

BIBLIOTECA UCM



5306063162

Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Biológicas
Departamento de Biología Animal I
(Zoología de Vertebrados)

**El tamaño de puesta y el tiempo de reproducción de los
cernícalos: Limitaciones y estrategias**



R- 22.241

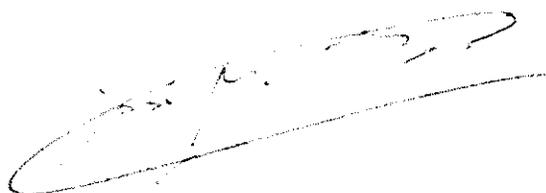
José Miguel Aparicio Munera

Septiembre 1993

Memoria que presenta JOSE MIGUEL APARICIO MUNERA para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por JUAN MORENO KLEMMING, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Uppsala e Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas con destino en la Unidad de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Firmado:

V° B°:



El Autor



El Director

Madrid, Septiembre 1992

Agradecimientos

No hubiera podido hacer esta tesis de no haber contado con el apoyo de mi director, Juan Moreno, que confió en mí, a pesar de tener -probablemente- el expediente académico más bajo de mi promoción. El sugirió el tema de estudio y discutió conmigo numerosos aspectos de esta tesis. Algunos capítulos de esta tesis también se han enriquecido con los comentarios de José Pablo Veiga, Ross Johnston, A.P Møller, T. Slagsvold, L. Gustafsson, T. Arnold y M. Kirkpatrick, entre otros.

A mis compañeros del museo, los "precarios" como yo, con los que he compartido algunos ratos y cafés; especialmente a Juanjo Sanz, a Javier y a Ross, con los que estuve más tiempo. Gracias a Juanjo, a Luis Miguel, a Jose y a Pilar, sólo se me pasó algún que otro plazo de matrícula o papeleos burocráticos; de no haber sido por sus oportunos avisos ya hubiera dejado de ser becario.

Estoy profundamente agradecido a Javier y José Luís Hernández del Grupo Ornitológico de Alcazar (G.O.A.) por ayudarme a localizar las colonias de primillas, por proporcionarme anillas metálicas y por encargarse de todos los trámites que conlleva el anillamiento. Jose Luís, además, me acompañó durante numerosas jornadas de campo en Alcazar de San Juan, ayudándome en la captura, marcaje de los primillas y a la colocación de nidales. A Gonzalo le agradezco la temporada que pasó conmigo en Alcazar, echándome una mano con los pollos de primillas.

También tengo que agradecer a Lorenzo Marchante, a su hermano y a sus compañeros que me dieron toda clase de facilidades pqrq entrar en una de las colonias de primillas.

A la consejería de agricultura de Castilla-La Mancha le agradezco los permisos concedidos para la captura, marcaje y manipulación de los cernícalos.

Durante los cuatro años (90-93) conté con una beca del Plan General de Formación de Personal Investigador, del Ministerio de Educación y Ciencia. En el último año, además, tuve financiación para cubrir los gastos de investigación a través del proyecto de la CICYT PB 91-0084-C03-01.

El apoyo fundamental que he recibido durante estos años ha venido de mis padres, mis hermanas y Fabiola, mi mujer. A todos ellos quiero dedicar esta tesis.

Prefacio

Esta tesis se compone de los siguientes capítulos:

CAPITULO I: El declive estacional del tamaño de puesta: Un experimento con alimento suplementario en el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*). Página 1.

CAPITULO II: El efecto del alimento sobre el intervalo de puesta en el Cernícalo Vulgar: Un mecanismo para la determinación próxima del tamaño de puesta. Página 35.

CAPITULO III: Sobre los factores que desencadenan el comienzo de la reproducción y la capacidad de las aves nidícolas para predecir las condiciones futuras de alimento. Página 58.

CAPITULO IV: Optimización individual del tiempo de reproducción en el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*). Página 76.

CAPITULO V: El efecto de los errores en el tamaño de puesta. Página 93.

CAPITULO VI: La evolución del tamaño de puesta en el Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*): Costes y beneficios de un huevo extra. Página 113.

Introducción general

La determinación de la fecha y del tamaño de puesta de las aves ha llamado la atención de numerosos ornitólogos durante las últimas décadas, quizás porque estos caracteres están estrechamente relacionados con el éxito reproductivo. Los factores que afectan a su determinación pueden ser de dos tipos: próximos -influyendo directamente sobre la producción de huevos- y últimos -aquellos responsables de su evolución-.

Desde que Lack (Ibis 89:302-352, 1947) estableciera las bases de la teoría de la evolución del tamaño de puesta, se reconoce que un factor último -la capacidad de alimentar pollos- limita el tamaño de puesta de las aves nidícolas; además se acepta que cada individuo puede variar su tamaño de puesta dependiendo de sus condiciones, y que estas variaciones son adaptativas como sugirió Högstedt (Science 210:1148-1150, 1980). Bajo estos principios se plantean numerosos interrogantes sobre cómo las aves "deciden" el número de huevos que ponen, con el fin de ajustar sus tamaños de puesta al número de pollos alimentables. Esta decisión viene dada por la respuesta a dos preguntas, cuándo empezar y cuándo dejar de poner huevos. La primera de estas cuestiones lleva implícita la determinación del tiempo de reproducción; de ahí, que la fecha y el tamaño de puesta sean frecuentemente estudiados en conjunto. Llama la atención el hecho de que el mismo patrón de covariación entre

estos dos caracteres se dan en diferentes especies, tanto de aves como de mamíferos, reptiles, peces e invertebrados. Esto ha inducido a pensar que semejante covariación tiene valor adaptativo y que por tanto una forma de optimizar el tamaño de puesta vendría dada por la determinación de esta a través de la fecha de reproducción (Daan *et al.* 1988, Actas del XIX Congr. Int. Orn., pp 392-407). El análisis tanto teórico como experimental de estas hipótesis es abordado en el capítulo I de esta tesis, con el Cenícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*). En el capítulo II se propone y se contrasta una hipótesis alternativa sobre la determinación a nivel próximo del tamaño de puesta, y que permite además el ajuste entre las puestas óptimas y factibles a nivel individual.

Respecto al tiempo de reproducción, hay un acuerdo general en que este está últimamente determinado por el tiempo del año de máxima disponibilidad de alimento. Sin embargo surgen algunas dudas sobre su evolución. En general se observa que las puestas más tempranas son las más productivas, entonces ¿por qué no hay una evolución hacia anteriores fechas de puesta? o ¿por qué no ponen todos los individuos al principio de la estación?. Perrins (*Ibis* 112:242-255, 1970) y Price *et al.* (*Science* 240:798-799, 1988) propusieron dos hipótesis que dan respuesta a esas cuestiones; ambas se basan en la limitación nutricional para iniciar la puesta. Aunque estas hipótesis han sido generalmente bien aceptadas por numerosos científicos, hay motivos para dudar de

las limitaciones nutricionales puesto que la reproducción puede ser inducida por otros factores con independencia del alimento (p. ej. Bird *et al.*, Can. J. Zool. 58: 1022-1026, 1980). Las consecuencias ecológicas que tendría la limitación del comienzo de la reproducción bien por alimento o bien por otros factores son analizadas en el capítulo III. Hay también razones para pensar que las diferencias entre individuos en las fechas de puesta son adaptativas, de modo que cada individuo tiene una fecha óptima de puesta dependiendo de su calidad parental (véase Capítulo I). Esta hipótesis es contrastada en el capítulo IV.

Dependiendo de cual sea el factor próximo que determina el tiempo de reproducción se puede conseguir un mejor o peor ajuste del tamaño de puesta factible al óptimo (Capítulo III). En cualquiera de los casos existe la posibilidad de que no todos los individuos de una población sean capaces de lograr semejante ajuste; es decir, que haya individuos que pueden cometer errores en sus tamaños de puesta. Las consecuencias de las puestas erróneas son analizadas en el Capítulo V. No obstante la evolución de tamaños de puesta mayores que número de pollos alimentables podría ser viable, si hay riesgos de pérdidas de huevos o pollos (Lundberg 1985, Oikos 45: 110-117. En el Capítulo VI se realiza un test de esta hipótesis con el Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*), cuya tasa de eclosión es relativamente baja en comparación con otras especies de cernícalos que ponen similar número de huevos por puesta.

1. Introducción

El declive estacional del tamaño de puesta es un hecho común entre las aves que crían una sola vez al año; de modo que las parejas que ponen al principio de la temporada ponen más huevos que las que lo hacen al final (revisión en Klomp 1970). Este fenómeno se da habitualmente en insectos, peces, anfibios, reptiles y mamíferos. Se han planteado diversas hipótesis que intentan explicar este comportamiento. A nivel próximo se han propuesto dos hipótesis:

(1) Las diferencias en la calidad de los individuos -incluyendo diferencias de edad- o de sus territorios determinan que las parejas en mejores condiciones críen antes y pongan más huevos que otras en peores condiciones (Darwin 1871; Askenmo 1982; Newton y Marquiss 1984; Hochachka 1990).

(2) Otros autores (Reynolds 1972, Drent y Daan 1980, Daan *et al.* 1988) defienden la existencia de un umbral de condición, el cual decrece con el tiempo y está gobernado por un programa anual interno o por alguna variable externa independiente del alimento. El momento en el que se cruza este umbral determinaría la fecha de puesta, y esta a su vez el tamaño de puesta.

Con las dos hipótesis el tamaño de puesta decrece con el avance de la estación reproductora. Con la primera de ellas, el alimento afecta independientemente al tamaño y a la

fecha de puesta; por tanto se podrían esperar cambios en la relación de estas variables. Con la segunda hipótesis la relación entre el tamaño y la fecha de puesta está fijada de alguna forma y no puede ser alterada por el alimento.

Hasta ahora, los experimentos realizados con alimento suplementario han llegado a diferentes conclusiones. Meijer et al. (1988), experimentando con *Falco tinnunculus*, no encontraron diferencias entre el tamaño de puesta de parejas suplementadas con alimento y otras no suplementadas que ponían en las mismas fechas. Hochachka (1990) con *Melospiza melodia*, Hörnfeldt y Eklund (1990) con *Aegolius funereus*, Nilsson (1991) con *Parus palustris*, Bolton et al. (1992) con *Larus fuscus* y Arnold (MS) con *Fulica americana* han mostrado que el alimento afecta al tamaño de puesta independientemente de la fecha; pero no han sido capaces de anular el declive estacional incluso manipulando el alimento.

Sobre los factores últimos que determinan el declive estacional del tamaño de puesta, se han propuesto al menos cuatro hipótesis:

(1) Lack (1966) y Perrins (1970) sugirieron que la reducción en el tamaño de puesta con el avance de la estación es una adaptación al empeoramiento de las condiciones alimentarias para los pollos, al final de la estación. Sin embargo, el declive estacional en el tamaño de puesta o en el éxito reproductivo también ocurre cuando no hay una reducción en la disponibilidad

de alimento al final de la estación reproductora (p.ej. Hussell 1972; Daan *et al.* 1988; Hatchwell 1991).

(2) Hussell (1972) sostenía que los jóvenes de las polladas tardías podrían tener menor probabilidad de supervivencia porque disponen de menos tiempo para mudar y almacenar reservas. Por tanto, las pequeñas polladas al final de la estación tendrían alguna ventaja si sus pesos al volar fueran mayores que los de grandes polladas. Según esta hipótesis, se esperaría que los pollos de las últimas polladas crecieran incluso mejor que los de puestas tempranas; sin embargo en la mayoría de los casos se observa lo contrario (p.ej. Kluijver 1951; Perrins 1965; Newton y Marquiss 1984).

(3) Toft *et al.* (1984) sugirieron que tanto los últimos como los primeros reproductores de la temporada son extremos de una estrategia reproductiva continua; según la cual, los últimos reproductores compensan su bajo tamaño de puesta con mayores expectativas de supervivencia. Sin embargo diversos estudios han mostrado que no hay diferencias en el gasto energético de los padres en relación al tamaño de pollada (p.ej. Ricklefs y Williams 1984; Williams y Nagy 1985; Masman *et al.* 1989; Moreno 1989; Tatner 1990); por tanto, parece que hay una única combinación óptima entre esfuerzo (o tamaño de puesta) y supervivencia parental.

