primilla, la tasa anual de crecimiento geométrico de la población, λ , es la solución real positiva de la ecuación característica de Euler-Lotka (Lotka 1956):

$$\sum \lambda^{-x} l_x b_x = 1$$

En esta ecuación, l_x es la probabilidad de supervivencia desde que los jóvenes dejan el nido hasta la edad x , y b_x es la tasa de producción de prole de sexo hembra por una hembra de edad x (Leslie 1966, Mertz 1971). La probabilidad de supervivencia hasta una determinada edad se descompone a su vez en la probabilidad de superar el primer año, el segundo, etc... En nuestro caso vamos a considerar la supervivencia subadulto hasta el primer año (s_0) y la tasa de supervivencia adulta (s), que va a ser igual para el resto de los años de vida de los individuos. Esta asunción está justificada porque en la mayoría de las aves las tasas de mortalidad de adultos son casi constantes e independientes de la edad

(Deevey 1947).

Denominando a la edad de la primera reproducción como α , se puede escribir $l_x = l_{s^x - \alpha}$, y considerando que la producción de pollos de sexo hembra es independiente de la edad ($bx = b$), la ecuación característica se convierte (Lande 1988) en:

$$\lambda^\alpha (1 - s/\lambda) = s_0 b \quad (2)$$

Aunque nuestros datos no permiten estimar que proporción de los individuos jóvenes intenta reproducirse el primer año, sí indican que los cernícalos primillas usualmente empiezan a reproducirse con un año de edad ($\alpha = 1$). Como valor mínimo de supervivencia hasta la primera reproducción vamos a tomar la proporción de retornos de la cohorte de 1988 ($s_0 = 0'30$), puesto que de ella hemos tenido más tiempo para detectar supervivientes. La mínima supervivencia adulta durante el periodo de estudio también viene dada por el porcentaje de retornos, que ha sido del 66'9%, y así, $s = 0'669$. La producción media de hembras es el resultado de dividir por dos el éxito reproductivo, ya que la proporción de sexos en las nidadas es 1:1 (Capítulo 9). La media para el periodo de estudio sería $b = 0'9$. Al aplicar estos datos a la ecuación 2 obtenemos que $\lambda = 0'934$. Puesto que este valor es inferior a uno, la población no sería estable y disminuiría con el tiempo.

Análisis de sensibilidad.

Las derivadas parciales de λ con respecto a pequeños cambios en los parámetros demográficos indican cual de esos parámetros tiene el mayor impacto en la tasa de crecimiento geométrico de la población. Las sensibilidades de cada parámetro se calculan por diferenciación implícita de la ecuación característica (Goodman 1971):

a) Supervivencia adulta:

$$\delta\lambda/\delta s = \lambda (T - 1) / (sT)$$

b) Supervivencia hasta la primera reproducción:

$$\delta\lambda/\delta s_0 = \lambda / (s_0 T)$$

c) Edad de la primera reproducción:

$$\delta\lambda/\delta\alpha = -\lambda (\ln(\lambda/s)) / T$$

d) Exito reproductor:

$$\delta\lambda/\delta b = \lambda / bT$$

T es el tiempo de generación de la población ($T = \alpha + s / (\lambda - s)$), definido como la edad media de las madres de los individuos recién nacidos en una población con una distribución estable de edad (Leslie 1966, Mertz 1971). Usando los parámetros del cernícalo primilla, T es igual a 3'47 años y los coeficientes de sensibilidad estimados son los contenidos en la Tabla 15.

DISCUSION

De acuerdo a nuestras estimas de los parámetros demográficos, la población de cernícalos primillas no se encuentra en equilibrio. Con una tasa de crecimiento inferior a 1, se reducirá año tras año salvo que haya inmigración de cernícalos primillas procedentes de otras poblaciones. De acuerdo con la ecuación $N(t) = \lambda^t N(0)$, es posible predecir el tamaño de la población (N) desde un tiempo 0 hasta t años después. Garzón (1977) estimó la población española de cernícalos primillas hace 15 años entre 50.000 y 20.000 parejas. Partiendo de una población de 50.000 con una tasa de crecimiento geométrico de $\lambda = 0.934$, en la actualidad habría en España 16.000 parejas, una cifra muy superior a la estima de González y Merino (1990) para el año 1988 (4-5.000 parejas). Si, por el contrario, partiéramos de 20.000 parejas, esperaríamos alrededor de 7.000 parejas. La evolución demográfica reciente de la población española se ajustaría, por tanto, a las predicciones de nuestro modelo al tomar la estima mínima de Garzón (1977). En este caso, la situación de la población estudiada sería un reflejo de las tendencias generales de los cernícalos primillas en España.

Tabla 15. Sensibilidad de λ a cambios en los parámetros demográficos estimados para el cernícalo primilla.

Parámetro	Sensibilidad de λ	Contribución en %
Supervivencia preadulta (s_0)	0'9	39'3%
Supervivencia adulta (s)	1	43'6%
Edad primera reproducción (α)	-0'09	3'9%
Exito reproductor (b)	0'3	13'2%
TOTAL	2'29	100%

Una población es esperable que se extinga (o quede reducida a un sólo individuo) en un tiempo " τ " de acuerdo con la ecuación (Lande 1988) $\tau = -\ln N / \ln \lambda$, donde N es el número de individuos de la población. Utilizando la cifra de 5.000 parejas (González y cols. 1990), y asumiendo que los parámetros demográficos de nuestro área de estudio son aplicables al resto de la población española, ésta se extinguiría en el plazo de 134 años. Esta predicción, aún siendo preocupante indica que la situación del cernícalo primilla no es crítica, al menos en relación a otras especies, y que todavía se dispone de tiempo para revertir la tendencia regresiva de la población.

La tasa de crecimiento geométrico de la población ha resultado ser más sensible a las tasas de supervivencia adulta y preadulta que al éxito reproductor. Esta situación es típica de otras aves de presa y en general de los estrategas de la "K" (Grier 1980, Nichols y cols. 1980, Ferrer y Calderón 1990). No obstante, en el cernícalo primilla la productividad tiene un importante impacto en la tasa de crecimiento y podría considerarse que es una especie a medio camino entre las estrategias "K" y "r". La edad de la primera reproducción en el cernícalo primilla apenas tiene importancia y, por otro lado, no se puede reducir.

La supervivencia adulta (66'7%), el parámetro con más impacto en la tasa de crecimiento, se sitúa en un nivel muy alto en relación a otras aves rapaces de su tamaño (cernícalo real 58-65%, cernícalo americano 51-53%, gavilán 43-66%; datos recopilados por Newton 1979), aunque podría incrementarse si se redujera la presión humana.

Para conseguir que la población alcanzase la estabilidad ($\lambda = 1$) modificando un sólo parámetro cada vez, la supervivencia adulta debería situarse en un 73% anual; la supervivencia preadulta, por su parte, debería incrementarse desde el 30% hasta el 36% , y la productividad debería pasar de 0'9 a 1'1 pollos hembra por pareja. Estos pequeños incrementos porcentuales probablemente se sobrepasan en años favorables. Por lo que respecta a la productividad, el potencial de producción de pollos hembras es igual a 2 y aún sufriendo una mortalidad combinada de pollos y huevos del 45% se podría llegar a la estabilidad poblacional. Adicionalmente, si se redujeran las muertes de adultos en las

colonias por causa humana y se evitaran las molestias durante la reproducción y los expolios, se conseguirían probablemente los pequeños incrementos necesarios en cada uno de los parámetros demográficos para que λ fuera igual a 1 y para que, consecuentemente, la población alcanzara la estabilidad.

Lamentablemente, no tenemos información sobre las amenazas que afrontan los cernícalos en las zonas de invernada africana. Se han descrito mortalidades masivas por tormentas y envenenamientos ilegales en Sudáfrica y Namibia (Biber 1990, D. Pepler com. per.). Podemos proponer medidas en las zonas de cría que sin duda mejorarán la situación de las poblaciones de cernícalos españoles, pero hasta que no se avance en el conocimiento de los problemas que afrontan en las zonas de invernada no tendremos ocasión de elaborar un programa global de protección de la especie.

RESUMEN

La supervivencia media de los cernícalos primillas adultos durante el periodo de estudio fue del 66'9% ($n = 317$) anual, y la supervivencia preadulta (primer año) del 30% para una cohorte de 208 pollos nacidos en 1988. Los jóvenes de ambos sexos pueden reproducirse desde el primer año. Aplicando estos parámetros y la productividad a la ecuación característica de Euler-Lotka (Lotka 1956), la tasa anual de crecimiento geométrico de la población es inferior a 1 ($\lambda = 0'934$) y, salvo que se establezcan inmigrantes procedentes de otras zonas, la población se reducirá año tras año. El parámetro con más impacto en la tasa de crecimiento es la supervivencia de los adultos. Las medidas de protección que aumenten la esperanza de vida de los adultos serán las más eficaces para ayudar a la recuperación de la población, aunque en el cernícalo primilla la supervivencia preadulta y la productividad son también importantes. De continuar las actuales tendencias demográficas, el cernícalo primilla podría extinguirse en España en 134 años.

Parte V

Uso del espacio

Capítulo 13.- Áreas de campeo de los cernícalos primillas

INTRODUCCION

Los animales que no se encuentran en migración o dispersión realizan sus movimientos diarios en áreas concretas de tamaño variable. Ese área que utiliza preferentemente un individuo durante al menos un periodo de su vida se conoce como "área de campeo" (Burt 1943). El concepto es diferente al de territorio, y si bien en las especies territoriales la zona defendida se encuentra contenida dentro del área de campeo, ésta puede ser más extensa (Village 1990). De hecho, las áreas de campeo de individuos pertenecientes a especies territoriales habitualmente solapan con las de sus vecinos (Kenward 1977, Marquiss y Newton 1981).

El área de campeo de un animal debe contener todos los recursos que le son necesarios durante el periodo de tiempo en que la utiliza, tales como alimentos, y un nido (en el caso de las aves) o hura (algunos mamíferos). Debido a diferencias en los hábitats, la disponibilidad de alimento, e incluso el estatus del individuo, las áreas de campeo difieren enormemente entre individuos de la misma especie (Marquiss y Newton 1981). En los hábitats que proporcionan alimento abundante las área de campeo suelen ser más reducidas puesto que los individuos precisan desplazarse menos para cubrir sus requerimientos nutricionales.

En el caso concreto de las aves rapaces, además de las tendencias generales ya expuestas, se ha señalado que las hembras -el sexo de mayor tamaño- suelen prospectar

áreas más extensas que los machos, y los jóvenes más que los adultos (Kenward 1977, Marquiss y Newton 1981, Village 1990). Durante la crianza de los pollos también se expanden las áreas de campeo debido al incremento de las necesidades energéticas en este periodo.

En el cernícalo primilla el estudio del área de campeo reviste un interés especial por tratarse de una especie colonial que practica la caza en grupo (Cramp y Simmons 1980). Apenas hay información sobre las áreas de campeo en especies de aves coloniales (Wittenberger y Hunt 1985). Por lo que respecta a las aves de presa, hasta ahora sólo se habían estimado las áreas de campeo en varias especies territoriales (para una revisión Newton 1979) y, como ocurre con las aves en general (Schoener 1968), también en las rapaces se ha observado una estrecha correlación entre el tamaño de la especie y su área de campeo. Mientras que las grandes águilas marciales llegan a ocupar 300 Km², los pequeños halcones a veces no superan 1 Km² (Newton 1979).

Se ha sugerido (Blondel 1964, Glutz y cols 1971, Franco 1980) que los cernícalos primillas no se alejan más de un kilómetro de la colonia para cazar, pero ninguno de los autores citados trabajó con individuos marcados. Los objetivos en este capítulo son: a) determinar el área de influencia de una colonia b) determinar la extensión de las áreas de campeo individuales y c) examinar la estructura interna del área de campeo, para poner de manifiesto áreas de uso intensivo, en el caso de que las hubiera. Los requerimientos de espacio de la especie, hasta ahora inéditos, son fundamentales para determinar el ámbito de actuación de futuros planes destinados a la preservación de la especie.

MÉTODOS

Entre 1989 y 1990 se llevó a cabo el seguimiento mediante radiotelemetría de 13 adultos (7 machos y 6 hembras) capturados en la colonia de Mairena del Alcor. La colonia se encuentra en el borde sur de una meseta (Los Alcores) densamente urbanizada y en la que se cultivan olivos, frutales, huertas, pastizales y algunos secanos. Al sur de la meseta se extienden las vegas de los ríos Salado y Guadaira, casi completamente dedicadas al cultivo

extensivo de cereales y girasol, y en las que apenas hay edificaciones.

Los individuos fueron capturados con redes japonesas colocadas delante de los nidos (2), con alfombras de lazos que habían sido introducidas en los nidos (4), o fueron sorprendidos en el interior de sus nidos cuando incubaban o dormían (7). La duración prevista de las baterías de los emisores era 3 meses, aunque sólo tres aves fueron seguidas durante ese tiempo; en el resto los emisores dejaron de funcionar antes de lo previsto, o las aves perdieron los emisores.

En 1989 se marcaron 3 machos y 3 hembras, que fueron seguidos durante periodos variables de tiempo entre mediados de febrero y principios del mes de agosto. En 1990 se siguieron 4 machos y 3 hembras entre mediados de marzo y finales de julio. Las observaciones se efectuaban durante dos o tres días a la semana, generalmente desde el amanecer hasta el atardecer. Los seguimientos radiotelemétricos totalizaron 305 horas en 1989 y 647 en 1990. Cada día de seguimiento se seleccionaba un individuo, que era controlado simultáneamente por un observador situado junto a la colonia y por otro que se desplazaba en automóvil. Los dos observadores estaban comunicados por radio y podían complementarse cuando las aves realizaban desplazamientos entre las zonas de caza y la colonia, o viceversa. El observador móvil intentaba mantener siempre a la vista al individuo objeto de seguimiento y cada 10 minutos registraba su localización exacta, tipo de actividad y tamaño de grupo. En 1990 había dos observadores móviles, además del situado en el observatorio de la colonia, y los tres estaban conectados por radio.

A efectos analíticos, las observaciones visuales se han referido a un retículo con celdillas de 500x500 m. Para investigar los cambios estacionales en las áreas de campeo agrupamos las observaciones en 4 periodos: a) invierno -desde mediados de febrero hasta el 24 de abril-, b) cebas de cortejo -desde el 15 de abril hasta el 9 de mayo-, c) incubación -desde el 10 de mayo al 10 de junio- y, d) crianza -desde el 11 de junio hasta la independencia de los jóvenes en el mes de agosto-. Las áreas de campeo se han estimado con la ayuda del programa SEAS (Universidad de Wisconsin, Madison), mediante el

método del mínimo polígono convexo (MPC) (Mohr 1947), que une las localizaciones extremas sin tener en cuenta la intensidad de uso, o mediante el método de la media armónica (Dixon y Chapman 1980), que sí considera la distribución de utilización del área. El porcentaje de solapamiento entre áreas (P) se ha calculado de acuerdo a la fórmula:

$$P = (2 \times P3 / (P1 + P2)) \times 100$$

Donde P1 y P2 son las dos áreas que se consideran y P3 el área de solapamiento entre ambas.

El programa Surfer (Golden Software Inc.) se ha utilizado para obtener representaciones tridimensionales del uso de las áreas de campeo.

RESULTADOS

Área de influencia de la colonia

El MPC obtenido con todas las localizaciones de caza ($n = 1953$) de los 13 individuos portadores de emisores cubría una superficie de 212 Km^2 (Fig. 21). La colonia de Mairena se encuentra aproximadamente en la zona central del área delimitada por el MPC, que engloba además otras tres colonias de cernícalo primilla. El área prospectada por los cernícalos marcados fue de $86'25 \text{ Km}^2$ en 1989 y de $191'87 \text{ Km}^2$ en 1990. Prácticamente toda el área de caza de 1989 (93%) estaba contenida en la de 1990. Durante los dos años de estudio se observó una utilización preferente de los terrenos situados en la meseta al norte de la colonia antes de la crianza y una mayor utilización de los terrenos situados al sur de la colonia durante la crianza. La segregación estacional fue más acusada en 1990 (21% de solapamiento entre áreas visitadas en precrianza y crianza) que en 1989 (64% de solapamiento).

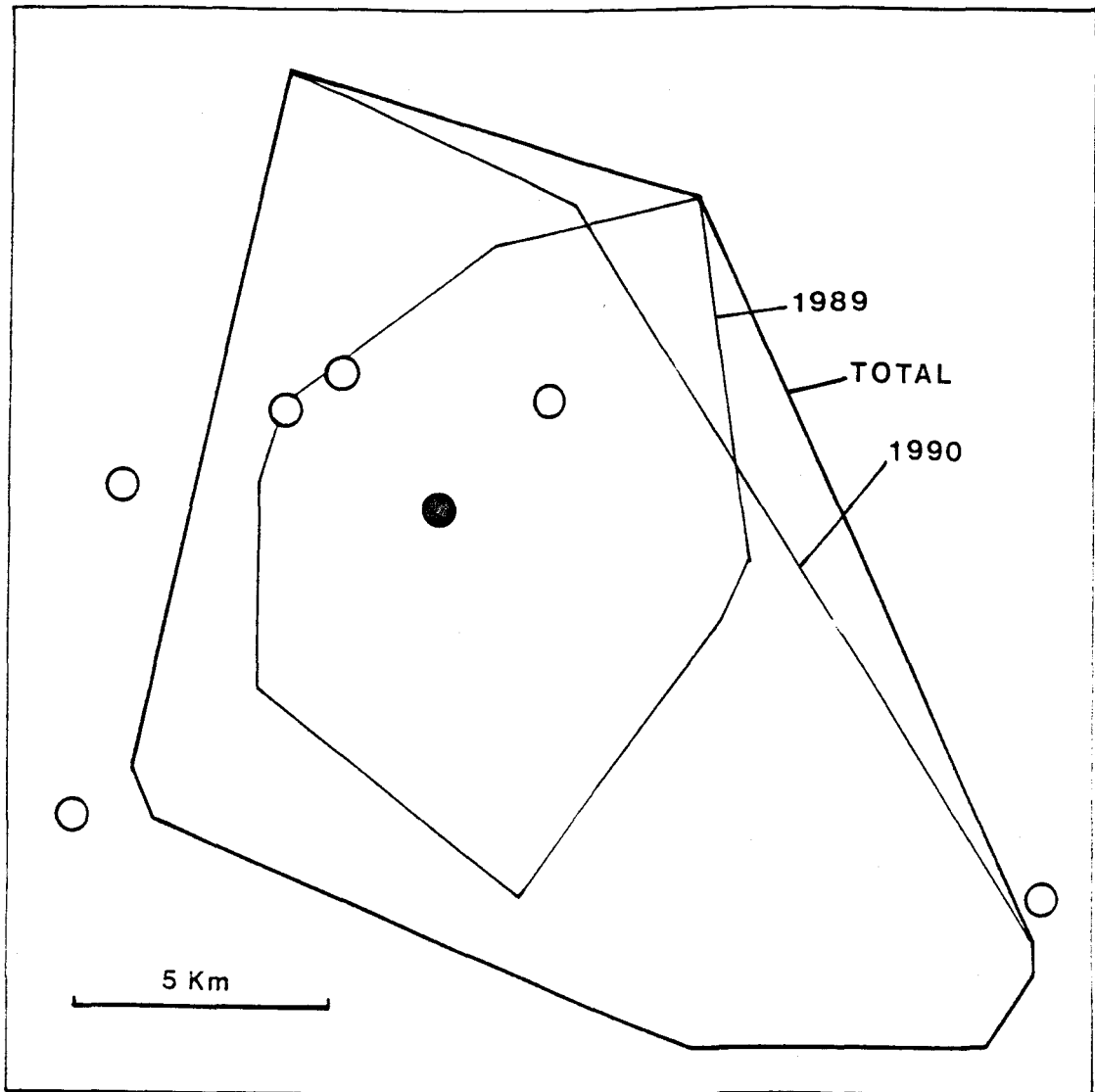


Figura 21. Area de influencia de la colonia de Mairena del Alcor (círculo negro) en el periodo 1989-1990. Los círculos blancos representan otras colonias.

Variación estacional del área de influencia

Las áreas de campeo variaban notablemente a lo largo de la reproducción. Los cernícalos primillas utilizaban áreas menores en invierno, en el periodo de cebas de cortejo y durante la incubación, y las expandían durante la crianza de los pollos (Fig. 22). Las áreas utilizadas por los cernícalos primillas solapaban notablemente en los periodos anteriores a la crianza (80'8% invierno-cebas, 72'6% invierno-incubación, y 73'2% cebas-incubación) y cada uno de estos periodos solapaba menos del 50% con el de crianza (46'4% invierno-crianza, 43'0% cebas-crianza, y 47'7% incubación-crianza). La colonia ocupaba un lugar central dentro del área de caza con anterioridad a la crianza, y extremo durante la misma.

Intensidad de uso del área de influencia

Dentro del área general prospectada por los cernícalos primillas, había unas pocas zonas en las que cazaban con mucha frecuencia, mientras que otras sólo fueron utilizadas ocasionalmente (Fig. 23). Estas zonas de uso intensivo variaban estacionalmente (Figs. 24 y 25), entre los distintos individuos y entre los miembros de la misma pareja (Fig. 26).

Actividad diaria y su relación con el uso del espacio

Todos los cernícalos primillas portadores de emisores dormían en la colonia o en los postes de una línea eléctrica de alta tensión situada unos 4 Km al sur de la colonia. En el periodo invernal todos acudían a sus nidos en la colonia al amanecer y, habitualmente por parejas, se dedicaban a actividades sociales (cópulas, acicalamiento, defensa del nido) (Negro y cols 1991). Después comenzaban a desplazarse en grupo a los cazaderos, situados en esta época al norte de la colonia. Los cernícalos regresaban a veces durante el día y después de permanecer allí unos minutos marchaban de nuevo a los cazaderos. El regreso definitivo se producía unas dos horas antes de la puesta del sol. Al igual que por las mañanas, las parejas se posaban delante de sus nidos y descansaban o copulaban, viéndose envueltos en frecuentes agresiones. Alrededor de la puesta del sol, los cernícalos que dormían fuera de la colonia partían en dirección a la línea eléctrica.

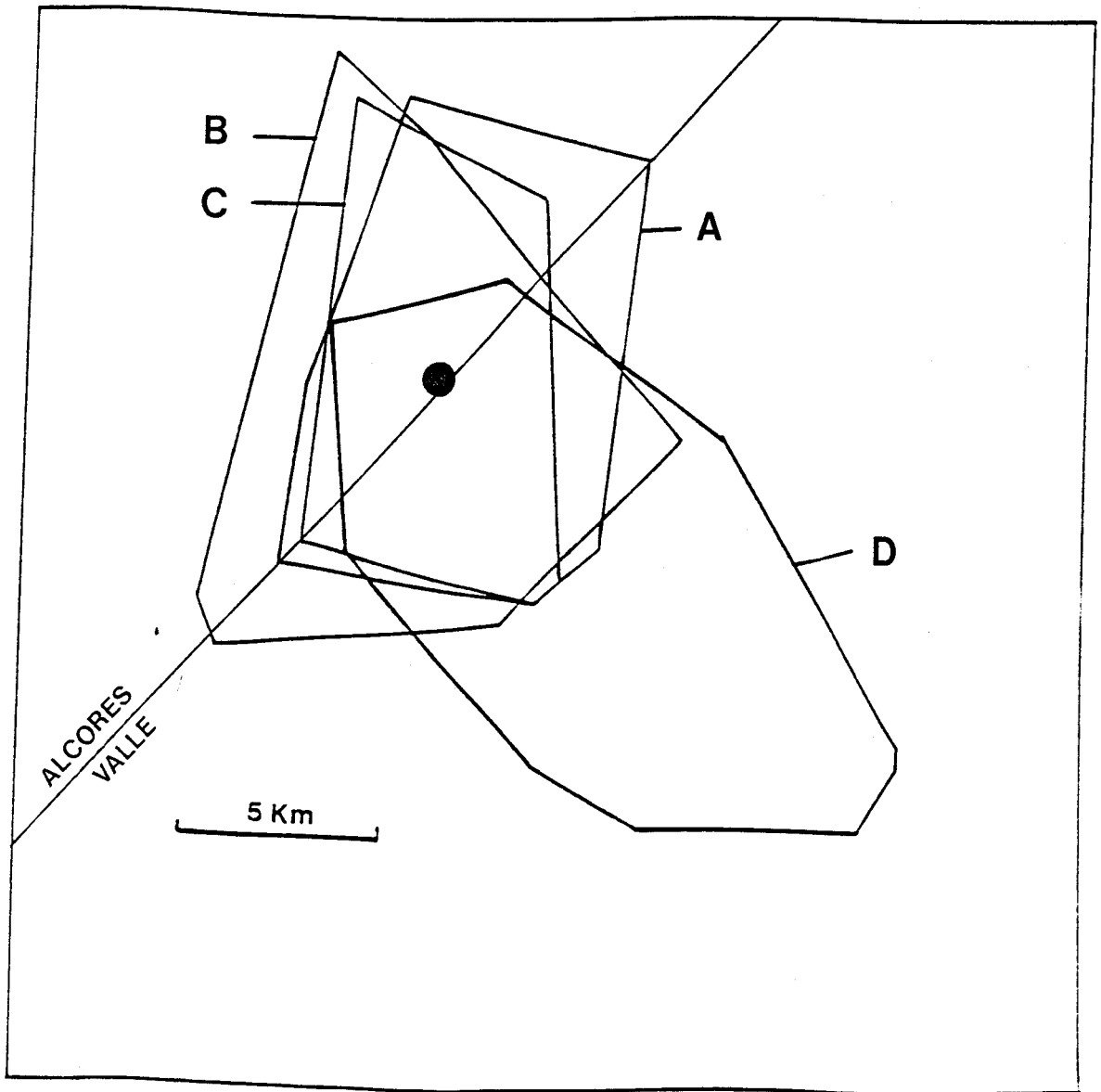


Figura 22. Variación estacional en el uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor (círculo negro). A) invierno, B) cebas de cortejo, C) incubación, D) crianza.

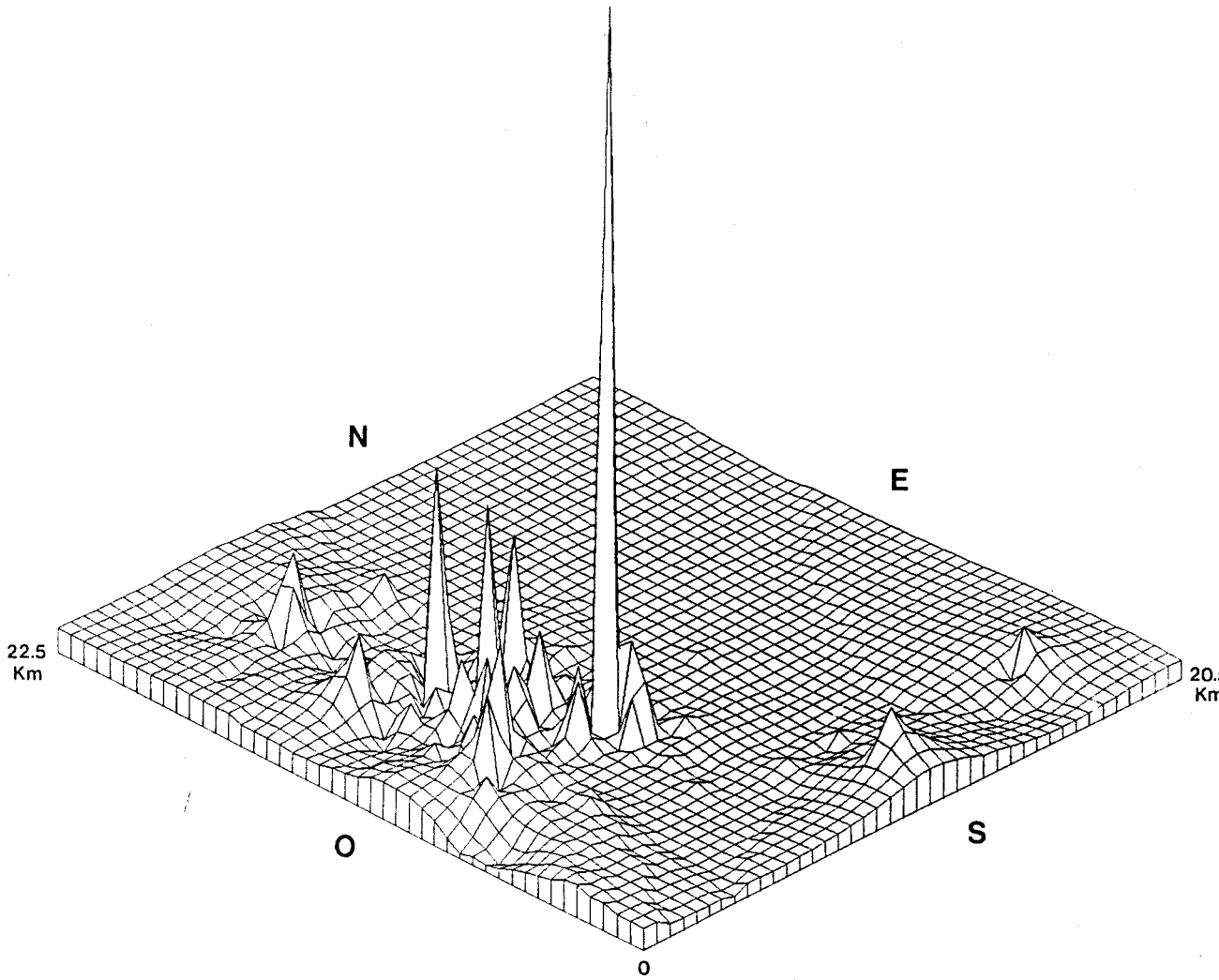


Figura 23 Intensidad de uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor.