(4) Daan *et al.* (1988) propusieron un modelo basado en un compromiso entre retrasar la fecha de puesta para ser capaz de

alimentar más pollos y reducir a cambio la probabilidad de supervivencia de los pollos. Este compromiso se dará al principio de la temporada reproductora, siempre que haya un efecto negativo de la fecha de nacimiento sobre la tasa de reclutamiento de los jóvenes, lo cual ocurre frecuentemente (Perrins 1965; Newton y Marquiss 1984; Daan y Dijkstra 1988). El modelo de Daan da combinaciones óptimas de fechas y tamaños de puesta dependiendo de la calidad parental o del territorio. Los autores concluyeron que el tamaño óptimo de puesta decrece con la fecha; consecuentemente las aves ajustarían su tamaño de puesta al óptimo que corresponde para la fecha de puesta, con independencia de la disponibilidad de alimento.

En este capítulo se revisa el modelo de Daan, llegando a diferentes conclusiones de las de los autores. Además se realizó un experimento con alimento suplementario con el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*) para contrastar las hipótesis sobre el papel causal del alimento. El cernícalo es una especie apropiada para el estudio porque fue utilizada por Daan y sus colaboradores en otros experimentos con alimento suplementario (Dijkstra *et al.* 1982; Meijer *et al.* 1988), y sus resultados han influido sobre su modelo. En este estudio se repite el protocolo del experimento de Dijkstra *et al.* (1982) y Meijer *et al.* (1988), lo que permite comparar los resultados.

2. Optimización del tamaño y de la fecha de puesta

2.1. El modelo de Daan *et al.*

Daan *et al.* (1988) propusieron un interesante modelo sobre las combinaciones de fecha y tamaño de puesta que maximizan el éxito reproductivo. Los autores consideraron dos variables: (1) el valor reproductivo de cada huevo (V_0), que es la probabilidad que tiene un huevo de producir un pollo que llegue a reproducirse. (2) El número de pollos alimentables (C), que es equivalente al tamaño de puesta. Experimentalmente se ha visto que V_0 decrece con la fecha de puesta (t) (p.ej. Daan y Dijkstra 1988), mientras que C depende de la calidad parental o del territorio (q) y además aumenta y disminuye a lo largo del año, es decir también es dependiente de la fecha de puesta. De modo que las variables deben ser escritas como $V_0(t)$ y $C(q,t)$ respectivamente.

La puesta debe ocurrir mientras $C(q,t)$ está creciendo. Así cada hembra tiene que sopesar los beneficios y los costes que supone el retraso de la puesta. Pueden esperar a que mejoren las condiciones para alimentar más pollos pero a costa de reducir la probabilidad de supervivencia de cada pollo. Las combinaciones óptimas de fecha y tamaño de puesta son dadas por el máximo valor reproductivo de la puesta, es decir por el producto $C(t,q) \cdot V_0(t)$.

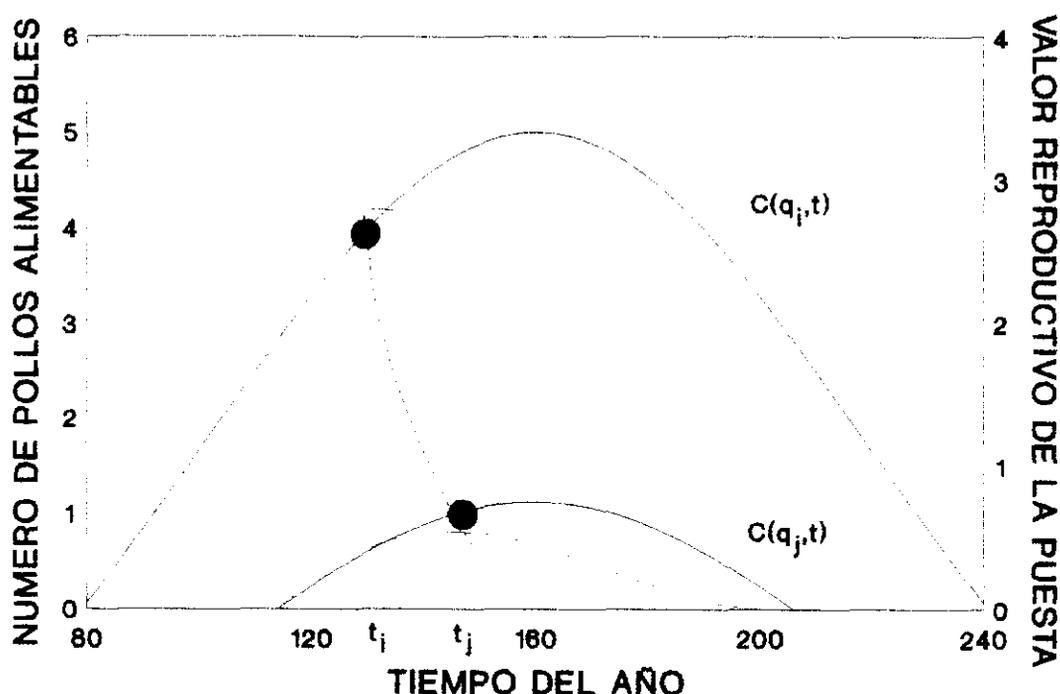


Figura 1.1: Modelo para la optimización de la fecha y del tamaño de puesta (basado en Daan et al. 1988). Las líneas continuas [$C(q_i, t)$ y $C(q_j, t)$] representan las variaciones estacionales en el número de pollos alimentables (o también del tamaño de puesta) para padres de diferente calidad (q_i y q_j). Las líneas de puntos muestran los valores reproductivos de las puestas ($V_o \cdot C$), suponiendo que el valor reproductivo de cada huevo (V_o) decrece linealmente con el avance de la estación. La solución óptima de cada pareja es la combinación de fecha y tamaño de puesta que maximiza el valor reproductivo de esta. La combinaciones óptimas están representadas por un punto para cada calidad parental. Los valores de los parámetros utilizados en la figura son: $C(q, t) = \{q \cdot \text{EXP}[-0.00015 \cdot (t - Y)^2] - G_p\} / G_n$; siendo q un índice de calidad parental ($q_i = 8$, $q_j = 4$); t es el día del año; Y es el día del año con mayor disponibilidad de alimento ($Y = 160$); G_p es la energía necesaria para el mantenimiento de los padres ($G_p = 3$); G_n es la energía demandada por los pollos ($G_n = 1$). El valor reproductivo de cada huevo es $V_o = 2 - 0.01t$.

Cuando hay diversas calidades parentales, el tamaño óptimo de puesta decrece con la fecha porque las hembras de baja calidad se beneficiaran más restrasando la reproducción que las de alta calidad (Fig. 1.1).

2.2. Otras consecuencias del modelo

Daan *et al.* (1988) no profundizarón más en las consecuencias que tiene su modelo. Ellos concluyeron que en vista de lo anterior, la fecha de puesta habría evolucionado como un determinante próximo del tamaño de puesta. Sin embargo, si hay cambios en la relación óptima entre fecha y tamaño de puesta, entonces la talla de puesta no sería optimizada si es proximately determinada por la fecha de puesta. Usando el modelo de Daan *et al.*, se pueden mostrar al menos dos casos donde ocurre esto: (Caso I) Cuando hay limitaciones que afectan independientemente a la puesta de los huevos y a la crianza de los pollos. (Caso II) Cuando hay variaciones interanuales en la temporada de máxima disponibilidad de alimento.

a) Caso I

Puede haber diversas situaciones en la naturaleza donde las

limitaciones para poner huevos y alimentar pollos son independientes. Por ejemplo, cuando hay cortos periodos de mal tiempo (lluvia o bajas temperaturas) que retrasan el comienzo de la puesta pero que no afectan a la disponibilidad de alimento durante el periodo de crianza de los pollos; o también, cuando algunos individuos de una población migrante llegan al área de reproducción demasiado tarde para poner en su fecha óptima.

Supongamos que una hembra de calidad q_i empieza a almacenar energía para la formación de los huevos unos pocos días después que el resto de la población; de forma que ella no podrá poner tan pronto como otras hembras de igual calidad parental. Ella debe poner lo antes posible ya que el valor reproductivo de la puesta decrece una vez sobrepasada la fecha óptima (Fig. 1.1: ver línea de puntos). La hembra está preparada para poner en la fecha t_j , mientras otras hembras de inferior calidad q_j están poniendo puestas óptimas de tamaño $C(q_j, t_j)$. La cuestión es cuál es el tamaño de puesta óptimo para la hembra retrasada de calidad q_i (Fig. 1.2a).

De acuerdo con Daan *et al.* 1988, la hembra retrasada pondría el mismo número de huevos que las hembras q_j , es decir $C(q_j, t_j)$; sin embargo, su tamaño óptimo de puesta será mayor. Puesto que las parejas q_j son de inferior calidad que q_i , entoces el número de pollos que pueden alimentar también siempre será menor para cualquier valor de t , mientras que el valor reproductivo del huevo decrece igualmente para todas las parejas; por tanto, el

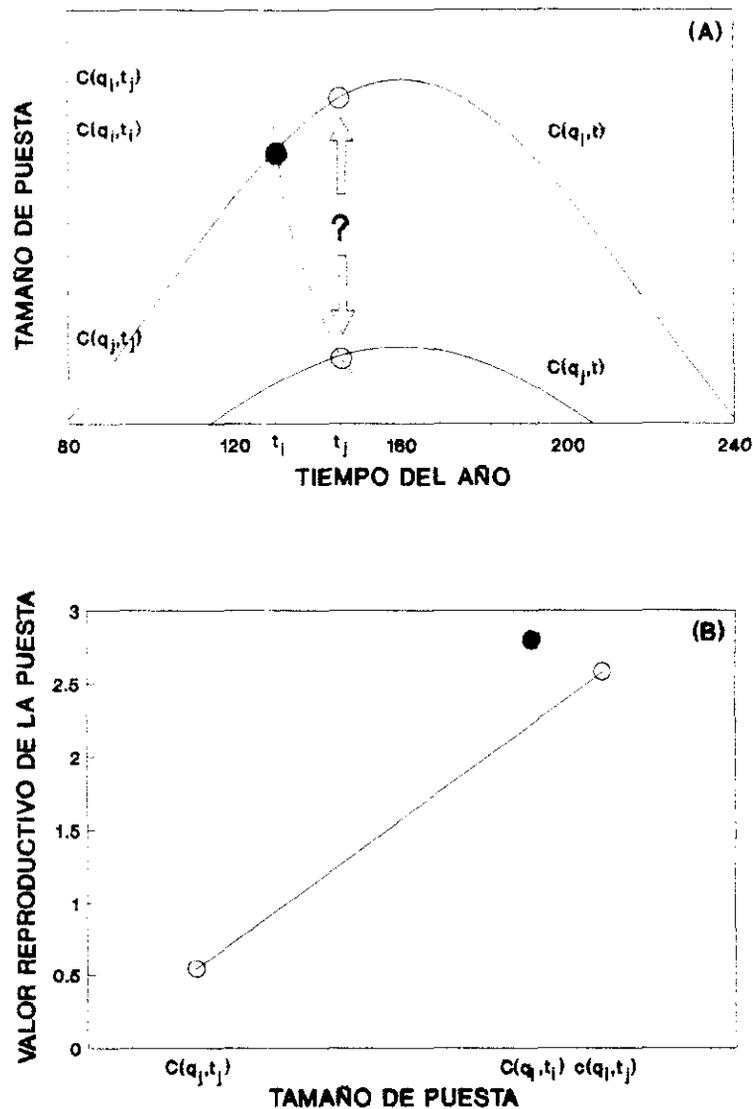


Figura 1.2: Optimización del tamaño de puesta cuando una pareja pone después de su fecha óptima.