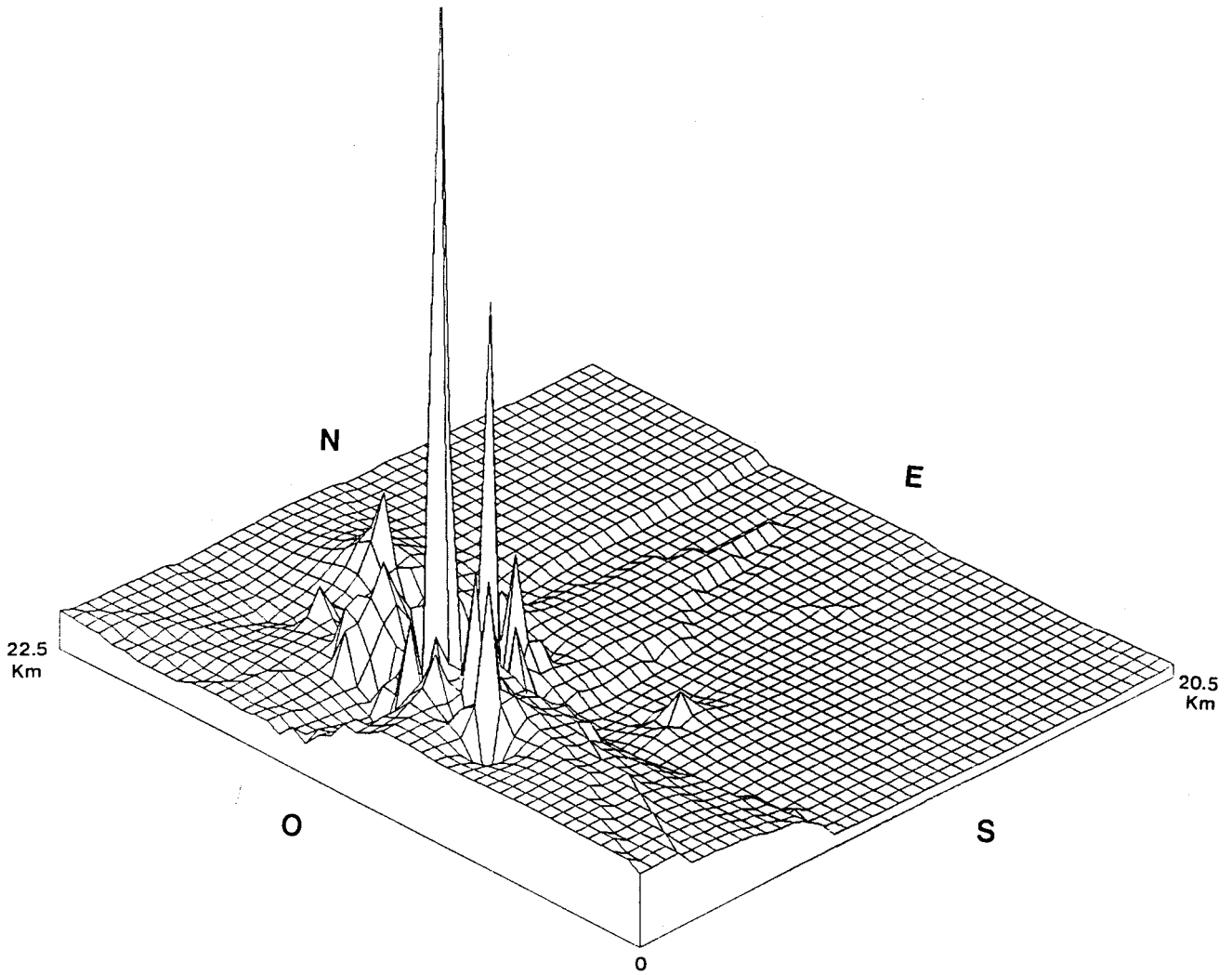


Figura 24. Intensidad de uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor durante el periodo invernal.

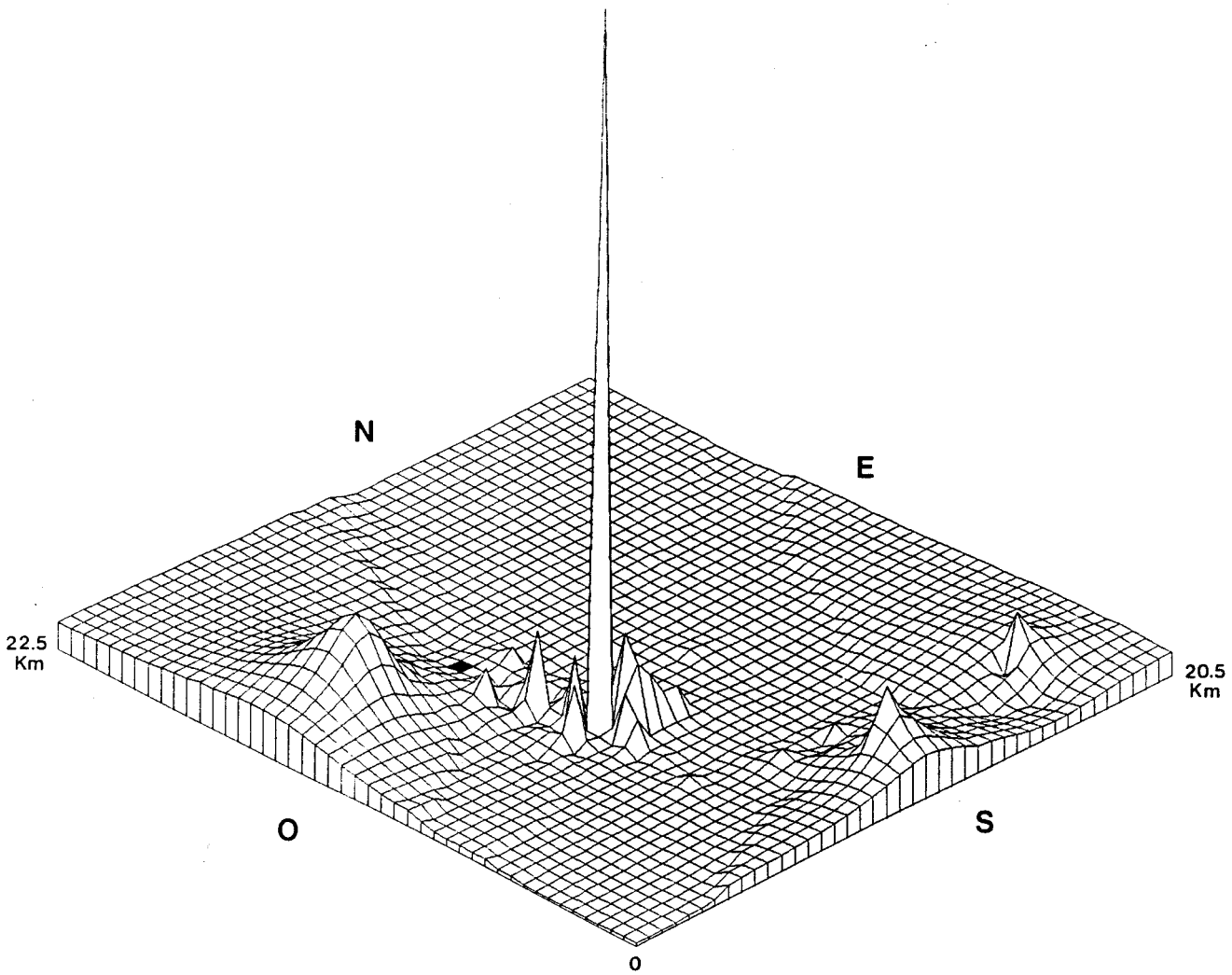


Figura 25. Intensidad de uso del área de influencia de la colonia de Mairena del Alcor durante la crianza de los pollos.

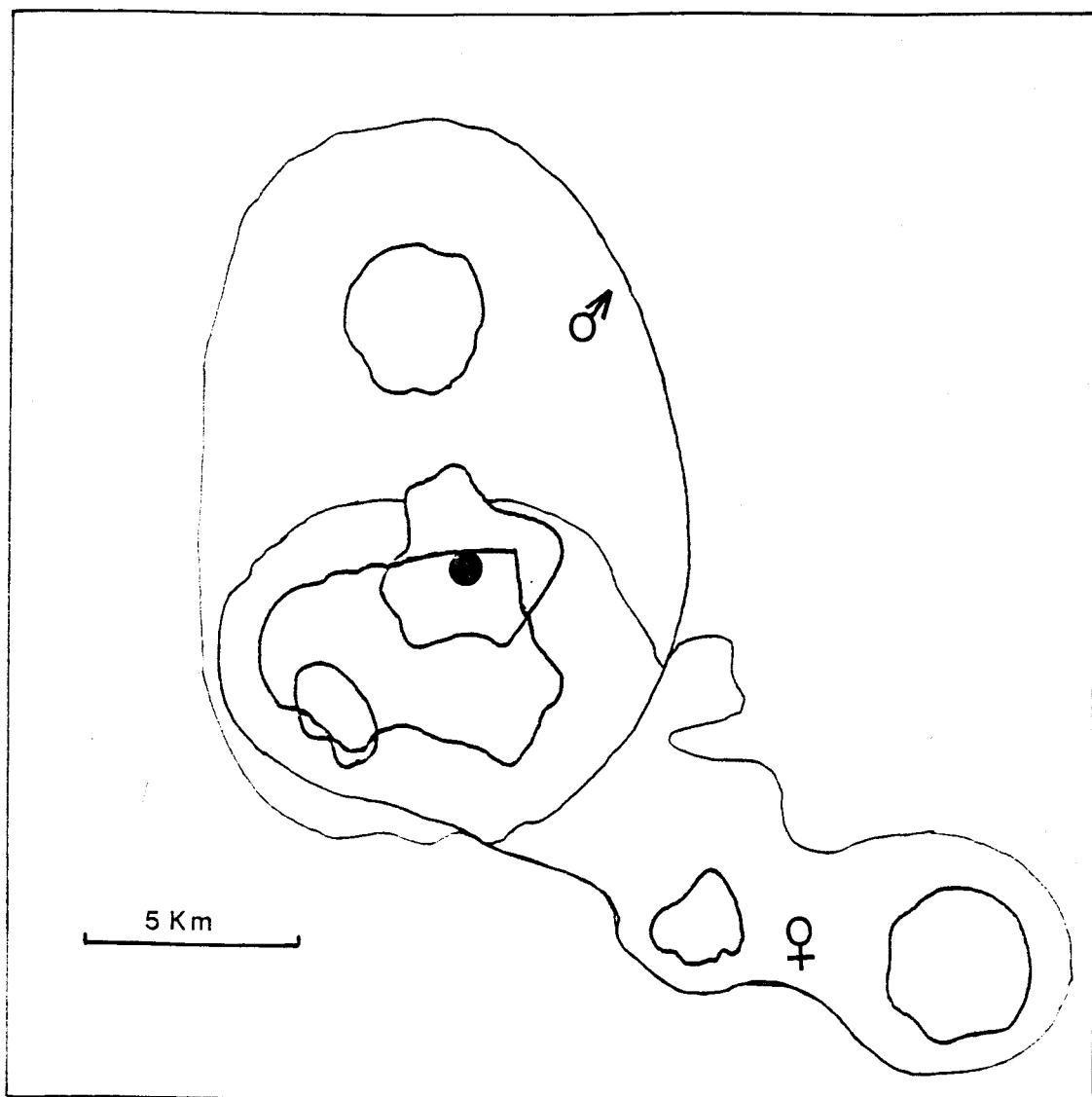


Figura 26. Areas de uso intensivo de los dos miembros de una pareja de cernícalos primillas nidificante en la colonia de Mairena del Alcor (círculo negro).

Durante el periodo de cebas las hembras apenas se alejaban de la colonia y los machos realizaban frecuentes viajes entre las zonas de caza y el nido. El tamaño de grupo durante la caza se ha reducido en relación al invierno y será aún más reducido durante la incubación y la crianza. Las cebas de cortejo solían ocupar a los machos desde el amanecer hasta el anochecer. En la incubación ambos sexos se repartían la tarea, alternándose cada 4-6 horas (2-4 relevos diarios). En esta época las hembras amplían sus movimientos respecto a la fase anterior. Durante la crianza ambos progenitores cazan para los pollos y realizan continuos viajes entre las zonas de caza y el nido (1'9 cebas/hora/nido).

Patrones individuales de uso del espacio y diferencias intersexuales

La mayor área de caza individual (método MPC) correspondía a una hembra y tenía 91'25 Km² (Tabla 16). Aunque había grandes diferencias en los tamaños de las áreas, es difícil establecer comparaciones estadísticas, puesto que los individuos se siguieron en diferentes épocas y con diferente intensidad. Dentro del área general visitada por cada individuo, éste tenía una o más zonas que utilizaba asiduamente (Fig. 26). Las áreas en las que la probabilidad de encontrar al individuo era del 75% oscilaban entre los 7 y los 21 Km² (Tabla 16).

Entre los individuos que se siguieron durante más tiempo (más de 75 localizaciones), las hembras tenían áreas de campeo aparentemente mayores (entre 51'5 y 91'25 Km², n = 4) que los machos (entre 27'12 y 68'75 Km², n = 4). Dos de las hembras radiomarcadas llegaron a alejarse 14'5 Km de la colonia para cazar, mientras que el máximo alejamiento detectado en un macho fue de 8 Km. En el caso de dos parejas, una de 1989 y otra de 1990, ambos miembros se siguieron durante aproximadamente el mismo periodo de tiempo y en la misma estación. En ambos casos se observó que los miembros de la pareja generalmente no utilizaban ni las mismas zonas de caza (el solapamiento en la primera y en la segunda pareja fue del 51'9 y el 38'8% respectivamente) ni los mismos dormideros. También en el caso de estas dos parejas las hembras prospectaron áreas más extensas que sus machos (Tabla 16, parejas CD/LP y MK/MJ).

Tabla 16. Areas de campeo (expresadas en Km²) de 8 individuos adultos reproductores de ambos sexos, definidas según el método del mínimo polígono convexo (MPC) y método de la media armónica (isolíneas del 90% y del 75%).

AÑO	INDIVIDUO	SEXO	LOCS.	MPC	90%	75%
1989	8N	H	303	57'5		
	AT	M	114	39	23	7'1
1990	LP	H	159	91'25	45'5	25'5
	CD	M	435	68'75	25'6	12'39
	MJ	H	99	67'72	35'2	15'75
	MK	M	312	58'62	27'75	13'32
	EE	H	226	51'5	59'5	21
	M4	M	128	27'12		
TOTAL			1953	212	87'75	34'75

Abreviaturas: Locs.: número de localizaciones, H: hembra, M: macho.

DISCUSION

En comparación con otras aves rapaces territoriales (ver Newton 1979), las áreas de campeo utilizadas por los cernícalos primillas estudiados eran inusualmente grandes para su tamaño (ver correlación entre área de campeo y peso de la hembra en Newton 1979). Por el contrario, la densidad de parejas reproductoras -calculada dividiendo el área de influencia de cada año por el número de parejas nidificantes en la colonia- era de una pareja por 2'05 Km² en 1989 y una pareja por 4'79 Km² en 1990. Se trata, por supuesto, de estimas mínimas de la densidad, puesto que las áreas de influencia de la colonia de cada año se obtuvieron siguiendo a una pequeña fracción de los individuos. No obstante, los valores obtenidos se asemejan a los de otras rapaces de su tamaño (Newton 1979).

La razón de los amplios movimientos de los cernícalos primillas en relación a otras especies congénéricas territoriales hay que buscarla en la nidificación colonial de los cernícalos primillas y al hecho de que cazan habitualmente en grupo. Las aves coloniales a menudo recorren grandes distancias para alimentarse (Lack 1968, Diamond 1978, Nelson 1978). Es más, Fry (1972) detectó una correlación positiva entre el grado de colonialidad y tamaño del área de alimentación en el grupo de los abejarucos. Los cernícalos primillas tienen una dieta básicamente insectívora (Cramp y Simmons 1980) y una estrategia de caza en la que parece importante el reclutamiento por "local enhancement" ante fuentes de alimento abundantes y efímeras (un tractor arando, una quema de rastrojos, emergencia de hormigas aladas). Sin aparentes limitaciones territoriales, es lógico que los cernícalos realicen movimientos de gran amplitud. Por la misma razón se explicaría que los cernícalos primillas de la colonia sobrepasaran otras durante la caza.

El menor éxito reproductivo de 1990 ($1'4 \pm 0'88$ pollos/pareja) en relación al de 1989 ($1'8 \pm 0'17$ pollos/pareja), debido a un incremento en la tasa de mortalidad por hambre, nos mueve a pensar que los cernícalos primillas debieron alejarse más en 1990 para encontrar alimento. Largos desplazamientos de caza y ausencias prolongadas del nido indican que el alimento es insuficiente en las proximidades de la colonia (Gaston y

Nettelship 1981, Wittenberger y Hunt 1985)

El desplazamiento estacional de los cazaderos fue evidente durante los dos años de estudio. Antes de la crianza (hasta principios de junio) los cernícalos primillas cazaban preferentemente en la meseta de Los Alcores. Durante la crianza, los cernícalos visitaban casi exclusivamente las vegas situadas al sur de la colonia, en las que se cultivaban cereales y girasol. La variación podría estar relacionada con la diferente disponibilidad de presas en cada tipo de paisaje. Los cernícalos primillas se alimentaban en invierno y al principio de la primavera básicamente de coleópteros y hormigas aladas (Franco y Andrada 1977), que parecían abundar en los cultivos de los Alcores, mientras que las parcelas recién sembradas del sur ofrecerían pocas posibilidades. Esa diferencia podría favorecerse por el establecimiento en invierno de una inversión térmica. En la meseta había un microclima ligeramente más templado en relación a la vega y esta circunstancia podría adelantar la emergencia de insectos en la meseta. Conforme avanzaba la reproducción se incrementaba el consumo de ortópteros, que podrían ser más abundantes o más fáciles de capturar en los arroyuelos de las vegas -ahora cubiertos de vegetación- y en los cultivos de cereal, que en esa época se encontraban madurando al sur de la colonia.

La utilización del área general de influencia de la colonia no era homogénea y la mayor parte de las observaciones se concentraban en ciertos lugares visitados repetidamente. Considerando a los distintos individuos por separado también se desprende que las áreas de uso intensivo tienen una superficie muy reducida, y que estas áreas preferentes difieren de unos individuos a otros. Esta situación es particularmente evidente desde la época de las cebas de pareja, cuando disminuye el tamaño de los grupos de caza. El hecho de que las hembras tiendan a alejarse más del nido que los machos durante la caza ha sido observado en otras especies de rapaces (Kenward 1977, Marquiss y Newton 1981, Village 1990) y no se ha explicado satisfactoriamente, aunque podría estar relacionado con el dimorfismo sexual revertido y el diferente papel de los sexos durante la crianza. También parece ser una tendencia general el que los miembros de una misma pareja cacen en distintos lugares (ver Newton 1979). La explicación que se ha sugerido para este fenómeno es que reduce la

competencia entre los miembros de la pareja (Newton 1986).

RESUMEN

Durante 1989-1990 realizamos seguimientos de 13 cernícalos primillas adultos equipados con emisores de cola. Todos los individuos se reproducían en la colonia de Mairena del Alcor. En contraste con estimaciones previas, los cernícalos primillas solían cazar en lugares alejados de la colonia (hasta 14'5 Km). La colonia ocupaba un lugar aproximadamente central en el área de caza, que tenía una extensión de 212 Km² (método del mínimo polígono convexo). Los individuos tenían áreas de campeo entre 27 y 91 Km², y parecía haber una tendencia a que las hembras tuvieran áreas más extensas. Había un desplazamiento estacional en las zonas de caza: antes del nacimiento de los pollos los cernícalos primillas solían cazar al norte de la colonia, en la meseta de los Alcores; durante la crianza de los pollos, los adultos preferían cazar en las vegas situadas al sur de la colonia. Los individuos emparejados casi nunca coincidían en el mismo grupo de caza y utilizaban diferentes dormideros.

Parte VI

Conservación

Capítulo 14.- Contaminación de los huevos por organoclorados y metales pesados

INTRODUCCION

Los pesticidas organoclorados, tales como el DDT, sus derivados y los ciclodienos, causan efectos negativos en la reproducción de numerosas rapaces y otras aves (Stickel 1975, Blus 1982). Según Newton (1979), los organoclorados han tenido efectos más devastadores sobre las poblaciones de rapaces que ningún otro factor natural o que cualquier otro tipo de veneno. La alta incidencia de los pesticidas en las aves de presa se explicaría porque éstas suelen encontrarse en la cúspide de las cadenas tróficas y los pesticidas, por su estructura y elevada persistencia, se acumulan en los niveles superiores (Newton 1979). Los organoclorados pueden causar mortalidad directa o, en dosis subletales, un aumento de la proporción de huevos infértiles y un adelgazamiento de la cáscara que facilita su rotura (Cooke 1979, Peakall y cols 1973). También se ha citado que pueden afectar indirectamente a las aves de presa reduciendo la densidad de sus presas (Biber 1990).

Los metales pesados, tales como el mercurio, el plomo y el cadmio, aparecen frecuentemente entre los vertidos industriales y representan una amenaza añadida para las aves. El mercurio se ha relacionado con declives poblacionales (Jensen y cols. 1972, Helander 1977) de aves rapaces. El plomo también puede causar envenenamiento (saturnismo), y suele estar relacionado con la ingestión de perdigones (González e Hiraldo

1988).

El declive generalizado del cernícalo primilla se ha relacionado con la aplicación de pesticidas, tanto en España (Garzón 1977, González y Merino 1990) como en otros países de su área de cría e invernada (Cramp y Simmons 1980, Biber 1990). Se trata de una especie que habita terrenos cultivados en los que la aplicación de tratamientos agrícolas está muy extendida. Por otro parte, la base de su alimentación son los insectos, combatidos a su vez mediante la aplicación de insecticidas. No obstante, hasta la fecha no se ha publicado ninguna evidencia de que los cernícalos primillas sufran contaminación directa o una reducción del éxito reproductor producida por pesticidas. El objetivo de esta parte del trabajo es examinar la concentración de pesticidas organoclorados y metales pesados en el contenido de huevos de cernícalo primilla. Los resultados serán comparados con los obtenidos en otras aves y se discutirá si representan o no una seria amenaza para la especie.

MÉTODOS

Al finalizar las reproducciones de 1988 a 1990 colectamos huevos de cernícalo primilla en las colonias donde realizamos anillamientos de pollos. En todos los casos se trataba de huevos que no habían eclosionado, bien por infertilidad o bien por muerte de los embriones. Los huevos eran etiquetados individualmente y conservados a 4°C hasta su envío al laboratorio. A efectos comparativos incluiremos los análisis de huevos colectados en Extremadura por S. Bijlsma y cols. en 1987. En este caso se trataba de huevos frescos que podrían haber producido pollos.

El contenido de los huevos, tanto de los colectados en el área de estudio como de los colectados en Extremadura, se analizó en el Instituto de Química Orgánica Juan de la Cierva, CSIC, Madrid, por el Dr. L.M. Hernández. Los niveles de organoclorados y metales pesados se determinaron usando la metodología descrita en Baluja y cols. (1970) y Hernández y cols. (1986), que sucintamente comprende los siguientes pasos: homogeneización con arena de cuarzo calcinada y sulfato sódico anhidro, extracción en aparato Soxhlet con hexano:acetona, purificación por reparto entre hexano y acetonitrilo y

ulterior cromatografía de adsorción sobre florisil. En la identificación y determinación cuantitativa de los contaminantes organoclorados se utiliza como técnica principal la cromatografía de gases, con detección de captura electrónica, electrodo concéntrico y fuente de radiación de Ni-63. Los metales pesados se determinaron por espectrofotometría de absorción atómica. No se determinó el contenido en mercurio de las muestras procedentes de Extremadura.

RESULTADOS

Residuos organoclorados

El análisis químico de los contenidos de huevos de cernícalo primilla demuestra una contaminación generalizada con organoclorados (Tabla 17), aunque sólo tres de 21 huevos superan 1 ppm de organoclorados totales. Todos los huevos contenían niveles detectables de DDE y PCB, que son además los compuestos que aparecen en concentraciones más altas. El resto de los compuestos sólo se detectó en algunos de los huevos. Aunque parece haber menor concentración de organoclorados en las muestras procedentes de Extremadura, los niveles no difieren significativamente de los detectados en el área de estudio.

Metales pesados en el contenido de los huevos

Aparecen metales pesados en todas las muestras analizadas (Tabla 18). Tanto en las muestras del área de estudio como en las de Extremadura, el zinc muestra los valores más elevados y su concentración es significativamente mayor en las muestras de Extremadura. El cobre y el plomo también aparecen en concentraciones significativamente más altas en Extremadura. Sólo el cadmio muestra mayor concentración en nuestra zona de estudio.

DISCUSION

Aunque el contenido en organoclorados de los huevos analizados puede considerarse bajo en general (Reichel y cols. 1969, Ratcliffe 1970, Kochert 1972, Whitwell y cols. 1974, Newton 1979, Stendell y cols. 1988), una de las muestras analizadas contenía 19'7 ppm de

DDE. Ese nivel podría causar efectos subletales en el embrión o la muerte del mismo (Risebrough y cols 1970 y Wiemeyer y Porter 1970). De todos modos, el nivel medio de DDE en los huevos colectados en nuestra área de estudio es $2'09 \pm 5'14$ ppm y en Extremadura $0'035 \pm 0'15$ ppm. Estos valores son menores que los descritos en otras rapaces que se alimentan de aves o peces y también ligeramente inferiores a los registrados en el águila imperial ibérica (González e Hiraldo 1988), cuyos niveles se consideraron bajos y probablemente sin efectos sobre el éxito reproductor.

En concordancia con los bajos niveles detectados, las tasas de eclosión registradas en nuestro estudio (alrededor del 75%, ver Capítulo 8) son incluso superiores respecto a las registradas en un estudio realizado en Austria con anterioridad a la aplicación masiva de pesticidas (66%, Glutz y cols. 1971). Tampoco el tamaño de puesta parece haber disminuido (3'85 huevos en Austria versus 4'06 en la actualidad). Aunque Bijlsma et al. (1990) registraron una tasa de eclosión del 62% durante el estudio que realizaron en Extremadura en 1987, no hay evidencias que apoyen su conclusión de que los pesticidas sean responsables de la pérdida de huevos.

Por lo que respecta a los metales pesados, los niveles de mercurio y plomo son bajos en relación con los registrados en otras falconiformes (Kochert 1972, Helander y cols. 1982, Stendell y cols. 1988). Los niveles de cadmio, cobre y zinc no se consideran peligrosos (Underwood 1962).

En conclusión, considerando conjuntamente concentraciones de contaminantes y tasas de eclosión, el declive del primilla en el suroeste de España no parece relacionado con una contaminación directa que envenene a los adultos o a los huevos que producen, salvo en casos particulares. De todos modos, puesto que la mortalidad de los pollos en el nido es sumamente elevada (Capítulo 8), no podemos descartar que los contaminantes actúen reduciendo las poblaciones de presas, y, de este forma, sí afectarían indirectamente a los cernícalos primillas.