(A) Los puntos blancos son los tamaños de puesta posibles para una pareja que pone después de su fecha óptima: (1) Poner tantos huevos como pollos alimentables para esa fecha [$C(q_i, t_j)$]. (2) Poner tantos huevos como las otras parejas que ponen en esa fecha [$C(q_j, t_j)$]. Los símbolos y los valores de los parámetros son como en la figura 1.1.

(B) Valor reproductivo de la puesta según la decisión de la pareja. El punto oscuro representa a aquellas parejas de calidad q_i que pusieron en la fecha óptima.

valor reproductivo de la puesta es:

$$C(q_j, t_j) \cdot Vo(t_j) < C(q_i, t_j) \cdot Vo(t_j)$$

Así, la pareja retrasada maximizará su valor reproductivo si pone la puesta que produce el máximo número de pollos alimentables adecuadamente. Obsérvese, que el tamaño de puesta de las parejas retrasadas puede ser incluso mayor que el de otras parejas de igual calidad que ponen en su fecha óptima, porque la función $C(q, t)$ continua creciendo después de la fecha óptima de puesta. Aún así, con mas huevos y más pollos, el valor reproductivo de las puestas de parejas retrasadas será menor (Fig. 1.2b).

b) Caso II

A veces, la estación reproductora puede ocurrir en diferentes fechas cada año porque la disponibilidad de alimento dependa de fenómenos impredecibles como los periodos de lluvias (p.ej. Moreau 1950; Voous 1950; Marchant 1959; Fogden 1972; Millington y Grant 1984; Halse y Jaensch 1989; Wrege y Emlen 1991). En este caso también habría variaciones interanuales en la relación entre fecha y tamaño de puesta optimos (Fig. 1.3). Para demostrarlo supongase que t_i es la fecha óptima de puesta de parejas de calidad q_i en un año Y_i , pero también lo es para

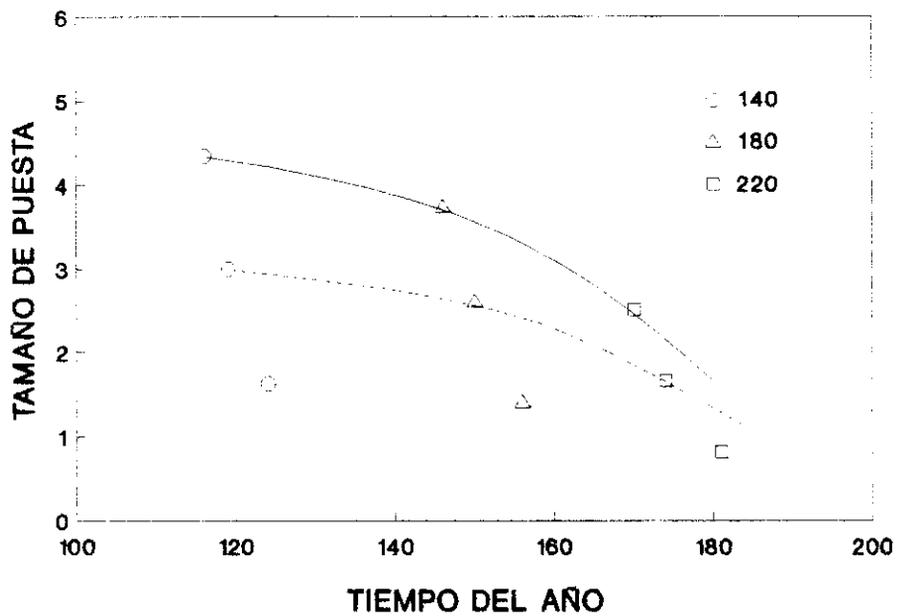


Figura 1.3: Combinaciones óptimas de fecha y tamaño de puesta cuando hay variaciones interanuales en el tiempo de máxima disponibilidad de alimento. Las líneas unen las soluciones de las parejas de igual calidad. Los símbolos que son iguales corresponden al mismo año; en la leyenda de los símbolos se indica las fecha de puesta en las cuales se alcanza el máximo número de pollos alimentables. Se observa que el tamaño de puesta óptimo varía entre parejas de diferente calidad que ponen en la misma fecha. Los valores de los parámetros son como en la figura 1.1, pero variando el valor de Y.

parejas de calidad t_j en un año Y_j (siendo $Y_i \neq Y_j$). Por tanto sus tamaños óptimos de puesta serán $C(q_i, t_i, Y_i)$ y $C(q_j, t_i, Y_j)$ respectivamente. La fecha óptima de puesta ocurre cuando el valor reproductivo de la puesta alcanza un máximo. En ese punto su derivada respecto del tiempo es cero:

$$Vo'(t_i) \cdot C(q_i, t_i, Y_i) + Vo(t_i) \cdot C'(q_i, t_i, Y_i) = 0$$

y

$$Vo'(t_i) \cdot C(q_j, t_i, Y_j) + Vo(t_i) \cdot C'(q_j, t_i, Y_j) = 0$$

Puesto que ambos términos son cero, se pueden igualar y simplificando queda:

$$\frac{C(q_i, t_i, Y_i)}{C'(q_i, t_i, Y_i)} = \frac{C(q_j, t_i, Y_j)}{C'(q_j, t_i, Y_j)}$$

Así pues, dos hembras que ponen en la misma fecha pero en diferentes años, tendrán igual tamaño de puesta cuando $C'(q_i, t_i, Y_i) = C'(q_j, t_i, Y_j)$. Sin embargo, esta condición ocurriría raramente si los modelos de variación estacional del alimento cambian de unos años a otros.

Así pues, esta revisión del modelo de Daan contradice sus conclusiones originales, puesto que el tamaño de puesta óptimo no depende únicamente de la fecha de puesta, incluso su efecto puede ser menor que el de la calidad parental.

3. Experimento con alimento suplementario

3.1. Métodos

Un experimento con alimento suplementario fue realizado en una población de Cernícalo Vulgar en el NO de la provincia de Cuenca, en la región de la Alcarria (40° 8'N 2° 18' W) durante la primavera de 1990. Los cernícalos de esta población crían en cavidades de rocas y algunos en árboles, en viejos nidos de córvidos. Los datos de reproducción de esta población han sido registrados desde 1985, pero con mayor intensidad desde 1990. Los cernícalos adultos fueron trampeados con Bal-Chatrí desde 1990 y anillados con anillas metálicas y de colores en los tarsos.

El alimento suplementario fue ofrecido a dos grupos de 10 parejas de cernícalos; el primero de ellos (Temprano) fue alimentado desde el 28 de febrero y el segundo (Tardío) desde el 17 de Abril. La suplementación con alimento cesó cuando habían completado la puesta. El alimento suplementario consistió en pollos de gallina y fue repartido en cada nido; la cantidad suministrada fue aproximadamente 120-150 gramos cada dos días. Las egagrópilas de color amarillo indicaron que las aves consumían el alimento suplementario.

Las parejas del grupo Temprano fueron alimentadas durante un mínimo de 50 días antes del comienzo de la puesta ($x = 62 \pm 7$

d.e.) y el grupo Tardío durante al menos 17 días ($x = 22 \pm 5$ d.e.). En ambos casos, el tiempo mínimo fue casi dos veces el tiempo que suelen tardar los cernícalos en formar un huevo (Meijer *et al.* 1989); por tanto, se asume que los cernícalos tuvieron tiempo suficiente para mejorar su condición.

Cuando el experimento empezó, no habían sido localizadas todas las parejas. Así el grupo Temprano fue escogido al azar entre 16 parejas. Las diez parejas del grupo Tardío y las 23 del grupo control fueron escogidas al azar entre todas las parejas restantes. Una pareja del grupo Temprano y dos más del Tradío no consumieron los pollos y más tarde desaparecieron del área de estudio. Cuatro parejas del grupo control no llegaron a poner. Además una pareja del grupo Tardío y cuatro del grupo Control perdieron la puesta antes de completarla. Todas esas parejas fueron excluidas de los análisis, quedando 15 parejas Control, 9 parejas en el grupo Temprano y 7 en el Tardío.

La fecha y el tamaño de puesta son comparados entre los grupos Tardíos y Control para ver el efecto del alimento suplementario sobre esos caracteres. También fue comparado el tamaño de puesta entre los dos grupos de parejas alimentadas para ver si unas condiciones alimentarias similares durante el periodo de formación de los huevos conduce a igual tamaño de puesta a diferentes fechas (ver arriba predicción del Caso I). Además se compara el tamaño de puesta de las aves alimentadas con el de las no alimentadas que pusieron en las mismas fechas pero en

diferentes años (desde 1985 a 1992) para contrastar la hipótesis de Daan *et al.* (1988). Se asume que los datos de diferentes años son independientes, incluso si hay datos del mismo individuo durante más de un año, puesto que la repetibilidad del tamaño y de la fecha de puesta no son significativamente distintos de cero (Meijer *et al.* 1988), al igual que ocurre en otras aves de presa (Korpimäki 1990). Por tanto esto sugiere que la mayor parte de las variaciones interanuales en estos parámetros son debidas a factores ambientales; consecuentemente, registros del mismo individuo pueden ser tratados como observaciones independientes (Korpimäki 1990).

3.2. Resultados

a) *El tamaño y la fecha de puesta en la población*

El tamaño y la fecha de puesta fueron registrados en 85 nidos en condiciones naturales entre 1985 y 1992. La fecha de puesta varía entre el 8 de abril al 7 de junio y el tamaño de puesta entre 3 y 6 huevos. Cada año el tamaño de puesta se reduce significativamente con el avance de la estación (1990: $r = -0.69$, $n = 15$, $P = 0.03$; 1991: $r = -0.48$, $n = 21$, $P = 0.025$; 1992: $r = -0.48$, $n = 26$, $P = 0.012$; en otros años $n \leq 7$). El declive

estacional del tamaño de puesta también es significativo cuando se agrupan los datos de todos los años (Fig. 1.4; $r = -0.33$; $n = 85$; $P = 0.002$).

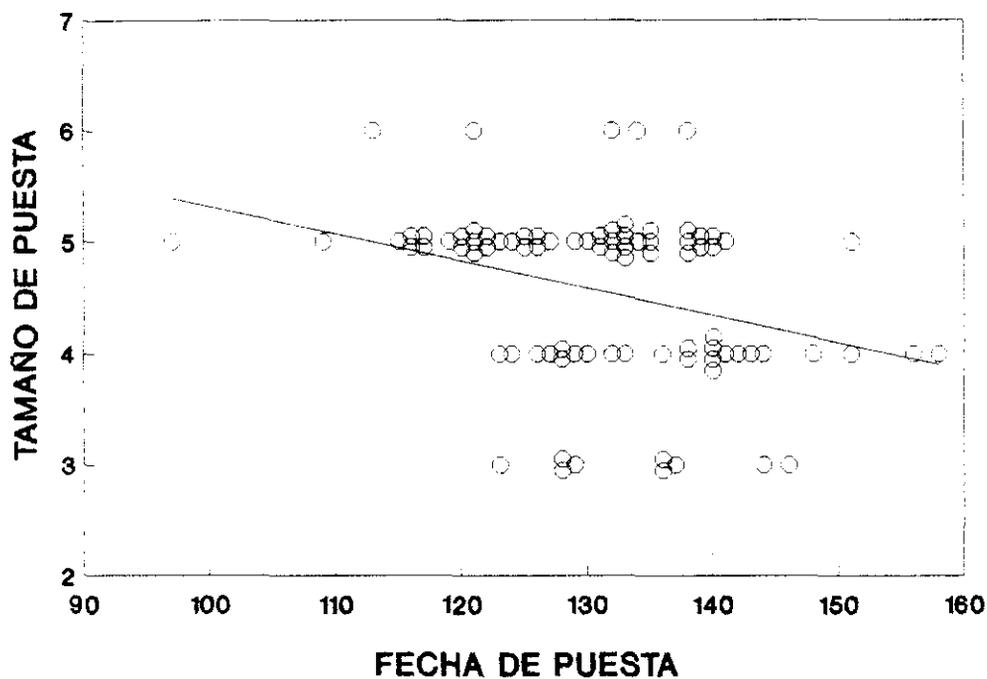


Figura 1.4: Tamaño y fecha de puesta en la población de cernícalos en condiciones naturales. Incluye datos desde 1985 a 1992. La línea de regresión viene dada por: $y = 7.75 - 0.024 x$.