RESUMEN

Se ha analizado el contenido de organoclorados y metales pesados en huevos colectados en el área de estudio en 1989-1990 (n = 23), y en Extremadura en 1988 (n = 7). Aunque todos los huevos contenían niveles detectables de organoclorados, las concentraciones pueden considerarse bajas y probablemente sin efectos sobre la reproducción. Sólo tres de los 21 huevos analizados contenían más de 1 ppm de organoclorados y no había diferencias apreciables entre las muestras del área de estudio y las colectadas en Extremadura. Se detectan también metales pesados (Zn, Hg, Cd, Cu y Pb) en todas las muestras analizadas, y en concentraciones significativamente más altas en Extremadura. De todos modos, los niveles de metales pesados son bajos en relación a los detectados en otras falconiformes. Esta baja contaminación general está en concordancia con una tasa de eclosión relativamente elevada. No se puede descartar, no obstante, que los pesticidas afecten indirectamente a los cernícalos primillas reduciendo las poblaciones de sus presas potenciales.

LOCALIDAD		α HCH	δ HCH	HCB	Aldrin	Hept. Epox.	Dield.	DBF	DDE	TDE	DDT	PCB	Σ Oc
Area de estudio (14 huevos)	media	7 10 ⁻⁵	0.003	6 10 ⁻⁴	-	0'009	0'001	0'012	2'092	0'007	1 10 ⁻⁴	0'337	1'95
	rango	ND- 0'001	ND- 0'034	ND- 0'006	ND	0'001- 0'021	ND- 0'007	ND- 0'033	0'046- 19'77	ND- 0'061	ND- 0'001	0'019- 1'510	0'094- 19'799
	Nº de huevos*	1	8	3	0	14	4	10	14	7	2	14	14
Extremadura (7 huevos)	media	-	1 10 ⁻⁴	4 10 ⁻⁴	-	-	-	-	0'035	-	-	0'305	0'036
	rango	ND	ND- 0'001	ND- 0'002	ND	ND	ND	ND	0'001- 0'152	ND	ND	0'071- 0'809	0'001- 0'153
	Nº de huevos*	0	1	2	0	0	0	0	7	0	0	7	7
									T = 1'04				
										T = 0'174			
Comparación estadística (test t)									P = 0'154	P = 0'431			
									df = 19	df = 19			

Tabla 17. Residuos organoclorados (ppm en peso fresco) en el contenido de huevos de cernícalo primilla.

LOCALIDAD		Hg	Cd	Pb	Cu	Zn	Σ Metales
Area de estudio (23 huevos)	Media	0'31	0'51	1'50	1'06	10'29	13'59
	Rango	0'23-0'42	0'40-0'69	0'29-2'78	0'18-5'04	4'17-15'83	7'77-20'26
Extremadura (7 huevos)	Media	-	0'39	3'39	7'57	27'53	-
	Rango	-	0'07-0'87	1'32-6'25	3'85-12'50	10'22-69'13	-
Comparación (test t)		-	t = 1.81	t = -3'78	t = -9'07	t = -3'70	-
		-	P = 0'04	P = 0'0003	P = 3 10 ⁻¹⁰	P = 0'0004	-
		-	df = 28	df = 28	df = 28	df = 28	-

Tabla 18. Concentración de metales pesados (ppm en peso fresco) en el contenido de huevos de cernícalo primilla.

Capítulo 15.- Amenazas para la especie y medidas de conservación

INTRODUCCION

La principal conclusión del modelo demográfico elaborado para la población en estudio (Capítulo 12) es que no se encuentra en equilibrio y decrecerá año tras año, salvo que se modifiquen los parámetros demográficos básicos o se produzca inmigración de individuos procedentes de otras zonas. Otra importante conclusión es que las tendencias generales de toda la población española se ajustan a las predicciones del modelo, y esto supondría que la dinámica de nuestra población puede ser representativa del resto de las poblaciones ibéricas. Entre las causas del declive generalizado del primilla se han citado la pérdida de enclaves de nido, la pérdida de hábitat adecuado, los pesticidas, la competencia con otras especies por los lugares de nidificación y la persecución humana (Biber 1990, González y Merino 1990, Negro 1990, 1991). En nuestra zona de estudio, tal como se ha expuesto a lo largo de esta tesis, hemos detectado problemas de disponibilidad de nidos y una mortalidad inusualmente elevada de pollos por hambre. Adicionalmente, hemos observado comportamientos anormales -cleptoparasitismo, adopciones de jóvenes- que parecen estar también relacionados con esa escasez de alimento durante la crianza. Los pesticidas, por otra parte, no parecen tener en la actualidad un serio efecto directo sobre la tasa de eclosión, aunque tampoco podemos descartar efectos indirectos (disminución de las especies-presa, reducción de la esperanza de vida de los reproductores).

En este capítulo repasaremos brevemente los problemas de conservación que hasta ahora se han considerado que afectan a la especie. Utilizaremos los resultados de la tesis para valorar el efecto negativo que en la actualidad pueden estar teniendo sobre las poblaciones de la especie y para proponer medidas correctoras.

AMENAZAS

Problemas asociados a los edificios que albergan colonias

En el inventario nacional de cernícalos primillas de 1988 (González y Merino 1990) se puso de manifiesto que 49 (96%) de las colonias de más de 20 parejas estaban situadas en edificaciones y sólo dos (4%) en cortados rocosos. Otra importante conclusión del citado estudio es que al menos el 58% de los enclaves de nidificación se encuentran en edificios públicos antiguos sujetos a distintas normativas de protección del patrimonio histórico-artístico. Esta circunstancia debería facilitar la persistencia de las colonias, ya que los lugares reunirían simultáneamente interés patrimonial e interés natural. En el área de estudio, salvo una colonia asentada en una cantera abandonada, el resto se encuentran en edificios (ver "Área de Estudio"). La dependencia de los huecos artificiales proporcionados por el hombre es pues evidente.

A lo largo del estudio ha habido restauraciones de mayor o menor entidad en la mayoría de las colonias que visitábamos habitualmente (Viso, Morón, Arahal, Carmona, Lebrija, Manzanilla, Sevilla -Hospital de las Cinco Llagas-) y hay proyectos pendientes en otras (Castillo de Mairena, Iglesias de La Magdalena y de El Cristo en Arahal). Los efectos negativos de las restauraciones son de dos tipos: eliminación de cavidades que albergan nidos y molestias durante la época de cría. Los mechinales se eliminan fundamentalmente por pretendidas razones estéticas, puesto que no perjudican a los edificios. Otras veces se ciegan precisamente para evitar la nidificación de aves, que ensucian las paredes durante la nidificación. En cuanto a las molestias, se producen por el tránsito y la permanencia de operarios en las cercanías de los nidos. Si las obras coinciden con la reproducción los efectos pueden ser desastrosos. En Arahal se perdieron 7 de 15 puestas en una iglesia en coincidencia con la colocación de unas campanas en época de incubación (Negro 1991). Las redes de seguridad colocadas en el exterior de los edificios han provocado también la muerte de adultos (Tabla 19). En el caso del Hospital de las Cinco Llagas, por el efecto combinado de la eliminación de nidos y molestias continuadas, se ha pasado de 15 parejas reproductoras

en 1989 a 1 sola en 1991. Todo ello parece indicar que este problema sigue vigente en la actualidad. Su efecto sobre la productividad es notable, y puesto que la productividad tiene un impacto importante sobre la tasa de crecimiento de la población, se deduce que es uno de los más graves problemas que afronta el cernícalo primilla en nuestro país.

Transformaciones del hábitat

El cernícalo primilla ocupa hábitats humanizados desde hace largo tiempo y parece adaptado a sobrevivir en ambientes profundamente transformados. No obstante, la modificación reciente de las prácticas agrícolas o ganaderas podría influir negativamente en sus poblaciones. Cheylan (1990) observó que el declive del cernícalo primilla en La Crau (Francia) coincidió con una reducción del 50% de los rebaños de ovejas en la zona en los últimos 30 años. El consiguiente aumento de la densidad y la altura de la vegetación probablemente afectó al desarrollo de las poblaciones de ortópteros. En nuestra zona de estudio la transformación más evidente es la implantación reciente del cultivo de girasol, en detrimento del cereal. En 1989 la proporción cereal/girasol fue 0'91 en la colonia de Mairena, y 0'13 en 1990. Durante el segundo año los cernícalos se alejaron a mayores distancias de la colonia y el éxito reproductivo fue menor (Capítulo 8). Los datos recogidos hasta el momento por otros miembros del equipo de investigación sugieren que los cernícalos primillas rehuyen la búsqueda de presas en el girasol, que es seleccionado negativamente como hábitat de caza.

En términos generales, con la información disponible en la actualidad es difícil valorar la importancia que las transformaciones del hábitat puedan estar teniendo sobre la especie, y como están afectando a los parámetros demográficos más sensibles. En cualquier caso, hay que señalar también que no hay ninguna colonia en España dentro de un área protegida. Para preservar la especie en un enclave no basta con declarar protegido el edificio o el cortado y su entorno inmediato, como se pensaba hasta ahora. El área de influencia de una colonia es más amplia de lo que se suponía y puede extenderse sobre decenas de kilómetros cuadrados (Capítulo 13).

Competencia interespecífica

En el área de estudio, los edificios que albergan colonias de cernícalo primilla cobijan habitualmente palomas domésticas (*Columba livia*), estorninos negros (*Sturnus unicolor*) y lechuzas (*Tyto alba*), que también utilizan cavidades. Las palomas son más abundantes que los propios cernícalos en la mayoría de las colonias y utilizan los mismos nidos que ellos. Aparentemente, los cernícalos expulsan a las palomas y con frecuencia realizan sus puestas en cavidades que contienen huevos de paloma. Por el contrario, en una ocasión observamos que una pareja de lechuzas realizaba la puesta en un nido en el que una pareja de cernícalo había realizado previamente una puesta de 4 huevos. Las lechuzas predan además sobre adultos y pollos, aunque la frecuencia de ataques es muy baja (Capítulo 8 y Tabla 19).

En algunas colonias de Extremadura Bijlsma y cols. (1988) atribuyeron la pérdida de huevos a predación por grajillas. Esta especie es rara en la zona de estudio -tan sólo dos parejas censadas en la colonia de Mairena y otras dos en el castillo de Marchenilla)- aunque sí hemos observado agresiones frecuentes entre ellas y los cernícalos. Observamos también como una grajilla robaba en dos ocasiones la comida que un macho de cernícalo había aportado a su pareja. La competencia por los lugares de nidificación ha sido señalada por varios autores (Hallmann 1985, Bijlsma y cols. 1988, Luchessi 1990, González y Merino 1990), pero serían necesarias investigaciones más detalladas para examinar hasta qué punto afecta a los cernícalos.

Persecución humana

La caza provocó el 30% de los casos conocidos de mortalidad de adultos y ocupa el primer lugar como factor de mortalidad (Tabla 19). No obstante, los comentarios de los vecinos de las localidades afectadas indican que la incidencia de esta factor se ha reducido considerablemente en los últimos años, tanto en el área de estudio como en otros lugares (González y Merino 1990). Hemos tenido noticias de expolios de nidos en Morón de la Frontera (2 casos) y en El Rubio (Sevilla) (número indeterminado). De todos modos, no

Tabla 19. Causas de mortalidad de cernícalos primillas adultos.

	Presente estudio	González y Merino (1990)	Total individuos	%
Tendidos eléctricos	1	2	3	10
Atropellos automóbiles	1	4	5	17
Atropellos cosechadoras		6	6	20
Caza	9		9	30
Atrapados en redes	5		5	17
Atrapado en nave ¹	1		1	3
Predación por lechuza	1		1	3
TOTAL	18	12	30	100%

¹Este individuo aparentemente entró en la nave por una pequeña oquedad y después no fue capaz de salir.

parecía ser una actividad organizada y afectaba a nidos de fácil acceso.

Aunque la caza se haya reducido en los últimos años, afecta a los dos parámetros, supervivencia adulta y preadulta, con mayor impacto sobre la tasa de crecimiento geométrico de la población. Este hecho nos mueve a considerar la persecución directa como una de las amenazas más graves sobre la supervivencia de la especie.

MEDIDAS DE CONSERVACION

Un aspecto que suele considerarse prioritario en los planes de conservación de especies en peligro es el favorecimiento de la ampliación de sus áreas de distribución para evitar que haya pequeñas poblaciones aisladas. Estas poblaciones reducidas, aparte de estar sometidas a un alto riesgo de desaparición en caso de catástrofes, serían inviables desde el punto de vista genético. En este apartado trataremos tanto las medidas necesarias para conservar la población existente de cernícalo primilla, como las que puedan favorecer la recolonización de su antigua área de distribución.

Mantenimiento de la población

Para mantener estable la población actual debe tratarse de actuar prioritariamente sobre los parámetros demográficos que más influyen en el descenso poblacional (mortalidad adulta, mortalidad preadulta y productividad). Es necesario tener en cuenta que una actuación combinada sobre los diferentes parámetros produciría seguramente mejores resultados que actuando sobre uno en particular. Este enfoque es también más factible.

La persecución humana directa es la principal causa de muerte de cernícalos primillas adultos, a pesar de que la especie está protegida legalmente en España desde el año 1973¹. A pesar de que el impacto de la productividad sobre la tasa de crecimiento de la

¹ El cernícalo primilla está incluido en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (Ley 4/1989 y Real Decreto 439/1990). En cuanto a normativa internacional, figura en el Anexo I de la Directiva de Aves de la Comunidad Europea (79/409/CEE). Se incluye también en el Anexo II de la Convención de Berna (especies estrictamente protegidas cuyos hábitats requieren medidas especiales de protección) y en el Anexo II de la Convención de Bonn (especies amenazadas que se beneficiarían de la cooperación internacional). Figura

población sea menor que el de la mortalidad de adultos y preadultos, en el cernícalo primilla es relativamente importante en comparación con otras rapaces de larga vida, como las grandes águilas y los buitres (Mertz 1971, Ferrer 1990) y no debe descuidarse la actuación sobre los problemas que afectan a este parámetro. Puesto que la influencia de las transformaciones del hábitat (incluyendo el efecto de los pesticidas a través del alimento) sobre la productividad del cernícalo primilla no están claras, en nuestro estado actual de conocimientos parece más rentable centrarse en la eliminación de molestias humanas.