Las puestas de 6 huevos -las más grandes de esta población- fueron observadas en 5 años; sin embargo, estas puestas nunca fueron las más tempranas (1988: +15, 1989: +6, 1990: +15, 1991: +24; 1992: +5 días después de la puesta más temprana). De acuerdo con el modelo de Daan *et al.* (1988) esto se esperaría si algunas hembras de alta calidad retrasan la fecha de puesta, pero siempre y cuando que la fecha no determine el tamaño de puesta.

b) El efecto del alimento suplementario sobre el declive estacional del tamaño de puesta.

Las parejas suplementadas del grupo Tardío pusieron significativamente antes (*U*-test, $P = 0.012$) y mayores tamaños de puesta que el grupo control (*U*-test, $P = 0.013$; Tabla 1.1). Así, la disponibilidad de alimento afecta tanto a la fecha como al tamaño de puesta, pero no es posible discernir si el tamaño de puesta está determinado por el alimento disponible o por la fecha de puesta.

Ambos grupos suplementados, Tardío y Temprano, recibieron diariamente igual cantidad de alimento durante el periodo de formación de los huevos, pero a diferentes fechas. De esta manera fueron creados dos grupos experimentales en similares condiciones alimentarias pero preparados para poner a diferentes fechas. El grupo Temprano puso lógicamente antes que el grupo Tardío (*U*-test $P = 0.019$), sin embargo no hubo diferencias significativas en el

tamaño de puesta (U -test $P > 0.95$; Tabla 1.1). Este resultado sería el esperado si la disponibilidad de alimento determinara el tamaño de puesta; sin embargo no permite rechazar la hipótesis alternativa, que el tamaño de puesta es determinado por su fecha de inicio.

Tabla 1.1: Efecto del alimento suplementario sobre la fecha y el tamaño de puesta de los cernícalos.

		Suplementados			Comparación (1)		
		Tempranos (S1)	Tardíos (S2)	Control (C)			
					S1-S2	S2-C	
Fecha de Puesta (2)	Media	120.0	128.7	135.3	U	9	16.5
	d.e.	7.1	4.3	6.0			
	n	9	7	15	P	0.019	0.012
	Rango	108-131	124-136	122-146			
Tamaño de Puesta	Media	5.11	5.14	4.27	U	31	21
	d.e.	0.60	0.38	0.80			
	n	9	7	15	P	>0.9	0.013
	Rango	4-6	5-6	3-5			

(1) U -test, 2-colas. (2) 1 de enero = 1.

Para ver si es la fecha o el alimento lo que determina el tamaño de puesta, se comparó esta variable entre aves con y sin alimento suplementario, que pusieron dentro del mismo rango de fechas pero en diferentes años. Si el tamaño de puesta estuviera determinado por la fecha, entonces no habría diferencias entre unas y otras. La fecha de puesta varió entre el 8 de abril (108) y el 16 de mayo (136) en parejas suplementadas. Sin embargo las dos muestras no tienen la misma distribución dentro de ese rango de fechas ($D = 0.28$, $n_1 = 16$, $n_2 = 58$, $P < 0.3$, test de dos

muestras de Kolmogorov-Smirnov). Para obtener muestras con similar distribución, la primera y la última puesta del grupo de suplementadas fueron eliminadas del análisis. Estas puestas habían sido hechas 6 días antes y 5 días después respectivamente que el resto de las puestas experimentales; estos intervalos incluyen el 12.5 % de la muestra de suplementadas y 36.2 % de las no suplementadas. Así, el análisis se restringe a las puestas realizadas entre los días 114 y 131, siendo las distribuciones de ambas muestras similares ($D = 0.16$, $n_1 = 14$, $n_2 = 37$, $P > 0.95$, test de Kolmogorov-Smirnov). A pesar de haber diferencias en la fecha media de puesta, las parejas suplementadas pusieron más huevos que las no suplementadas ($P = 0.013$, U -test, Tabla 1.2). Además el tamaño de puesta decreció con la fecha entre aquellas parejas no suplementadas ($r = -0.42$; $n = 37$; $P = 0.009$), pero no así entre las suplementadas ($r = 0.12$; $n = 14$; $P = 0.67$; Fig. 1.5).

Tabla 1.2: Comparación de la fecha y tamaño de puesta de parejas con y sin alimento suplementario, que pusieron dentro del mismo rango de fechas de puesta.

		CON alimento suplementario	SIN alimento suplementario	Comparación (1)
Fecha de Puesta (2)	Media	124.1	124.0	$U = 248.5$
	d.e.	5.7	4.6	
	n	14	37	$P = 0.83$
Tamaño de Puesta	Media	5.14	4.59	$U = 160.5$
	d.e.	0.53	0.72	
	n	14	37	$P = 0.01$

(1) U -test, 2-colas. (2) 1 de enero = 1.

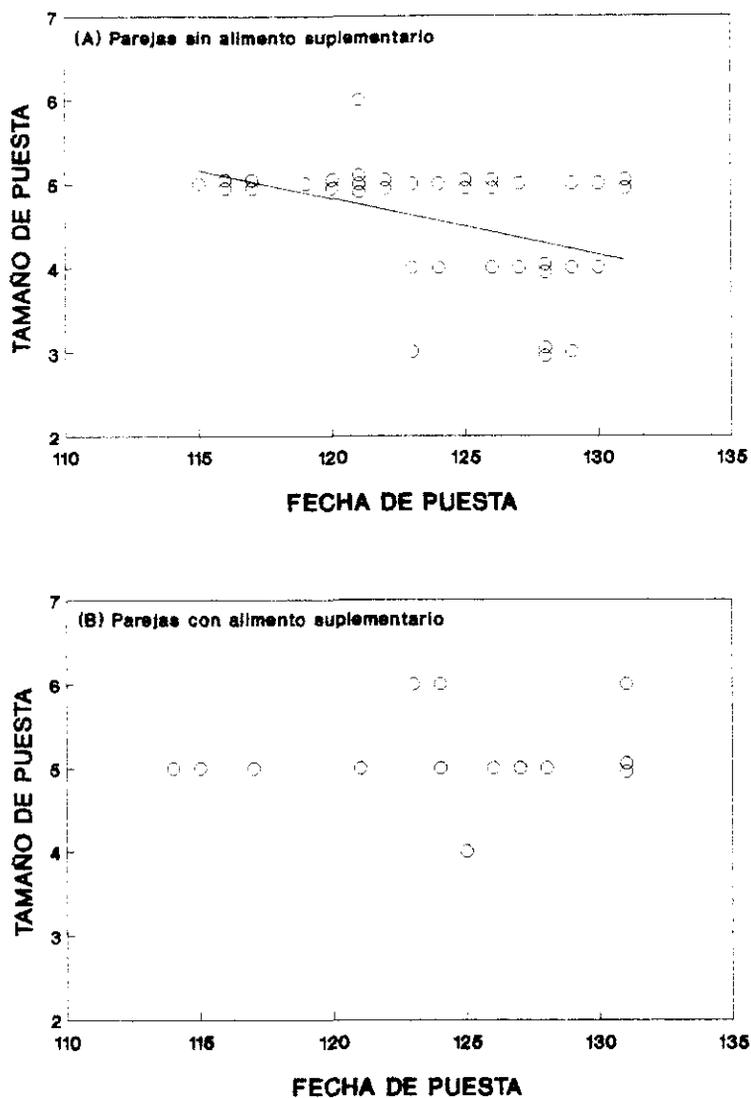


Figura 1.5: Variaciones estacionales del tamaño de puesta de parejas sin (A) y con alimento suplementario (B). La línea de regresión (A) viene dada por: $y = 12.8 - 0.066 x$.

c) *El efecto del alimento suplementario sobre el comienzo de la reproducción.*

El alimento suplementario produjo un avance de la fecha media de puesta pero no del comienzo de la reproducción. El rango de fechas de puesta del grupo de las primeras parejas suplementadas (rango: 108-131) estuvo comprendido íntegramente dentro del rango natural de fechas de puesta de esta población (rango: 98-158).

En otras poblaciones europeas de cernícalos, las puestas comienzan hasta 15 días antes que en esta población (p.ej. O'Connor 1982; Bonnín y Strenna 1986; Beukeboom *et al.* 1988; Hasenclever *et al.* 1989). Estas diferencias no fueron alteradas con el alimento suplementario; en este experimento se siguieron los mismos métodos empleados por Meijer *et al.* (1988) y sin embargo hubo diferencias significativas en las fechas de puesta, entre los grupos experimentales de las dos poblaciones (Holanda: 109 ± 10 de, $n = 13$; España: 120 ± 7 de, $n = 9$; $P = 0.01$, *t*-test). Este resultado sugiere que la temporada de reproducción no está solamente limitada por la disponibilidad de alimento.

4. Discusión

4.1. El efecto del alimento sobre el tamaño y la fecha de puesta

Al igual que en otros estudios experimentales con alimento suplementario (revisión en Arcese y Smith 1988), las aves suplementadas pusieron en promedio, antes y mayores tamaños de puesta que las aves control. En este estudio también se encontró un efecto significativo del alimento sobre el tamaño de puesta, independientemente de la fecha de puesta como ha sido observado en algunas especies (*Mesospiza melodia*: Hochachka 1990; *Aegolius funereus*: Hörnfeldt y Eklund 1990; *Parus palustris*: Nilsson 1991; *Larus fuscus*: Bolton et al. 1992; *Fulica americana*: Arnold, inédito). Además el tamaño de puesta de cernícalos con alimento suplementario no decreció con la fecha de puesta como ocurre en condiciones naturales (Fig. 1.5). Por tanto el declive estacional del tamaño de puesta puede estar determinado próximamente por las diferencias en las condiciones alimentarias entre parejas que ponen a diferentes fechas. En otros estudios, el tamaño de puesta de parejas suplementadas también declinó con la fecha de puesta (p.ej. Hörnfeldt y Eklund; Nilsson 1991), pero en ellos el alimento suplementario fue dado cuando algunas parejas ya estaban poniendo; de modo que las condiciones alimentarias anteriores al experimento pudieron determinar diferencias incontroladas entre

parejas, afectando tanto al tamaño como a la fecha de puesta.

El caso de la población holandesa de cernícalos

Daan et al. (1988; 1990) han presentado la población holandesa de cernícalos como un claro ejemplo en el cual la fecha de puesta determina el tamaño de la misma con independencia de las condiciones alimentarias. De hecho, dos experimentos con alimento suplementario realizados en esa población no mostraron ningún aumento significativo en el tamaño de puesta de aves alimentadas y otras no alimentadas poniendo en las mismas fechas (Dijkstra et al. 1982; Meijer et al. 1988). Sin embargo, un reanálisis de sus datos (en Daan y Dijkstra 1988) revela diferentes conclusiones. Daan y Dijkstra (1988) clasificaron las temporadas reproductivas dentro de tres categorías (buenas, malas e intermedias) según el índice de abundancia de topillos (ver en Daan y Dijkstra 1988, p 94, tabla 3 y p 98 figura 3a). Ellos encontraron que había una correlación lineal entre las medias anuales del tamaño (c) y fecha de puesta (d); dicha relación lineal está dada por: $c = 9.495 - 0.03647 d$ ($r = 0.86$; $n = 20$; $P < 0.001$). Si la fecha de puesta determina el tamaño de la misma independientemente del alimento disponible, entonces se esperaría que los puntos estuvieran igualmente distribuidos a

ambos lados de la línea de regresión, independientemente de las características alimenticias del año. Sin embargo, en años buenos todos los puntos están por encima de la línea de regresión, como también ocurre con dos grupos que recibieron alimento suplementario. Este resultado difiere significativamente de lo predicho por la hipótesis de Daan (Tabla 1.3, $P < 0.01$, test de los signos).

Tabla 1.3: Diferencias entre los tamaños de puesta observados y los esperados según la fecha de puesta, en dos poblaciones de cernícalos holandeses, en años con diferentes disponibilidad de roedores. Datos según Daan y Dijkstra (1988, en la tabla 3, pág. 94).

Indice de topillos	Año	Area	Fecha media de puesta	Tamaño medio de puesta	Tamaño de puesta esperado	(1)
Alto	1960	F	107.4	5.65	5.58	+
Alto	1964	F	110.0	5.50	5.48	+
Alto	1986	F	120.3	5.24	5.11	+
Alto	1977	L	113.4	5.42	5.36	+
Alto	1980	L	114.4	5.53	5.32	+
Alto	1983	L	119.0	5.44	5.16	+
Alto	1986	L	122.9	5.15	5.01	+
Alto	(2)		109	5.55	5.52	+
Alto	(3)		132	4.85	4.68	+
	1961	F	118.1	4.94	5.19	-
	1963	F	121.9	5.24	5.05	+
	1965	F	103.4	5.69	5.72	-
	1987	F	113.4	5.37	5.36	+
	1981	L	109.3	5.14	5.51	-
	1984	L	115.3	5.00	5.29	-
	1987	L	128.5	4.84	4.81	+
Bajo	1962	F	142.4	4.03	4.30	-
Bajo	1985	F	120.6	5.23	5.10	+
Bajo	1978	L	127.8	4.59	4.83	-
Bajo	1979	L	130.8	4.67	4.72	-
Bajo	1982	L	122.7	4.91	5.02	-
Bajo	1985	L	132.7	5.00	4.66	+

F = Flevoland, L = Lauwersmeer.

(1) Diferencia: Tamaños de puesta observado - esperado.

(2) y (3) Grupos de parejas que recibieron alimento suplementario (Meijer et al. 1989).

Daan et al. (1988) conocían las funciones de $V_0(t)$ y $C(t)$ (ver arriba) para su población de cernícalos; así pudieron

que maximizan el valor reproductivo de la puesta. Sus predicciones se ajustaban con los valores observados cuando los compararon con la fecha media a la cual debía ser hecho cada tamaño de puesta (Figura 7 en Daan *et al.* 1988); sin embargo si se compara con el tamaño de puesta medio hecho en cada fecha se observa que no se corresponden con las predicciones (Fig. 1.6). Esta discrepancia entre los valores observados se explica si hay cambios en la relación entre fecha y tamaño de puesta; por tanto parece que el tamaño de puesta tampoco está determinado solamente por la fecha en la población de cernícalos holandeses.

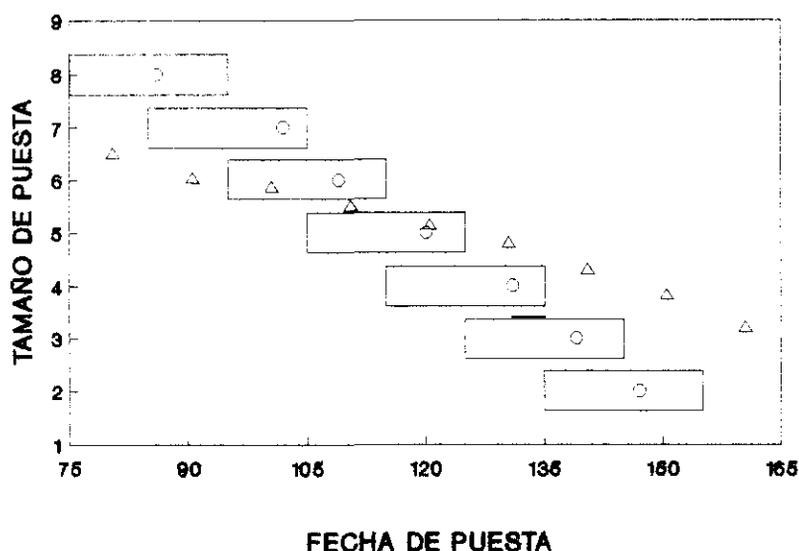


Figura 1.6: Fecha y tamaño de puesta en la población holandesa de cernícalos. Los rectángulos representan las combinaciones óptimas de fecha y tamaño de puesta, cuando la primera determina la segunda variable. Las predicciones coinciden con las observaciones cuando aquellas se comparan con las fechas medias correspondientes a cada tamaño de puesta (círculos); sin embargo, difieren cuando se comparan con los tamaños de puesta medios que se hacen en cada fecha (triángulos). Datos según figura 7 en Daan *et al.* 1988 y tabla 3 en Beukeboom *et al.* 1988.

4.2. La fecha y el tamaño de puesta óptimos

El modelo de Daan *et al.* (1988) predice las combinaciones óptimas de fecha y tamaño de puesta que resultan del compromiso entre retrasar la reproducción para poder alimentar más pollos y reducir a cambio la probabilidad de supervivencia de cada uno de ellos. Según este modelo, la solución para las parejas de menor calidad es poner más tarde que otras de mejores condiciones; sin embargo, las primeras no pueden alimentar tantos pollos como las de calidad superior. Por tanto, el declive estacional en el tamaño de puesta ocurrirá siempre que haya diversidad en la calidad de los padres o de sus territorios, dentro de una población.

A pesar de la covariación entre el tamaño y la fecha de puesta, los padres no maximizarían su valor reproductivo si el tamaño de puesta estuviera próximamente determinado por la fecha, ya que puede haber casos de parejas que ponen después de su fecha óptima o habitats en los cuales hay variaciones interanuales en el tiempo del año de mayor disponibilidad de alimento, que hacen variar la relación entre fecha y tamaño de puesta óptimos. Cuando una hembra "escoge" una fecha de puesta (cualquiera que sea), la mejor puesta posible es aquella que conduce al número de pollos que puede alimentar adecuadamente (Figs. 1.2 y 1.3); de modo que si hay alguna correlación entre alimento disponible antes de la puesta y durante el periodo de crianza de los pollos (p.ej.

Benkman 1990; Davis y Graham 1991; Donazar *et al.* 1992); Tye 1992), entonces el alimento ingerido diariamente durante el periodo de cortejo podría ser un indicador del número de pollos alimentables. Por tanto, la selección natural puede haber favorecido algún mecanismo de determinación próxima del tamaño de puesta a través de la tasa ingerida de alimento. Este punto de vista difiere de las conclusiones de Daan *et al.* (1988), pero es apoyado por los resultados puesto que las puestas más grandes no fueron las primeras; además, hubo cambios en la relación entre tamaño y fecha de puesta dependiendo del alimento disponible.

5. Resumen

En este estudio se revisa el modelo de Daan *et al.* (1988) sobre la optimización de la fecha y tamaño de puesta, llegando a conclusiones diferentes de las de sus autores. El modelo predice que el declive estacional del tamaño de puesta es una consecuencia de la diversidad de calidades parentales que hay dentro de una población. Contrariamente a las conclusiones de los autores del modelo, el efecto de la fecha sobre el tamaño de puesta no explicaría su decrecimiento estacional.

También se realizó un experimento con alimento suplementario para ver si el declive estacional en el tamaño de puesta se debe a un efecto próximo de la fecha o de la calidad parental. Las parejas con alimento suplementario pusieron antes y más huevos que las parejas control. Al comparar el tamaño de puesta de parejas alimentadas con otras que no recibieron alimento y que pusieron en las mismas fechas, se observa que las primeras tenían puestas más grandes que las segundas; además el tamaño de puesta decreció con la fecha de puesta en las parejas no suplementadas pero no en las experimentales. Estos cambios en la relación entre fecha y tamaño de puesta, confirman las nuevas conclusiones extraídas del modelo de Daan *et al.*

6. Referencias

- Arcese, P. y J.N.M. Smith. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in song sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57: 119-136.
- Askenmo, C. 1982. Clutch size flexibility in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 70: 189-196.
- Benkman, C.W. 1990. Intake rates and timing of crossbill reproduction. *Auk* 107: 376-386.
- Beukeboom, L., C. Dijkstra, S. Daan y T. Meijer. 1988. Seasonality of clutch size determination in the kestrel, *Falco tinnunculus*: an experimental study. *Ornis Scand.* 19: 41-48.
- Bolton, M., D. Houston y P. Monaghan. 1992. Nutritional constraints on egg formation in the lesser back-backed gull: an experimental study. *J. Anim. Ecol.*, 61: 521-532.
- Bonnin, B. y L. Strenna. 1986. Sur la biologie du faucon crécerelle *Falco tinnunculus* en Auxois. *Alauda* 54: 241-262.
- Daan, S. y C. Dijkstra. 1988. Date of birth and reproductive value of kestrel eggs: on the significance of early breeding. In *Reproductive tactics in the kestrel (Falco tinnunculus): a study in evolutionary biology*. 85-114, by C. Dijkstra, Ph.D. thesis, University of Groningen.
- Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent, y T. Meijer. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. *Proceedings of the International Ornithological Congress (Ottawa) XIXth*:

- 392-407.
- Daan, S., C. Dijkstra y J.M. Tinbergen. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114: 83-116.
- Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London.
- Davis, W.J. y D.J. Graham. 1991. The influence of food on reproductive strategies in a monogamous kingfisher (*Chloroceryle amazona*). *Auk* 108: 780-779.
- Dijkstra, C., L. Vuursteen, S. Daan, S. y D. Masman. 1982. Clutch size and laying date in the kestrel (*Falco tinnunculus* L.); effect of supplementary food. *Ibis* 124: 210-213.
- Donázar, J.A., J.J. Negro y F. Hiraldo. 1992. Functional analysis of mate feeding in the lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Ornis Scand.* 23: 190-194.
- Drent, R.H., y S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225-252.
- Fogden, M.P.L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307-343.
- Halse, S.A. y R.P. Jaensch. 1989. Breeding seasons of waterbirds in south-western Australia -the importance of rainfall. *Emu* 89: 232-249.
- Hasenclever, H., A. Kostrzewa y R. Kostrzewa. 1989. Brutbiologie des turmfalken (*Falco tinnunculus*): 16jährige untersuchungen

- in Westfalen. J. Ornith. 130: 229-237.
- Hatchwell, B.J. 1991. An experimental study of timing of breeding on the reproductive success of common guillemots (*Uria aalge*). J. Anim. Ecol., 60: 721-736.
- Hochachka, W.M. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of song sparrows. Ecology 71: 1279-1288.
- Hörnfeldt, B. y U. Eklund. 1990. The effect of food on laying date and clutch size in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. Ibis 132: 395-406.
- Hussell, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. Ecol. Monogr. 42: 317-364.
- King, J.R. 1973. Energetics of reproduction in birds. In Breeding biology of birds. (Ed. Farner, D.S) pp 77-107. Washington, D.C.; National Academy of Sciences.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds: a review. Ardea 58: 1-125.
- Kluijver, H.N. 1951. The population ecology of the great tit *Parus major*. Ardea 39: 1-135.
- Korpimäki, E. 1990. Low repeatability of laying date and clutch size in Tengmalm's owl: an adaptation to fluctuating food conditions. Ornis Scand. 21: 282-286.
- Lack, D. 1966. Population studies of birds. Oxford University Press.
- Marchant, S. 1959. The breeding season in S. W. Ecuador. Ibis 101: 137-152.