Control de las restauraciones en los edificios que albergan colonias

Para evitar que las restauraciones tengan efectos negativos sobre las colonias de cernícalo primilla deberán desarrollarse normativas que prohíban la eliminación de cavidades y regulen los periodos en los que las obras se pueden llevar a cabo. Puesto que la reproducción tiene lugar desde la segunda mitad de febrero (primeras cópulas) hasta principios de agosto (vuelos de jóvenes), durante ese periodo deben evitarse obras en los inmuebles. La aplicación eficaz de estos reglamentos requerirá además la elaboración de un inventario de colonias y una continuada labor de inspección. Adicionalmente, sería aconsejable la instalación durante las obras de nidales alternativos colocados en lugares difícilmente accesibles para predadores. En edificios susceptibles de albergar colonias (por que se encuentren en localidades donde ya hay colonias) o en edificios que las hayan tenido anteriormente, podrían mantenerse las cavidades y abrir otras nuevas en previsión de una recolonización o una expansión de las poblaciones.

Los casos anteriores se refieren sobre todo a colonias establecidas en edificios con interés patrimonial. No obstante, los primillas nidifican con cierta frecuencia en edificaciones aisladas en el campo (casas de labranza, establos) que, o bien han sido abandonadas, o se deshabitarán pronto. El destino de estas edificaciones menores es la ruina, y cuando se derrumban dejan de ofrecer lugares de nidificación a los cernícalos. Estas

colonias deben ser también inventariadas y, en los casos que lo precisan, habrán de ser apuntaladas. Puesto que los nidos se encuentran en estos edificios a escasa altura del suelo, suelen ser fácilmente expoliados o predados. Las cavidades más bajas deberán cegarse y alternativamente se colocaran nidales en tejados o en la parte más alta de los muros. González y Merino (1990) describen varios tipos de cajas nido ideadas expresamente para los primillas que han sido ensayadas con éxito; otros nidos artificiales se describen en Bernal (1991) y Negro (1991).

Restablecimiento de poblaciones desaparecidas y ampliación del área de distribución de la especie

En diferentes localidades de Andalucía han desaparecido colonias de cría de cernícalo primilla, a pesar de que los hábitats circundantes no hayan sufrido transformaciones notables. En algunos casos la extinción se produjo probablemente por la eliminación de cavidades durante la restauración de los edificios que albergaban las colonias. Si existe disposición para ello, la recolonización de estas colonias sería fácil y probablemente poco costosa.

Como ya hemos visto (Capítulo 8), la mortalidad de pollos de cernícalo primilla por hambre es elevada. En situaciones de escasez, la competencia por las cebas aportadas por los progenitores conduce a que numerosos pollos caigan o salten de los nidos. Durante la realización de esta tesis hemos recogido decenas de pollos hambrientos al pie de los nidos. Después de un periodo de alimentación en centros de recuperación de la Agencia de Medio Ambiente (Junta de Andalucía), han estado en condiciones de ser reintroducidos en la naturaleza. Hasta la fecha, estos jóvenes recuperados se han liberado en las colonias originales o en la misma zona general. Una alternativa sería utilizar estos pollos para recolonizar colonias de cría desaparecidas. El método más extendido para establecer una nueva población de aves de presa es el "Hacking"² (Cade 1980).

² Este procedimiento consiste en colocar pollos en la fase final de desarrollo en un nido artificial donde se le suministra alimento incluso después de sus primeros vuelos. De este modo se pretende fijar al individuo al lugar de suelta, con el fin de que se establezca allí, o retorne si es migrador.

Campañas de divulgación

En las colonias urbanas, los nidos se encuentran generalmente al alcance de las carabinas de aire comprimido y los adultos son fácilmente abatidos cuando entran o salen de los nidos. En los lugares donde se produzca la persecución de adultos deberán establecerse programas de sensibilización de la opinión pública. Al mismo tiempo, deberían tomarse medidas de vigilancia en colaboración con ayuntamientos, Guardia Civil y organismos con competencias en medio ambiente. En algunos casos se podrían vallar los accesos a las cercanías de los nidos (medida que resultaría especialmente útil en el Castillo de Mairena).

Investigación

El registro de los parámetros demográficos de la especie continuará en la zona de estudio. Se precisan estudios detallados que determinen si es necesario establecer planes de control de otras especies posibles competidoras (grajillas, palomas, lechuzas) y qué tipo de actuaciones en el hábitat pueden favorecer a las poblaciones de cernícalos primillas. También sería recomendable la promoción de estudios básicos en las zonas de invernada (Biber 1990).

BIBLIOGRAFIA

- AGUILERA, E. 1989. Sperm competition and copulation intervals of the white spoonbill (*Platalea leucorodia*, Aves, Threskiornithidae). *Ethology* 82: 230-237.
- AGUILERA, E. y ALVAREZ, F. 1989. Copulations and mate guarding of the spoonbill (*Platalea leucorodia*). *Behaviour* 110: 1-22.
- ANDRADA, J. y FRANCO, A. 1975. Sobre el área de invernada de *Falco naumanni* en España. *Ardeola* 21: 321-324.
- ARAUJO, A. 1990. Datos sobre la evolución de las poblaciones de cernícalo primilla *Falco naumanni* en Portugal, con especial referencia al periodo 1975-1990. En: El cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en la Península Ibérica. Editado por J.L. González y M. Merino. ICONA. Serie Técnica. Madrid.
- ARNOLD, T.W. 1989. Sex ratios of fledging Golden Eagles and Jackrabbit densities. *Auk* 106: 521-522.
- ARNOLD, T.D. 1991. Geographic variation in sex ratios of wintering American Kestrels *Falco sparverius*. *Ornis Scand.* 22: 20-26
- ASKENMO, C.E.H. 1984: Polygyny and nest site selection in the Pied Flycatcher. *Anim. Behav.* 32: 972-980.
- AVERY, M.I., KREBS, J.R. y HOUSTON, A.I. 1988. Economics of courtship-feeding in the European bee-eater (*Merops apiaster*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 61-67.
- BAKER, R.R. 1978. *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder & Stoughton, London.
- BALGOOYEN, T.G. 1976: Behavior and ecology of the American Kestrel (*Falco sparverius* L.) in the Sierra Nevada of California. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 103: 1-83.

- BALL, G. 1982. Barn Swallow fledgling successfully elicits feeding at a non-parental nest. *Willson Bull.* 94: 362-363.
- BALUJA, G., FRANCO, J., MURADO, M. y PEREIRO, E. 1970. Contaminación del medio por plaguicidas organoclorados IV. Bifenilos policlorados y su interferencia en la detección de insecticidas clorados por cromatografía gas-líquido. *Anales Soc. Española de Física y Química* 66: 157-66.
- BEECHER, M.D., BEECHER, I.M. y LUMPKIN, S. 1981. Parent- offspring recognition in Bank Swallows (Riparia riparia): I. Natural History. *Anim. Behav.* 29: 86-94.
- BERGER, D.D. y MUELLER, H.C. 1959. The Bal-chatri: a trap for the birds of prey. *Bird Banding* 30: 18-26.
- BERNAL, A. 1991. Cernícalos en el alero. *Quercus* 59: 22-23.
- BERNHAEUER, W. 1961. *J. Orn.* 102: 211-30.
- BERNIS, F. 1980. La migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar Vol I. Cátedra de Zoología de Vertebrados. Universidad Complutense de Madrid.
- BERTRAN, J. y ROMERO, P. *in press*. Observacions i descripció de les cópules en l'áliga perdiguera H. fasciatus. III Colloqui des Naturalistes Vallesans.
- BIBER, J.P. 1990. Action Plan for the conservation of Western Lesser Kestrel *Falco naumanni* populations. ICBP Study Report No. 41, Cambridge.
- BIJLEVELD, M. 1974. *Birds of Prey in Europe*. MacMillan Press Ltd, London.
- BIJLSMA S, HAGEMEIJER E.J.M., VERKLEY G.J.M. y ZOLLINGER R. 1988. Ecological aspects of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Extremadura (Spain). Rapport 285 Katholieke Universiteit Nijmegen, Nijmegen.

- BIRD, D.M. y BUCKLAND, R.B. 1976. The onset and duration of fertility of the American kestrel. *Can. J. Zool.* 54: 1595-1597.
- BIRKHEAD, T.R. , JOHNSON, S.D. y NETTLESHIP, D.N. 1985. Extra-pair matings and mate guarding in the common murre Uria aalge. *Anim Behav.* 33: 608-619.
- BIRKHEAD, T.R., ATKIN, L. y MOLLER, A.P. 1987. Copulation behaviour in birds. *Behaviour* 101: 101-138.
- BIRKHEAD, T.R. y LESSELLS, C.M. 1988. Copulation behaviour of the ospreys Pandion haliaetus. *Anim. Behav.* 36: 1672-1682.
- BLONDEL, J. 1964. Notes sur la biologie et le régime alimentaire du Faucon crécerellette *Falco naumanni*. *Nos Oiseaux* 28: 295-296.
- BLUS, L.J. 1982. Further interpretation of the relation of organochlorine residues in Brown Pelican eggs to reproductive success. *Environ. Pollut.* 28: 15-33.
- BORTOLOTTI, G.R. 1989. Sex ratios of fledging Golden Eagles. *Auk* 106: 520-521.
- BRAWN, J.D. Y BALDA, R.P. 1988. Population biology of cavity nesters in northern Arizona: do nest-sites limit breeding territories? *The Condor* 90: 61-71.
- BROCKMANN, H.J. y BARNARD, C.J. (1979). Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour* 27: 487-514.
- BROCKWAY, B.F. 1966. Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalization in budgerigars (Melopssitacus undulatus). *Anim. Behav.* 13: 575-578.
- BROWN, L.H. 1976. *Birds of prey, their biology and ecology*. Hamlyn Pub. Co., London.

- BROWN, L.H. y AMADON, D. 1968. Eagles, Hawks and Falcons of the World. Country Life Books, London.
- BROWN, R.G.B. 1967. Courtship behaviour in the lesser black-backed gull, *Larus fuscus*. Behaviour 29: 122-153.
- BURT, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mammal. 24: 346-352.
- BUSTAMANTE, J. 1990. Condicionantes ecológicos del período de emancipación en Falconiformes. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- BUSTAMANTE, J. e HIRALDO, F. 1990. Natural adoptions of fledgings of Black and Red Kites. Anim. Behav. 39: 804-806.
- CADE, T.J. 1960. Ecology of the Peregrine and Gyrfalcon populations in Alaska. Univ. Calif. Pub. Zool. 63: 151-290.
- CADE, T.J. 1982. The falcons of the world. Cornell University Press, Ithaca.
- CALDER, W.A. 1968. Breeding behavior of the roadrunner *Geococcyx californianus*. Auk 84: 597-598.
- CARLSON, A. 1989. Courtship feeding and clutch size in red-backed shrikes (*Lanius collurio*). Am. Nat. 133: 454-457.
- CAVÉ A.J. 1968. The breeding of the kestrel, *Falco tinnunculus*, in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. Netherlands Journal of Zoology 18: 313-407.
- CHENG, K.M. y BURNS, J.T. 1988. Dominance relationship and mate behavior of domestic cocks-a model to study mate-guarding and sperm competition in birds. Condor 90: 697-704.

- CHENG, K.M., BURNS, S.T. y MCKINNEY, F. 1983. Forced copulations in captive mallards. III. Sperm competition. *Auk* 110: 302-310.
- CHEYLAN, G. 1990. Historique de la régression du Faucon Crécerellette en France. Documento inédito. 6 pp.
- CODY, M.L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. En: *Habitat selection in birds*. Editado por M.L. Cody. Academic Press, Orlando, Florida.
- COLLIAS, N.E. y COLLIAS, E.C. 1984. *Nest building and bird behaviour*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- COOKE, A.S. 1979. Changes in eggshell characteristics of the Sparrowhawk (Accipiter nisus) and Peregrine Falcon (Falco peregrinus) associated with exposure to environmental pollutants during recent decades. *J. Zool. London* 187: 245-63.
- COULSON, J.C. 1966. The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull, Rissa tridactyla. *Journal of animal Ecology* 35: 269-279.
- CRAIGHEAD, J.J. y CRAIGHEAD, F.C. 1956. *Hawks, owls and wildlife*. Stackpole Co., Pennsylvania.
- CRAMP, S. y SIMMONS, K.E.L. 1980. *The Birds of the Western Palearctic, Vol II*. - Oxford University Press, Oxford.
- DE JUANA, E. y GÓMEZ, M. 1987. Conteos invernales de aves de presa (Falconiformes) en la Península Ibérica. *Ricerche di Biologia de la Selvaggina* 12: 67-85.
- DEEVEY, E.S. 1947. Life tables for animal populations of animals. *Q. Rev. Biol.* 22: 283-314.
- DIAMOND, A.W. 1978. feeding strategies and population size in tropical seabirds. *Am. Nat.* 112: 215-223.

- DIJKSTRA, C., VUURSTEEN, L., DAAN, S. y MASMAN, D. 1982. Clutch size and laying date in the Kestrel *Falco tinnunculus*: effects of supplementary food. *Ibis* 124: 210-213.
- DIJKSTRA, C, DAAN, S. y BUKER, J.B. 1990. Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods. *Functional Ecology* 4: 143-147.
- DIXON, K.R. y CHAPMAN, J.A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61: 1040-1044.
- DONÁZAR J.A. y CEBALLOS, O. 1990. Acquisition of food by fledgling Egyptian Vultures Neophron percnopterus by nest- switching and acceptance by foster adults. *Ibis* 132: 603-617.
- DRENT, R.H. y DAAN, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- EDWARDS, T.C., COLLOPY, M.C., STEENHOFF, K., y KOCHERT, M.N. 1988. Sex ratios of fledging golden eagles. *Auk* 105: 793-796.
- ELLIS, D.H. y POWERS, L. 1982. Mating behaviour in the golden eagle in non fertilization context. *J. Raptor Res.* 16: 134-136.
- ERICKSON, C.J. y ZENONE, P.G. 1976. Courtship differences in male ring doves: Avoidance of cuckoldry?. *Science* 192: 1353-1354.
- FANSHAWE, J.H. 1989. Migrant Lesser Kestrels Falco naumanni associating with plains game in Serengeti National Park, Tanzania. *Scopus* 13: 115-116
- FERRER, M. 1990. Dispersión juvenil en la población de águilas imperiales del Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- FERRER M. y CALDERÓN, J. 1990. The Spanish Imperial Eagle Aquila adalberti C.L. Brehm 1861 in Doñana National Park (South West Spain): a study of population dynamics. *Biological Conservation* 51: 151-161.