- Masman, D., C. Dijkstra, S. Daan y A. Bult. 1989. Energetic limitation of avian parental effort: Field experiments in the kestrel. *J. Evol. Biol.* 2: 435-455.
- Meijer, T., S. Daan, y C. Dijkstra, 1988. Female condition and reproduction: Effects of food manipulation in free-living and captive kestrels. *Ardea* 76: 141-154.
- Meijer, T., D. Masman y S. Daan. 1989. Energetics of reproduction in female kestrels. *Auk*, 106: 549-559.
- Millington, S.J. y P.R. Grant. 1984. The breeding ecology of the cactus finch *Geospiza scandens* on Isla Daphne Major, Galápagos. *Ardea* 72: 177-188.
- Moreau, R.E. 1950. The breeding seasons of African birds, 1. Land birds. *Ibis* 92: 223-267.
- Moreno, J. 1989. Variation in daily energy expenditure in nesting northern wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Auk* 106: 18-25.
- Newton, I. y M. Marquiss. 1984. Seasonal trends in breeding performance of sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* 53: 809-831.
- Nilsson, J.-Å. 1991. Clutch size determination in the marsh tit (*Parus palustris*). *Ecology* 72: 1757-1762.
- O'Connor, R. 1982. Habitat occupancy and regulation of clutch size in the European kestrel *Falco tinnunculus*. *Bird Study* 29: 17-26.
- Perrins, C. 1965. Population fluctuations and clutch size in the great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding season. *Ibis*

- 112: 242-255.
- Reynolds, C.M. 1972. Mute Swan weights in relation to breeding. *Wildfowl* 23: 111-118.
- Ricklefs, R.E. y J.B. Williams. 1984. Daily energy expenditure and water turnover rate of adult European starlings *Sturnus vulgaris* during the nesting cycle. *Auk* 101: 707-716.
- Tatner, P. 1990. Energetic demands during brood rearing in the wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 132: 423-435.
- Toft, C.A, D.L. Trauger y H.W. Murdy. 1984. Seasonal decline in brood sizes of sympatric waterfowl (*Anas* and *Aythya*, Anatidae) and a proposed evolutionary explanation. *J. Anim. Ecol.*, 53: 75-92.
- Tye, A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134: 273-285.
- Voous, K.H. 1950. The breeding seasons of birds in Indonesia. *Ibis* 92: 279-287.
- Williams, J.B. y K.A. Nagy. 1985. Daily energy expenditure by female savannah sparrows feeding nestlings. *Auk* 102: 187-190.
- Wrege, H. y S.T. Emlen. 1991. Breeding seasonality and reproductive success of white-fronted bee-eaters in Kenya. *Auk* 108: 673-687.

II

El efecto del alimento sobre el intervalo de puesta en el Cernícalo Vulgar: Un mecanismo para la determinación próxima del tamaño de puesta.

Contenido:

- 1. Introducción**
- 2. Métodos**
- 3. Resultados**
 - 3.1. Variaciones en el intervalo de puesta**
 - 3.2. El efecto del intervalo y de la fecha sobre el tamaño de puesta**
- 4. Discusión**
 - 4.1. Determinación próxima del tamaño de puesta**
 - 4.2. Compatibilidad entre la determinación próxima y última del tamaño de puesta**
- 5. Resumen**
- 6. Referencias**

1. Introducción

Los factores próximos que determinan el tamaño de puesta están relacionados con otros que intervienen en el cese de la producción de huevos y la reabsorción de folículos. Algunas aves como los queleas (*Quelea quelea*), acumulan reservas de proteínas que son usadas para la formación de los huevos; la puesta de huevos cesa cuando las reservas de proteínas caen a un cierto umbral. En este caso las hembras intentan poner tantos huevos como les es posible, pero están limitadas por la cantidad de proteínas que tienen almacenadas y por la tasa a la cual pueden reponerlas con su dieta diaria (Jones y Ward 1976). Este caso parece corresponderse con el de los llamados ponedores determinados, es decir, estas aves que no responden a los experimentos en los cuales se añaden o se retiran huevos mientras están poniendo (Cole 1917). Por el contrario, los ponedores indeterminados son capaces de responder a la adición o retirada de huevos, cesando la puesta o poniendo más (Cole 1917), obteniendo la demanda de proteínas de la dieta diaria (Ojanen 1983; Meijer et al. 1989). Así, las limitaciones nutricionales en estas aves no están claras (p.ej. Arnold y Rohwer 1991), aunque el estado nutricional y el tamaño de puesta puedan estar correlacionados (p.ej. Houston et al. 1983; Martin 1987).

El cese de la puesta está probablemente relacionado con el

incremento de los niveles de prolactina (Burke y Dennison 1980; Lea et al. 1981). Los altos niveles de prolactina inhiben la hormona estimulante de los folículos (FSH) y la hormona luteizante (LH), las cuales están asociadas con el desarrollo de los folículos y la ovulación respectivamente (Lehrman 1959). Los ponedores determinados e indeterminados pueden diferir en el tiempo de la liberación de la prolactina; si los niveles de prolactina son acelerados por estimulación táctil entre la placa incubadora y los huevos, como ocurre en algunas especies (p.ej. El Halawani et al. 1980; Hall y Goldsmith 1983), entonces las hembras serían ponedores indeterminados, puesto que si los huevos se retiran antes de la estimulación se puede lograr que las hembras continúen poniendo. Por el contrario, si los niveles de prolactina se elevan antes de la ovulación, como pasa en otras especies (p.ej. Hector y Goldsmith 1985), entonces las hembras no serían capaces de variar sus tamaños de puesta una vez que se ha iniciado y serían ponedores determinados. Por tanto, los ponedores determinados e indeterminados pueden funcionar con un mecanismo hormonal similar para el cese de la puesta; la diferencia que parece haber entre ellos es el tiempo en el cual se libera la prolactina, que puede ser antes o después de la puesta del primer huevo.

Meijer et al. (1990) propusieron un modelo gráfico para explicar la determinación a nivel próximo del tamaño de puesta, basándose en el mecanismo hormonal descrito arriba. De acuerdo

con estos autores, la tendencia a incubar crece con el incremento de las concentraciones de prolactina. Los niveles de prolactina muestran un incremento gradual en primavera y sufren una aceleración durante el periodo de puesta. La reabsorción de folículos y el cese de la puesta ocurren cuando las concentraciones de prolactina alcanzan un cierto umbral, llamémosle P ; de modo que cada hembra dispone de un cierto periodo de tiempo $[t(d)]$ para poner sus huevos (Fig. 2.1), el cual es igual al tiempo que tardan en alcanzar P después de aceleración de los niveles de prolactina. El tiempo $t(d)$ decrece con la fecha de puesta (d), porque la concentración de prolactina está incrementándose durante la primavera, independientemente de la puesta de huevos. En estas circunstancias, el tamaño de puesta (c) viene dado por:

$$c(d) = \frac{t(d)}{i} + a \quad [1]$$

donde, i es el intervalo de puesta medio entre huevos consecutivos y a es el número de huevos puestos antes de la aceleración de los niveles de prolactina. De este modo, cada hembra pondrá un tamaño de puesta que depende de la fecha en la que comenzo a poner, $[c(d)]$, e independientemente de su condición o del alimento disponible.

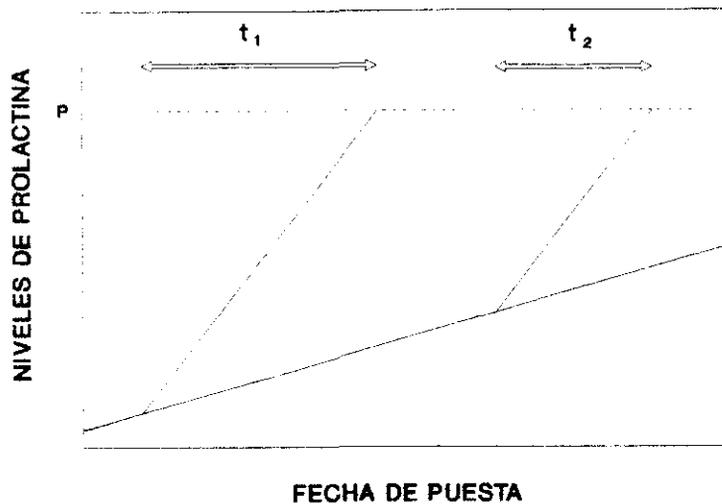


Figura 2.1: Modelo del control próximo del tamaño de puesta (basado en Meijer et al. 1990). Cuando las hembras empiezan a poner huevos se elevan sus niveles de prolactina; la puesta cesa cuando estos alcanzan el umbral P . El tiempo disponible para poner huevos (t) decrece con el avance de la estación ($t_1 > t_2$).

El intervalo de puesta, i , ha sido raramente tratado en la literatura ornitológica. Sin embargo, se sabe que varía entre especies (Astheimer 1985) y dentro de algunas especies (von Haartman 1990; Village 1990; Beissinger y Waltman 1991). Lack (1968) Y Astheimer (1985) sugirieron que estas variaciones en el intervalo de puesta podrían reflejar diferencias en la capacidad de obtener energía para la formación de los huevos. King (1973) mostró que en aquellas aves en las que los folículos comienzan a desarrollarse a intervalos periódicos de n días, la demanda energética diaria para la formación de los huevos alcanza un pico que es independiente del tamaño de la puesta. Este pico se alcanza n días antes de la puesta del primer huevo y debe ser

sostenido tanto tiempo como estén desarrollándose nuevos folículos. Si una hembra no puede ingerir tantos nutrientes como sean necesarios durante la puesta, podría reducir la demanda prolongando el tiempo de formación de cada huevo; por tanto, incrementando el intervalo de puesta entre huevos consecutivos (Fig. 2.2). En este caso, el intervalo medio dependería de la energía diariamente ingerida por la hembra, es decir $i(e)$, y la ecuación [1] sería:

$$c(d, e) = \frac{t(d)}{i(e)} + a \quad [2]$$

donde el tamaño de puesta depende de la energía ingerida diariamente (e) y de la fecha de puesta (d).

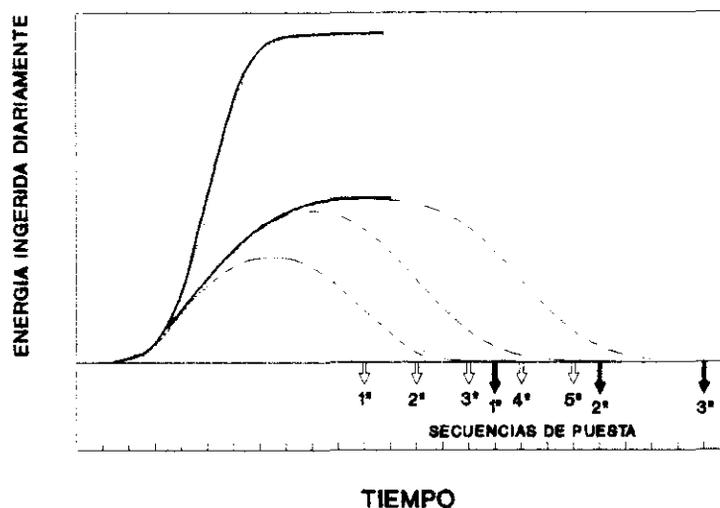


Figura 2.2: Modelo del reparto de energía para la formación de los huevos (basado en King 1973). Las líneas continuas representan la energía ingerida diariamente; la línea de puntos y la de rayas representan el reparto de la energía entre los folículos que están desarrollándose. La puesta de los huevos es indicada por las flechas. Si la energía ingerida diariamente decrece, el intervalo entre huevos aumenta.

Las ecuaciones [1] y [2] están basadas sobre el mismo modelo, pero representan dos hipótesis alternativas sobre la relación causal entre el alimento disponible y el tamaño de puesta. Con la hipótesis 1, el alimento disponible puede afectar a la fecha de puesta que a su vez determina su tamaño. La hipótesis 2 predice que el tamaño de puesta es determinado por ambos factores, fecha de puesta y alimento. En este capítulo se van a contrastar estas hipótesis. Para ello se hizo un experimento con alimento suplementario en una población de Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*) para ver si el alimento tiene algún efecto sobre el intervalo de puesta y sobre el número de huevos que ponen las hembras.

2. Métodos

En la primavera de 1990 se realizó un experimento con alimento suplementario en una población de cernícalos de la provincia de Cuenca (ver capítulo I). Esta población cria en cavidades de rocas y algunas parejas en viejos nidos de córvidos situados en árboles. Todas las parejas fueron localizadas algunas semanas antes del comienzo de la puesta. A dieciseis parejas escogidas al azar se les ofreció alimento suplementario desde al menos 17 días antes de poner su primer huevo ($x \pm de, 44 \pm 20$

días), es decir, aproximadamente el doble de lo que los cernícalos suelen tardar en desarrollar un huevo (Meijer et al. 1989). El alimento consistió en pollos de gallina, que fueron depositados en los nidos, en raciones de 3 pollos por pareja (unos 120-150 g) cada dos días. En todas las parejas experimentales se comprobó que tomaban el alimento suplementario, ya que fueron encontradas egagrópilas de color amarillo en sus nidos y dormideros habituales. La alimentación suplementaria se suspendió dos días más tarde de la puesta del último huevo. El grupo control incluye 9 parejas que no recibieron alimento extra. Otras 6 parejas que tampoco recibieron alimento no fueron incluidas en los análisis porque no se pudo registrar sus intervalos de puesta.

Los nidos fueron inspeccionados cada dos días, desde mediados de abril hasta que los cernícalos pusieron su primer huevo. Después, el nido fue visitado diariamente hasta que las puestas estuvieron completas. Las visitas a los nidos empezaron dos horas después de la salida del sol. Además se hizo una segunda visita por la tarde si las hembras no habían puesto otro huevo al cabo del intervalo normal de dos días. Los huevos fueron marcados con rotulador a prueba de agua. Se consideró que las puestas habían concluido cuando no había ningún huevo nuevo después de cinco días desde la puesta del último.

En los análisis se considera que el tiempo tardado para completar la puesta fue el producto del intervalo medio por

tamaño de puesta menos uno, es decir $[i (c-1)]$.

3. Resultados

3.1. Variaciones en el intervalo de puesta

Los cernícalos pusieron sus huevos con intervalos que oscilaron entre 1 y 4 días. El intervalo medio fue de 2.12 días (d.e. = 0.54, $n = 66$). El intervalo modal fue de 2 días (74.2%) y los intervalos de 1, 3 y 4 días ocurrieron con frecuencias de 7.6%, 16.7% y 1.5%, respectivamente. El intervalo medio por pareja varió entre 1.67 y 4 días. Doce parejas de las 25 (48%) pusieron sus huevos con intervalos medios de 2 días.

El intervalo medio fue significativamente mayor en las parejas control que en las experimentales (Tabla 1). Por tanto el intervalo de puesta entre sucesivos huevos parece estar condicionado por la energía ingerida diariamente, como se considera en la hipótesis 2.

3.2. El efecto del intervalo y de la fecha sobre el tamaño de puesta

El intervalo de puesta medio estuvo negativamente correla

cionado con el tamaño de la puesta en las parejas experimentales ($r = -0.63$; $n = 16$; $P < 0.01$), en los controles ($r = -0.79$; $n = 9$; $P < 0.01$) y en ambos grupos combinados ($r = -0.79$; $n = 25$; $P < 0.0001$; Fig. 2.3). Este resultado confirma la hipótesis 2, que predice que el intervalo de puesta tendría un efecto negativo sobre el tamaño de puesta.

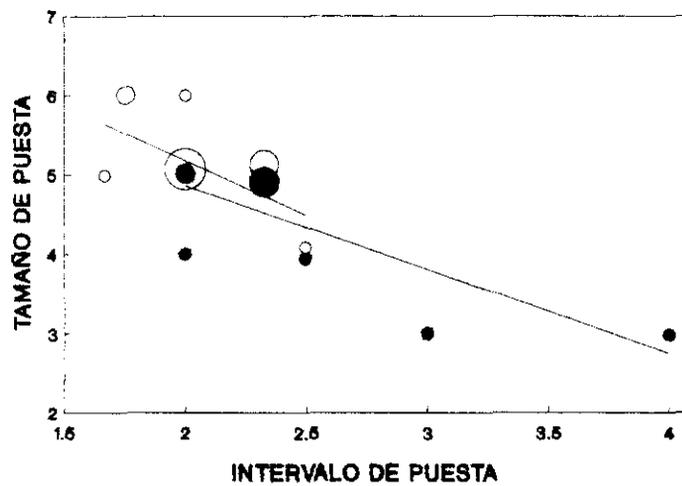


Figura 2.3: El tamaño de puesta en relación al intervalo medio en parejas con alimento suplementario (puntos blancos) y sin él (puntos oscuros). Los puntos en orden creciente de tamaño representan una, dos, tres y ocho parejas. En suplementadas: $y = 7.95 (\pm 0.93 \text{ e.s.}) - 1.38 (\pm 0.45 \text{ e.s.}) x$; en los controles: $y = 6.96 (\pm 0.81 \text{ e.s.}) - 1.05 (\pm 0.31 \text{ e.s.}) x$.

Con ambas hipótesis, el tiempo necesario para completar la puesta ($t(d)+a$) tendría un efecto positivo sobre el tamaño de puesta. En efecto, las dos variables se correlacionaban positivamente ($r = 0.62$; $n = 25$; $P < 0.001$; Fig. 2.4). La correlación no aclara en cual de los dos sentidos se establece la

relación causa-efecto. Si fuera el tamaño de puesta lo que determina el tiempo que tardan en poner se esperaría que las parejas suplementadas hubieran estado más días poniendo que las controles, puesto que sus tamaños de puesta fueron mayores. Sin embargo no hubo diferencias significativas entre ambos grupos (*U*-test, $U = 62.5$; $P = 0.3$; Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Comparación del intervalo de puesta, tiempo poniendo huevos y tamaño de puesta entre aves con y sin alimento suplementario. ($\bar{x} \pm d.e. (n)$)

	Con alimento suplementario	Controles	<i>U</i>	<i>P</i>
Intervalo de puesta	2.04 ± 0.22 (16)	2.50 ± 0.65 (9)	33.5	0.02
Tiempo poniendo	8.3 ± 0.8 (16)	7.9 ± 1.2 (9)	66.5	0.30
Tamaño de puesta	5.1 ± 0.5 (16)	4.3 ± 0.7 (9)	36.0	0.04

U-test, dos colas.

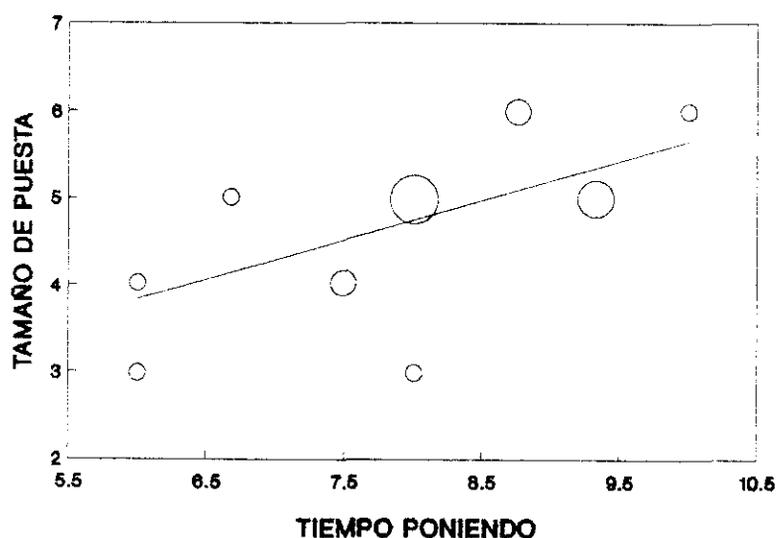


Figura 2.4: Tamaño de puesta en relación al tiempo tardado en completarla.

Línea de regresión: $y = 1.09 - 0.46 x$.

La fecha de puesta afectaría al tamaño de puesta, si el tiempo tardado en completarla decrece con el avance de la estación (Meijer *et al.* 1990). Ciertamente, hubo una correlación negativa entre ambas variables, pero no significativa ($r = -0.30$; $n = 25$; $P = 0.14$; Fig. 2.5); de modo que no se puede esperar una gran influencia de la fecha sobre el tamaño de puesta. De hecho, la relación negativa existente entre las dos variables ($r = -0.42$; $n = 25$; $P = 0.36$; Fig. 2.6) puede ser porque el alimento influya sobre ambas independientemente (véase Capítulo I), puesto que el efecto de la fecha sobre el tamaño de puesta desaparece cuando el intervalo de puesta es también considerado en una regresión múltiple (Tabla 2.2).

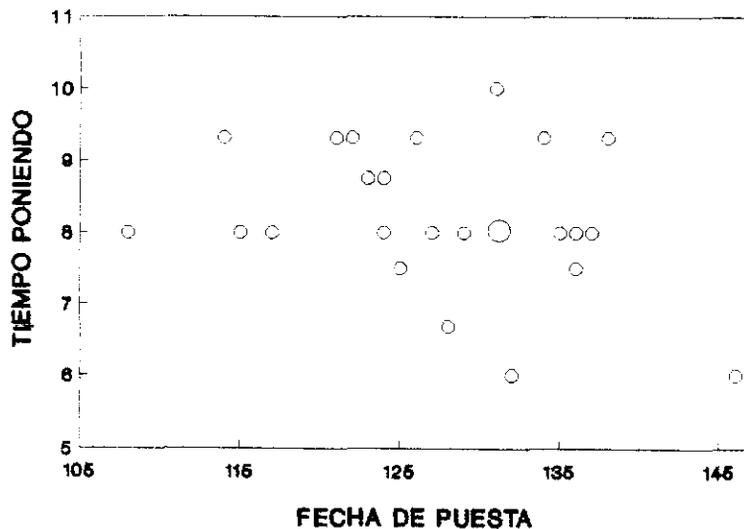


Figura 2.5: Tiempo tardado en completar la puesta en relación a la fecha de inicio de esta.

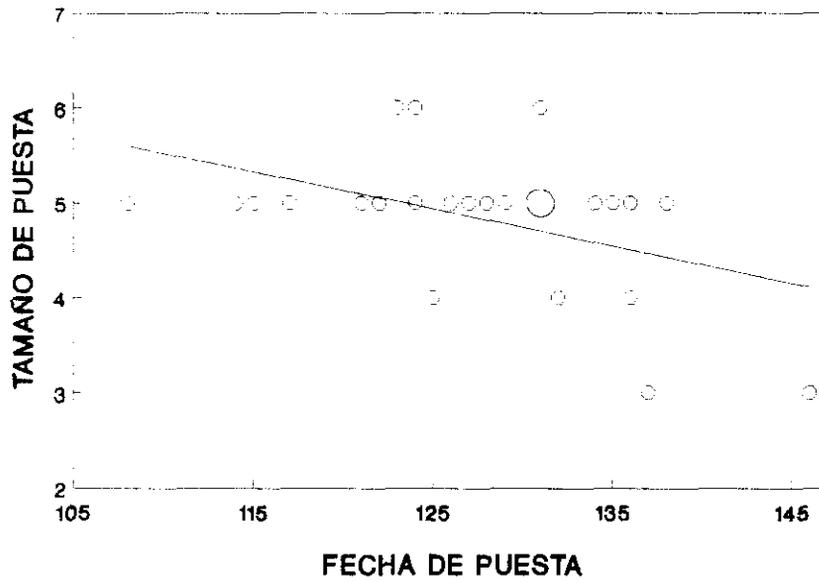


Figura 2.6: Tamaño de puesta en relación a la fecha de puesta. Los puntos en orden creciente representan una y dos parejas.

Tabla 2.2: Análisis de regresión múltiple del efecto de la fecha y del intervalo sobre el tamaño de puesta.

Variable independiente	β	t	P
Fecha de puesta	-0.015	1.24	0.227
Intervalo de puesta	-1.147	5.29	< 0.0001

Modelo: $F_{2,22} = 20.5; P < 0.0001$

4. Discusión

4.1. Determinación próxima del tamaño de puesta

Meijer *et al.* (1990) propusieron un modelo sobre el control próximo del tamaño. De acuerdo con el modelo, los niveles de prolactina incrementan durante el periodo de puesta hasta que se alcanza un umbral, después del cual comienza la reabsorción de los folículos y cesa la puesta. Por tanto, las hembras tienen un tiempo limitado para poner sus huevos, el cual determina sus tamaños de puesta. Este estudio corrobora la hipótesis, puesto que el tiempo que tardan en completar la puesta afecta al tamaño de la misma. El sentido de esta relación causal puede estar determinado por otras presiones selectivas, como es el hecho de que los huevos sin incubar pierdan viabilidad con el tiempo (Arnold *et al.* 1987; Veiga 1992).