- FISCHER, D.L. (1985). Piracy behavior of wintering bald eagles. *Condor* 87: 246-251.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- FITCH, M.A. y SHUGART, G.W. 1984. Requirements for a mixed reproductive strategy in avian species. *Am. Nat.* 124: 116-126.
- FONT, I. 1983. Climatología de España y Portugal. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- FRANCO, A. 1980. Biología de caza en el *Falco naumanni*. *Doñana Acta Vertebrata* 7(2): 213-227.
- FRANCO, A. y ANDRADA, J. 1977. Alimentación y selección de presa en el *Falco naumanni*. *Ardeola* 23: 137-187.
- FRANKEL, O.H. y SOULÉ, M.E. 1981. Conservation and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRY, C.H. 1972. The social organization of bee-eaters (Meropidae) and cooperative breeding in hot-climate birds. *Ibis* 119: 183-190.
- FYFE, R.W., TEMPLE, S.A. y CADE, T.J. 1976. The 1975 North American Peregrine Falcon survey. *Canad. Field-Nat.* 90: 228-73.
- GARZÓN, J. 1977. Birds of prey in Spain, the present situation. World Conference on Birds of Prey. Report of Proceedings, Vienna.
- GASTON, A.J. y NETTLESHIP, D.N. 1981. The Thick-billed Murres of Prince Leopold Island -a study of the breeding biology of a colonial, high arctic seabird. *Can. Wildl. Serv. Monogr.* 6: 1-350.
- GAUTHREAUX, S.A., Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. En: *Avian Biology*. Editado por D.S. Farner y J.R. King. Academic Press, New York.

- GLADSTONE, D.E. 1979. Promiscuity in monogamous colonial birds. *Am. Nat.* 114, 545-557.
- GLUTZ U.N., BAUER, K.M. y BEZZEL, E. 1971. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Vol. 4. Akademische Verlagsges, Frankfurt am Main.
- GONZÁLEZ, J.L. y MERINO, M. (Eds.). 1990. El cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en la Península Ibérica. ICONA. Serie Técnica. Madrid.
- GONZÁLEZ, J.L., P. GARZÓN y MERINO, M. 1990. Censo de la población española de cernícalo primilla. *Quercus* 49: 6-12.
- GONZÁLEZ, L.M. e HIRALDO, F. 1988. Organochlorine and heavy metal contamination in the eggs of the Spanish Imperial Eagle (*Aquila (heliaca) adalberti*) and accompanying changes in eggshell morphology and chemistry. *Environ. Pollut.* 51: 241-258.
- GOODMAN, L.A. 1971. On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates. *Theoret. Popul. Biol.* 2: 339-354.
- GRAHAM, D.S. 1988. House Finch nest-site selection at Guelph, Ontario. *The Condor* 90: 58-60.
- GREENWOOD, P.J. y HARVEY, P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 1-21.
- GRIER, J.W. 1980. Modelling approaches to bald eagle populations dynamics. *Wild. Soc. Bull.* 8: 316-322.
- HALLMANN, B. 1985. Status and conservation problems of birds of prey in Greece. En: *Conservation studies of raptors*. Editado por I. Newton y R.D. Chancellor. ICBP Techn. Publ. 5.

- HAMERSTROM, F., HAMERSTROM F.N. y HART, J. 1973. Nest-boxes: an effective management tool for kestrels. *Journal of Wildlife Management*, 37: 400-403.
- HANSEN, A.J. 1986. Fighting behavior in Bald Eagles: a test of game theory. *Ecology* 67 (3): 787-797.
- HARVEY, P.H., GREENWOOD, P.J. y PERRINS, C.M. 1979. Breeding area fidelity of Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 48: 305-313.
- HATCHWELL, B.J. y BIRKHEAD, T.R. 1991. Population dynamics of Common Guillemots *Uria aalge* on Skomer Island, Wales. *Ornis Scand.* 22: 55-59.
- HEBERT, P.N. 1988. Adoption behaviour by gulls: a new hypothesis. *Ibis* 130: 216-220.
- HEIM DE BALSAC, H. y MAYAUD, N. 1962. *Les Oiseaux du Nord-Ouest de L'Afrique*. Lechevalier, Paris, France.
- HEINTZELMANN, D.S. y NAGY, A.C. 1968. Clutch sizes, hatchability rates and sex ratios of Sparrow Hawks in eastern Pennsylvania. *Wilson Bulletin* 80: 306-311.
- HELANDER, B. 1977. The White-tailed Eagle in Sweden. En: *Bird of prey management techniques*. Editado por T.A. Geer. British Falconer's Club, Oxford.
- HELANDER, B., OLSSON, M. y REUTERGARDH, L. 1982. Residue levels of organochlorine and mercury compounds in unhatched eggs and the relationships to breeding success in White-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*) in Sweden. *Holarctic Ecol.* 5: 349-66.
- HEREDIA, R. y DONÁZAR, J.A. (1990). High frequency of polyandrous trios in an endangered population of Lammergeiers *Gypaetus barbatus* in Northern Spain. *Biological Conservation* 53: 163-171.
- HERNÁNDEZ, L.M., RICO, M.C., GONZÁLEZ, M.J., HERNÁN, M.A. y BALUJA, G. 1986. Presence and time trends of organochlorine pollutants and heavy metals in eggs of predatory birds of Spain. *J. Field Ornith.* 57: 270-82.

- HOCKEY, P.A.R., RYAN, P.G., y BOSMAN, A.L. (1989). Age-related intraspecific kleptoparasitism and foraging success of Kelp Gulls *Larus dominicanus*. *Ardea* 77 (2): 205-210.
- HOLLEY, A. J. F. 1981. Naturally arising adoption in the Herring Gull. *Anim. Behav.* 29: 302-303.
- HOPKINS, C. D. y WILEY, R. H. (1972). Food parasitism and competition in two terns. *Auk* 89: 583-594.
- HORVATH, L. 1955. Red-footed falcons in Ohat-woods, near Hortobágy. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 1: 245-88.
- HOVETTE, C: 1971. Notes sur la reproduction du Faucon crécerellette *Falco naumanni* en Provence. *Nos Oiseaux* 31: 82-90.
- HOWARD, W.E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Am. Midl. Nat.* 63: 152-61.
- HUNT, G.L., Jr., y HUNT, M.W. 1977. Female-female pairing in western gull (*Larus occidentalis*) in southern California. *Science* 196: 1466-1467.
- HURLY, T.A. and ROBERTSON, R.J. 1985: Do female Red-winged Blackbirds limit harem size? I. A removal experiment. *Auk* 102: 205-209.
- I.C.O.N.A. 1986. Lista Roja de los Vertebrados Españoles. M.A.P.A., Madrid.
- IRBY, H.L. 1895. The ornithology of the Straits of Gibraltar. London.
- JENSEN, S., JOHNELS, A.G., OLSSON, M. y WETERMARK, T. 1972. The avifauna of Sweden as indicators of environmental contamination with mercury and chlorinated hydrocarbons. *Proc. Int. Orn. Congr.* 15: 455-465.

- JONHSON, M.L. y GAINES, M.S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 449-480.
- JORDE, D.G. y LINGLE, G.R. (1988). Kleptoparasitism by Bald Eagles wintering in Southcentral Nebraska. *J. Field Ornithology* 59 (2): 183-188.
- KENWARD, R.E. 1977. Predation on released Pheasants (*Phasianus colchicus*) by Goshawks in central Sweden. *Viltrevy* 10: 79-112.
- KENWARD, R.E. 1978. Radio-transmitter tail-mounted in hawks. *Ornis Scand.* 9: 220-223.
- KILHAM, L. 1981. Courtship feeding and copulation of Royal Terns. *Wilson Bull.* 93: 390-391.
- KLUIJVER, H.N. 1950. Daily routines of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 38: 99-135.
- KNIGHT, R.L. y KNIGHT, S. (1988). Agonistic asymmetries and the foraging ecology of Bald Eagles. *Ecology* 69 (4): 1188-1194.
- KOCHERT, M.N. 1972. Population status and chemical contamination in Golden Eagles in Southwestern Idaho. MSc. Thesis, University of Idaho.
- KREBS, J.R. 1970. The efficiency of courtship feeding in the blue tit *Parus caeruleus*. *Ibis* 112: 108-110.
- KREBS, J.R. y DAVIES, N.B. 1987. *An introduction to Behavioural Ecology*. 2nd Ed. Blackwell, Oxford.
- LACK, D. 1940. Courtship feeding in birds. *Auk* 57: 169-178.
- LACK, D. 1966. *Population studies of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- LACK, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.

- LANDE, R. 1988. Demographic models of the Northern Spotted Owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* (Berlin) 75: 601-607.
- LAPRADE, H.R. y GRAVES, H.B. 1982: Polygyny and female-female aggression in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Am. Nat.* 120: 135-138.
- LESLIE, P.H. 1966. The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of guillemots (*Uria aalge* Pont.). *J. Anim. Ecol.* 25: 291-301.
- LETT, D.W. y BIRD, D.M. 1987. Post-fledging behavior of American Kestrels in Southwestern Quebec. *Wilson Bull.* 99: 77- 82.
- LIFJELD, J.T. y SLAGSVOLD, T. 1986. The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 34: 1441-1453.
- LOTKA, A.J. 1956. *Elements of mathematical biology*, 2nd Edn. Dover, New York.
- LUCHESSI, J.L. 1990. Reproduction du faucon crécerellette *Falco naumanni* en Crau, Bouches-du-Rhone. Informe inédito. 3pp.
- LUMPKIN, S. 1983. Female manipulation of male avoidance of cuckoldry behaviour in the ring dove. En: *Social behavior of female vertebrates*. Editado por S.K. Wasser. Academic Press, London.
- LUNDBERG, A. 1980. Vocalizations and courtship feeding of the Ural Owl *Strix uralensis*. *Ornis Scand.* 11: 65-70.
- MACKWORTH-PREAD, C.W: y GRANT, C.H.B. 1962. *African handbook of birds. The birds of southern Africa, Series II, Vol 1*. Longman, London.
- MARQUISS, M. Y NEWTON, I. 1981. A radio-tracking study of the ranging behaviour and dispersion of European Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Journal of Animal Ecology* 51: 111-133.

- MARTIN, S.G. 1974: Adaptations for polygynous breeding in the Bobolink, *Dolichonyx oryzivorus*. Amer. Zool. 14: 109-119.
- MARTIN T.E. y ROPER J.J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. Condor 90: 51-57.
- MCKINNEY, F., CHENG, K.M. y BRUGGERS, D.J. 1984. Sperm competition in apparently monogamous birds. En: Sperm competition and evolution of animal mating systems. Editado. por R.L. Smith. Academic Press, New York.
- McNAB, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. Am. Nat. 97: 133-40.
- MEARNS, R. 1982. Winter occupation of breeding territories and winter diet of peregrines in south Scotland. Ornis Scand. 13:79-83.
- MERTZ, D.B. 1971. The mathematical demography of the California condor population. Am. Nat. 105: 437-453.
- MOHR, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North America small mammals. Am. Midland Nat. 37: 223-249.
- MOLLER, A.P. 1985. Mixed reproductive strategy and mate-guarding in a semicolonial passerine, the swallow Hirundo rustica. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 401-408.
- MOLLER, A.P. 1987. Copulation behaviour in the goshawk, Accipiter gentilis. Anim. Behav. 35: 755-763.
- MOLLER, A.P. 1988. Paternity and paternal care in the swallow Hirundo rustica. Anim Behav. 36: 996-1005.
- MOLLER, A.P. *en prensa*. Frequency of female copulation with multiple males and sexual selection. Am. Nat.

- MOREAU, R.E. 1972. The Palearctic-African Bird Migration System. Academic Press, New York.
- MORENO, J., GUSTAFSSON, L., CARLSON, A. y PÄRT, T. 1991. The cost of incubation in relation to clutch-size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 133: 186-193.
- MORRIS, R.D. 1986. Seasonal differences in courtship feeding rates of male common terns. - *Can. J. Zool.* 64: 501-507.
- MORTON, E.S. , FORMAN, L. y BRAUN, M. 1990. Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins. *Auk* 107, 275-283.
- MURTON, R.K. y WESTWOOD, N.J. 1977. Avian breeding cycles. Oxford: Clarendon Press.
- NEGRO, J.J. 1990. Aves en la lista roja, el cernícalo primilla. *La Garcilla* 78: 13-14.
- NEGRO, J.J. 1991. Iniciativas para la conservación del cernícalo primilla en Andalucía. *Quercus* 59: 18-21.
- NEGRO, J.J., de la RIVA, M. e HIRALDO, F. 1990. Daytime activity of Little Owls (*Athene noctua*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.* 24 (3): 72-74.
- NEGRO, J.J., de la RIVA, M. y BUSTAMANTE, J. 1991. Patterns of winter distribution and abundance of lesser kestrels (*Falco naumanni*) in Spain. *J. Raptor Res.* 25 (2): 30-35.
- NELSON, J.B. 1978. The Sulidae: Gannets and Boobies. Oxford Univ. Press, Oxford
- NEWTON, I. 1979. Population Ecology of Raptors. T.& A. D. Poyser, Berkhamsted.
- NEWTON, I. 1986. The Sparrowhawk. T. & A.D. Poyser, Carlton.
- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1976. Occupancy and success of Sparrowhawk nesting territories. *J. Raptor Res.* 10: 65-71.

- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1979. Sex ratio among nestlings of the European Sparrowhawk. *Am. Nat.* 113: 309-315.
- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1982. Fidelity to breeding area and mate in Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Journal of Animal Ecology* 51: 327-341.
- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1983. Dispersal of Sparrowhawks between birthplace and breeding place. *Journal of Animal Ecology* 52: 463-477.
- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1984. Seasonal trend in the breeding performance of Sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* 53: 809-829.
- NICHOLS, J.D., HENSLER, G.L. y SYKES, P.W., Jr. 1980. Demography of the Everglade kite: implications for population management. *Ecol. Modelling* 9: 215-232.
- NIEBUHR, V. 1981. An investigation of courtship feeding in Herring Gulls *Larus argentatus*. *Ibis* 123: 218-223.
- NISBET, I.C.T. 1973. Courtship feeding, egg size and breeding success in common terns. *Nature (London)* 241: 141-142.
- NUECHTERLEIN, G.L. y STORER, R.W. 1989. Mate feeding by Western and Clark's Grebes. *Condor* 91: 37-42.
- O'CONNOR, R. 1982. Habitat occupancy and regulation of clutch size in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Bird Study* 29: 2-16.
- OLLANSON, J.C. y DUNNET, G.M. 1978. Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney. *Journal of Animal Ecology* 47: 961-976.
- ORIAN, G.H. 1969. On the evolution of mating system in birds and mammals. *Am. Nat.* 103: 589-603.

- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- PEAKALL, D.B., LINCER, J.L., RISEBROUGH, R.W., PRITCHARD, S.B. y KINTER, W.B. 1973. DDE induced eggshell thinning: structural and physiological effects in three species, *Gen. Comp. Pharmacol.* 4: 305-13.
- PEREIRA, P. 1984. Contribución al conocimiento de la biología de la reproducción del cernícalo primilla (Falco naumanni) en la Mancha Húmeda (Ciudad Real). Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.
- PEREZ CHISCANO, J.L. 1969. Estudio de una comunidad de aves de presa. *Ardeola* 13: 185-186.
- PERRINS, C.M. 1979. *British Tits*. Collins, Oxford.
- PICOZZI, N. 1980. Food, growth, survival and sex ratio of nestling Hen Harriers Circus c. cyaneus in Orkney. *Orn. Scand.* 11: 1-11.
- PIEROTTI, R. 1980. Spite and altruism in gulls. *Am. Nat.* 115: 290-300.
- PIEROTTI, R. 1982. Spite, altruism, and semantics: a reply to Waltz. *Am. Nat.* 119: 116-120.
- PIEROTTI, R. 1988. Intergenerational conflict in species of birds with precocial offspring. *Proc. Int. Orn. Congr. XIX*: 1265-1274.
- PIEROTTI, R. y MURPHY, E.C. 1987. Intergenerational conflict in gulls. *Anim. Behav.* 35: 435-444.
- PLATT, J.B. 1976. Gyrfalcon nest site selection and winter activity in the western Canadian Arctic. *Can. Field-Nat.* 90: 338-345.

- POMAROL, M. 1990. Cría en cautividad y reproducción del cernícalo primilla *Falco naumanni*. En: El cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en la Península Ibérica. Editado por J.L. González y M. Merino. ICONA. Serie Técnica. Madrid.
- POOLE, A. 1982. Breeding Ospreys feed fledglings that are not their own. *Auk* 99: 781-784.
- POOLE, A. 1985. Courtship feeding and osprey reproduction. *Auk* 102: 479-492.
- RATCLIFFE, D.A. 1970. Changes attributed to pesticides in egg breakage frequency and eggshell thickness in some British birds. *J. Appl. Ecol.* 7: 67-115.
- REICHEL, W.L., CROMARTIE, E., LAMONT, T.G., MULHERN, B.M. y PROUTY, R.M. 1969. Pesticide residues in eagles. *Pesticide Monit. J.* 3: 142-4.
- RICHTER, W. 1983. Balanced sex ratios in dimorphic altricial birds: the contribution of sex-specific growth dynamics. *Am. Nat.* 121: 158-171.
- RIDDELL, W.H. 1945. Field notes from observations in Spain on birds in the British List. *Ibis* 87:407-422.
- RIDDLE, G.S. 1987. Variation in the breeding output of kestrel pairs in Ayrshire 1978-85. *Scott. Birds* 14: 138-145
- RIEDMAN, M.L. 1982. The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Q. Rev. Biol.* 57: 405-435.
- RISEBROUGH, R.W., DAVIES, J. y ANDERSON, D.W. 1970. Effects of various chlorinated hydrocarbons. En: The biological impact of pesticides in the environment. Editado por J.W. Gillet. Oregon State University Press, Corvallis.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. 1987. Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. ICONA. Serie Técnica. Madrid.

- ROBERTSON, A. 1986. Copulations throughout breeding in a colonial Accipitrid vulture. *Condor* 88: 535-539.
- RODRÍGUEZ, E. y HERNÁNDEZ, J. 1986. Censo y características de las colonias de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en la capital de Córdoba. *Oxyura* 3, Vol 1: 81-86.
- ROOT, T. 1988. Atlas of Wintering North American Birds. The University of Chicago Press, Chicago, Il.
- ROYAMA, T. 1966. A re-interpretation of courtship feeding. *Bird Study* 13: 116-129.
- SALCER, D.W. y LARKIN, G.J. 1990. Impact of courtship feeding on clutch and third-egg size in glaucous-winged gulls. *Anim. Behav.* 39: 1149-1162.
- SCHOENER, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-41.
- SHERROD, S.K., WHITE, C.M. y WILLIANSO, F.S.L. 1977. Biology of the Bald Eagle (*Haliaeetus leucocephalus alascanus*) on Amchikta Island, Alaska. *Living Bird* 15: 143-82.
- SHRUBB, M. 1970. The present status of the kestrel in Sussex. *Bird Study* 17: 1-15
- SIEGFRIED, R. y SKEAD, D.M. 1971. Status of the Lesser Kestrel in South Africa. *The Ostrich* 42:1-4.
- SIMMONS, R.E. 1988. Food and the deceptive acquisition of mates by polygynous male harriers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 83-92.
- SMITH, D.G. y MURPHY, J.R. 1973. Breeding biology of raptors in the eastern Great Basin of Utah. *Biological Series, Brigham Young University* 18: 1-76.
- SMITH, S.N. 1980. Demand behaviour: a new interpretation of courtship feeding. *Condor* 82: 291-295.

- STENDELL, R.C., GILMER, D.S., COON, N.A. y SWINEFORD, D.M. 1988. Organochlorine and mercury residues in Swainson's and Ferruginous Hawk eggs collected in North and South Dakota, 1974-79. *Environmental Monitoring and Assessment* 10: 37-41.
- STICKEL, L.F. 1975. Some effects of pollutants in terrestrial ecosystems. En: *Ecological toxicology research*. Editado por A.D. McIntyre y C.F. Mills. Plenum Publ. Corp., New York.
- STOKES, A.W. y WILLIAMS, H.W. 1971. Courtship feeding in gallinaceous birds. *Auk* 88: 543-559.
- SUNYER, C. 1988. El cleptoparasitismo en el milano negro. Tesis de licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.
- TASKER, C.R. y MILLS, J.A. 1981. A functional analysis of courtship feeding in the Red-billed Gull, *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Behaviour* 77: 221-241.
- TAYLOR, I.R. 1979. Prey selection during courship feeding in the Common Tern. *Ornis Scand.* 10: 142-144.
- TERSHEY, B.R. y BREESE, D. (1990). The influence of sexual dimorphism on kleptoparasitism of Blue-footed Boobies by Brown Boobies. *Canadian Journal of Zoology* 68. 197-199.
- THIOLLAY, J.M. 1974. Notes sur les rapaces hivernant au Maroc. *Nos Oiseaux* 32:230-236.
- TINBERGEN, L. (1946). Sperver als Roofvijand van Zangvogels. *Ardea* 34: 1-123.
- TORRES, J.A., JORDANO, P. y LEON, A: 1981. Aves de presa diurnas de la provincia de Córdoba. Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba.
- TOWERS, S.R. 1990. Cuckoldry in an American kestrel trial. *Condor* 92: 257-258.

- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: Sexual selection and the descent of man 1871-1971. Editado. por B.G. Campbell. Aldine, Chicago.
- UNDERWOOD, E. 1962. Trace elements in human and animal nutrition. Academic Press, New York.
- VERNER, J. & WILLSON, M.F. 1966: The influence of habitats on mating systems of North American Passerine birds. *Ecology* 47: 143-147.
- VILLAGE, A. 1982. The home range and density of kestrels in relation to vole abundance. *J. Anim. Ecol.* 51: 413-428.
- VILLAGE, A. 1983. The role of nest-site availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of kestrels. *Journal of Animal Ecology* 52: 635-645.
- VILLAGE, A. 1985. Turnover, age and sex ratios of kestrels (*Falco tinnunculus*) in south Scotland. *J. Zool., Lond. (A)* 206: 175-189
- VILLAGE, A. 1986. Breeding performance of kestrels at Eskdalemuir, south Scotland. *J. Zool., Lond.* 208: 367-378
- VILLAGE, A. 1990: *The Kestrel*. T. & A.D. Poyser, London.
- WALTZ, E.C. 1981. Reciprocal altruism and spite in gulls: a comment. *Am. Nat.* 118: 588-592.
- WARKENTIN, I.G., JAMES, P.C. Y OLIPHANT, L.W. 1990. Body morphometrics, age structure and partial migration of urban Merlins. *Auk* 107: 25-34.
- WENDLAND, V. 1953. Populationstudien an Raubvögeln 2. *J. Orn.* 94: 103-113.
- WEST-EBERHARD, L. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Q. Rev. Biol.* 50: 1-33.

- WESTNEAT, D.F. 1987a. Extrapair fertilizations in a predominantly monogamous bird: genetic evidence. *Anim. Behav.* 35: 877-886.
- WESTNEAT, D.F. 1987b. Extrapair copulations in a predominantly monogamous bird: observations of behaviour. *Anim. Behav.* 35: 865-876.
- WESTNEAT, D.F., SHERMAN, P.W. y MORTON, L.L. 1990. The ecology and evolution of extrapair copulation in birds. En: *Current Ornithology Vol 7*. Editado por D. M. Power. Plenum Press, New York.
- WHITWELL, A.C., PHELPS, R.J. y THOMPSON, W.R. 1974. Further records of chlorinated hydrocarbon pesticide residues in Rhodesia. *Arnoldia* 37: 1-7.
- WIEMEYER, S.N. y PORTER, R.D. 1970. DDE thins eggshells of captive American Kestrels, *Nature* 227: 137.
- WIGGINS, D.A. y MORRIS, R.D. 1988. Courtship and copulatory behaviour in the Common Tern *Sterna hirundo*. *Ornis Scand.* 19: 163-165.
- WITTENBERGER, J.F. y HUNT, G.L. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian Biology Vol. VIII*. Academic Press.
- WYLLIE, I. 1985. Post-fledgling period and dispersal of young Sparrowhawk *Accipiter nisus*. *Bird Study* 32: 196-198.
- YASUKAWA, K. y SEARCY, W.A. 1982. Aggression in female Red-winged Blackbirds: a strategy to ensure male parental investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 13-17.
- YOUNG, L.S. y KOCHERT, M.N. 1987. Marking Techniques. En: *Raptor management techniques manual*. Editado por B.A. Giron Pendleton, B.A. Millsap, K.W. Cline y D.M. Bird. Natl. Wildl. Fed., Washington D.C.

CONCLUSIONES

- La población de cernícalos primillas del valle del Guadalquivir presenta migración parcial. Alrededor del 20% de los adultos permanecen en las colonias en invierno, mientras que los demás adultos y los jóvenes migran a Africa entre agosto y septiembre. El retorno a las colonias para la reproducción se desarrolla entre febrero y mayo.
- Los cernícalos primillas inician las cópulas en el mes de febrero, a pesar de que las puestas no tendrán lugar hasta mediados de abril. La tasa diaria de cópulas presenta dos máximos. El primero, localizado unos 65 días antes de la puesta y casi con certeza fuera del periodo fértil de las hembras, estaría relacionado con la formación de la pareja y la estimulación sexual de los individuos. El segundo máximo, que se produce unos cinco días antes de la puesta, se relacionaría con la existencia de competencia espermática, puesto que los machos persiguen una estrategia reproductiva mixta.
- Las cebas de las machos a las hembras antes de la puesta tienen como función más evidente aumentar el peso de las hembras para favorecer puestas de mayor calidad.
- El cleptoparasitismo metódico y las adopciones naturales de jóvenes se relacionaban con las pobres condiciones tróficas existentes en el periodo de estudio. El cleptoparasitismo fue practicado casi exclusivamente por hembras, el sexo de mayor tamaño, mientras que los machos recibieron la mayoría de los ataques.
- Los cernícalos primillas seleccionan para nidificar las cavidades situadas en posiciones elevadas, para evitar predación y/o molestias. Alrededor del 80% de los nidos se reutilizan año tras año, aunque raramente por los mismos individuos.
- El tamaño medio de puesta fue de 4 huevos. Cada año se producía una reducción del número de huevos puestos conforme avanzaba la estación reproductora y esto implicaba que las primeras puestas eran habitualmente de 5 huevos y las últimas de 3. El éxito

reproductivo medio entre los 1'5 pollos/pareja de 1989 y los 2'1 pollos/pareja de 1988. Estos valores de éxito pueden considerarse bajos en relación a especies de similares características ecológicas y se debieron a una elevada mortalidad de pollos por hambre.

- Los cernícalos primillas se alejaban hasta 14'5 Km de la colonia para cazar. La colonia ocupaba un lugar aproximadamente central en el área de caza, que tenía una extensión mínima de 212 Km².

- El contenido de organoclorados y metales pesados en huevos de cernícalos primillas colectados en el área de estudio puede considerarse bajo. Aunque no podemos descartar que los pesticidas actúen negativamente reduciendo las poblaciones de presas básicas de los cernícalos, las causas más importantes del declive actual del cernícalo primilla parecen ser los cambios de cultivos, la persecución humana y las restauraciones en los edificios que albergan colonias.

- El cernícalo primilla es una especie filopátrica. El 70% de los jóvenes regresan a sus colonias natales y el resto se dispersa generalmente a colonias próximas. La dispersión post-reproductiva es prácticamente inexistente, puesto que el 96% de los adultos regresan a las colonias donde se reprodujeron con anterioridad. Por el contrario, la fidelidad al nido es reducida (en torno al 27%) y la tasa de divorcio entre los miembros de las parejas es del 75%.

- La supervivencia media de los cernícalos primillas fue del 66'9% anual, y la supervivencia de los jóvenes durante el primer año del 30%. Los jóvenes de ambos sexos pueden reproducirse desde su primer año de vida. Utilizando estos parámetros y la productividad para calcular la tasa de crecimiento geométrico de la población, resulta que ésta es inferior a 1 y esto supone que la población se encuentra en regresión. De continuar las actuales tendencias demográficas, el cernícalo primilla podría extinguirse en España en 134 años.

- El parámetro con más impacto en la tasa de crecimiento de la población es la supervivencia de los adultos, seguida de la supervivencia preadulta y la productividad. Las medidas de protección que aumenten la esperanza de vida de los adultos serán las más eficaces para recuperar la especie.

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal Integrado por los señores miembros
de la Junta de Gobierno, para celebrar el Examen Doctoral de

Juan José Negro Balmaseda
Geología de Poblaciones del Cercado
Familia "Falco naumanni"

APTO "Cum laude"

Fecha 14 de noviembre

91

El Vocal

El Vocal

El Vocal

F Alva

[Signature]

[Signature]

El Presidente

El Secretario

El Vocal

José A. Merino

[Signature]

[Signature]

F Alva



500293442

FBI E TO-172

293442