La propuesta inicial de este estudio fue ver si el intervalo de puesta entre dos huevos sucesivos era variable; en cuyo caso tendría un papel básico en la determinación del tamaño de puesta (hipótesis 2). Los resultados confirmaron esta hipótesis, puesto que el intervalo de puesta varió con la disponibilidad de alimento. Además, el 63% de la varianza en el tamaño de puesta estuvo razonada por el intervalo. Por tanto el alimento puede influir el tamaño de la puesta, como también se ha visto en otros estudios experimentales con alimento suplementario (Newton y

Marquiss 1981; Arcese y Smith 1988; Hörnfeldt y Eklund 1990; Nilsson 1991; Bolton *et al.* 1992; Capítulo I). Además, sería útil ver si el efecto del alimento sobre el tamaño de puesta de otras especies se hace a través del intervalo de puesta como parece suceder en el cernícalo.

Según Meijer *et al.* (1990), la fecha de puesta tendría un efecto sobre el tamaño de la misma porque los niveles de prolactina van incrementándose a lo largo de la primavera, independientemente del inicio de la puesta. Así, el tiempo disponible para completar la puesta (t) decrece con el avance de la estación. Los resultados indicaron que solamente el 9% de la varianza de t es razonada por la fecha de puesta. Por tanto, cualquier relación que haya en esta población entre la fecha y el tamaño de la puesta, será por el efecto que tiene el alimento sobre las dos variables independientemente. De hecho, la típica reducción del tamaño de puesta con la estación no se dio entre las aves alimentadas (Capítulo I).

4.2. Compatibilidad entre la determinación próxima y última del tamaño de puesta

Lack (1947) sugirió que el tamaño de puesta de las especies nidícolas está últimamente determinado por el número máximo de pollos que pueden alimentar adecuadamente los padres. Esta hipótesis ha sido contrastada mediante experimentos, manipulando

el tamaño de pollada. Estos experimentos mostraron, además, que las aves optimizan individualmente sus tamaños de puesta; puesto que las puestas sin manipular fueron más productivas que las alargadas o reducidas (p.ej. Gustafsson y Sutherland 1988; Pettifor *et al.* 1988; Lindén 1990; Pettifor 1993). Por tanto, el mecanismo próximo para la determinación del tamaño de puesta debe permitir de alguna manera el ajuste al número de pollos alimentables. Para lograr este ajuste es necesario que haya algún elemento que sirva de enlace entre los factores últimos y próximos que controlan el tamaño de puesta. Dicho elemento debe combinar dos funciones: ser un indicador del tamaño de pollada óptimo y a la vez limitar el tamaño de puesta a nivel próximo.

La tasa de alimento ingerido diariamente cumple con las condiciones requeridas para servir de enlace entre la determinación próxima y última del tamaño de puesta. Por un lado se ha visto arriba que puede afectar a la producción de huevos a través del intervalo de puesta; por otro lado puede ser un indicador del número de pollos alimentables, siempre que el alimento disponible en el futuro dependa de las condiciones previas (p.ej. Benkman 1990; Donázar *et al.* 1992; Tye 1992). Así pues, la tasa de alimento ingerido parece estar relacionada con ambos, el tamaño de puesta óptimo y el factible. Para lograr el ajuste individual, la selección natural puede actuar sobre cualquiera de los parámetros de la ecuación [2] (a , t , i), operando sobre el momento en el cual se aceleran los niveles de

prolactina, sobre el valor de la aceleración de estos niveles o sobre la cantidad de energía invertida por huevo (Fig. 2.7). Así, puede haber una correlación negativa entre el tamaño de puesta y el del huevo de las aves nidícolas (p.ej. Ojanen et al. 1978; Soler y Soler 1992), como ocurre en otros animales (p.ej. Fleming y Gross 1990; Sinervo 1990), pero no necesariamente (p.ej. Hussell 1972; Järvinen 1991) puesto que hay otras vías para que el tamaño de puesta pueda evolucionar; por eso, aunque el tamaño de puesta de las aves nidícolas este limitado por el alimento ingerido, no es limitación en sentido estricto, si no más bien es un mecanismo para su optimización.

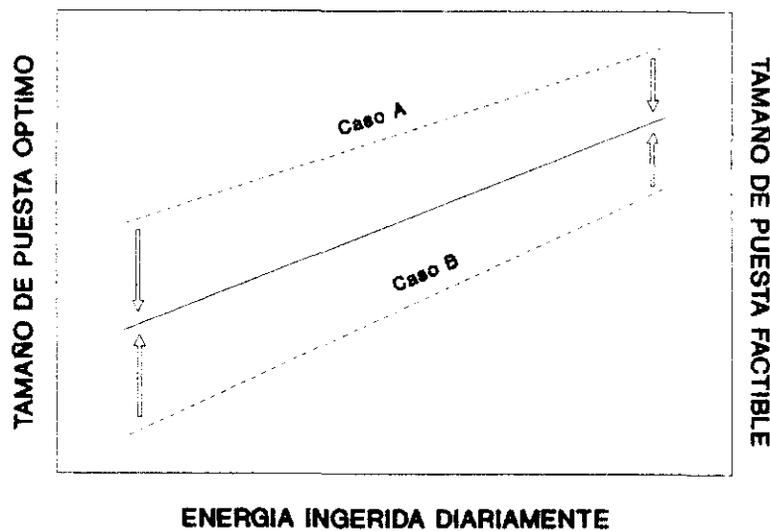


Figura 2.7: Ajuste entre la determinación próxima y última del tamaño de puesta. La línea continua representa el tamaño óptimo de puesta y las líneas discontinuas el tamaño factible que pueden poner las hembras en relación a la tasa de energía ingerida. En el caso A, el tamaño de puesta factible es mayor que el óptimo; la selección natural actúa reduciendo a y o $t(d)$ y/o incrementando $i(e)$ (ver ec. [2]). En el caso B ocurre lo contrario.

5. Resumen

En este capítulo se sugiere que si el de puesta entre dos huevos sucesivos es una variable dependiente de la tasa de energía ingerida, entonces el alimento tendría un papel básico en la determinación del tamaño de puesta a nivel próximo. Para contrastar esta hipótesis se hizo un experimento con alimento suplementario en una población de cernícalos (*Falco tinnunculus*). Las parejas que recibieron alimento suplementario pusieron más huevos y a intervalos más cortos que los controles, pero tardaron más en completar sus puestas. El tamaño de puesta estuvo negativamente correlacionado con el intervalo y con la fecha de puesta, pero el efecto de la fecha desaparece cuando el intervalo de puesta es controlado. Por tanto alimento ingerido afectó al tamaño de puesta a través del intervalo de puesta, pero no de la fecha.

6. Referencias

- Arcese, P., and J.N.M. Smith. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57:119-136.
- Arnold, T.W. and F.C. Rohwer. 1991. Do egg formation costs limit

- clutch size in waterfowl? A skeptical view. *Condor* 93:1032-1038.
- Arnold, T.W., F.C. Rohwer and T. Armstrong. 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *Am. Nat.* 130:643-653.
- Astheimer, L.B. 1985. Long laying intervals: a possible mechanism and its implications. *Auk* 102:401-409.
- Beissinger, S.R. and J.R. Waltman. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. *Auk* 108: 863-871.
- Benkman, C.W. 1990. Intake rates and timing of crossbill reproduction. *Auk* 107:376-386.
- Bolton, M., D. Houston and P. Monaghan. 1992. Nutritional constraints on egg formation in the Lesser Black-backed gull: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 61:521-532.
- Burke, W.H. and P.T. Dennison. 1980. Prolactin and luteinizing hormone levels in female turkeys (*Meleagris gallopavo*) during a photoinduced reproductive cycle and broodiness. *Gen. Comp. Endocrinol.* 41:92-100.
- Cole, L.J. 1917. Determinate and indeterminate laying cycles in birds. *Anat. Rec.* 11:504-505.
- Donázar, J.A., J.J. Negro, and F. Hiraldo. 1992. Functional analysis of mate feeding in the Lesser Kestrel, *Falco naumanni*. *Ornis Scand.* 23:190-194.
- El Halawani, M.E., W.H. Burke and P.T. Dennison. 1980. Effect of

- nest deprivation on serum prolactin level in nesting female turkeys. *Biol. Reprod.* 23:118-123.
- Fleming, I.A. y M.R. Gross. 1990. Latitudinal clines: A trade-off between egg number and size in pacific salmon. *Ecology* 71: 1-11.
- Gustafsson, L., and W.J. Sutherland. 1988. The costs of reproduction in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:813-815.
- von Haartman, L. 1990. Breeding time of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Pages 1-16 In *Population biology in passerine birds. An integrated approach.* (Blondel, J., A Gosler, J.-D Lebreton and R. McCleery, eds). Berlin: Springer.
- Hall, M.R. and A.R. Goldsmith. 1983. Factors affecting prolactin secretion during breeding and incubation in the domestic duck. *Gen. Comp. Endocrinol.* 49:270-276.
- Hector, J.A.L. and A.R. Goldsmith. 1985. The role of prolactin during incubation: comparative studies of three *Diomedea albatrosses*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 60:236-243.
- Hörnfeldt, B. and U. Eklund. 1990. The effect of food on laying date and clutch size in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*. *Ibis* 132:395-406.
- Houston, D.C., P.J. Jones and R.M. Sibly. 1983. The effect of female condition on egg laying in Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*. *J. Zool Lond.* 200:509-520.

- Hussell, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol. Monogr.* 42:317-364.
- Järvinen, A. 1991. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fenn.* 68:99-104.
- Jones, P.J. and P. Ward. 1976. The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the Red-billed Quelea, *Quelea quelea*. *Ibis* 118:547-574.
- King, J.R. 1973. Energetics of reproduction in birds. Pages 77-107 In *Breeding biology of birds*. (Ed. Farner, D.S). Washington, D.C.; National Academy of Sciences.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89:302-352.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptation for breeding in birds*. London, Chapman and Hall.
- Lea, R.W., A.S.M. Dods, P.J. Sharp and A. Chadwick. 1981. The possible role of prolactin in the regulation of nesting behaviour and the secretion of luteinizing hormone in broody bantams. *J. Endocrinol.* 91:89-97.
- Lehrman, D. 1959. Hormonal responses to extral stimuli in birds. *Ibis* 101:478-496.
- Lindén, M. 1990. Reproductive investment and its fitness consequences in the Great Tit *Parus major*. Ph. D. Thesis. Uppsala University.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:453-487.

- Meijer, T., D. Masman, and S. Daan. 1989. Energetics of reproduction in female Kestrels. *Auk* 106:549-559.
- Meijer, T., S. Daan and M. Hall. 1990. Laying date and clutch size in the kestrel: The proximate control of covarition of laying date and clutch size. *Behaviour* 114:117-136.
- Newton, I., and M. Marquiss. 1981. Effect of additional food on laying dates and clutch-sizes of Sparrowhawks. *Ornis Scand.* 12:224-229.
- Nilsson, J.-A. 1991. Clutch size determination in the Marsh Tit (*Parus palustris*). *Ecology* 72:1757-1762.
- Ojanen, M. 1983. Egg development and the related nutrient reserve depletion in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Ann. Zool. Fennici* 20:293-300.
- Ojanen, M., M. Orell y R.A. Väisänen. 1978. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis Fenn.* 55:60-68.
- Pettifor, R.A. 1993. Brood-manipulation experiments. I. The number of offspring surviving per nest in Blue Tits (*Parus caeruleus*). *J. Anim. Ecol.* 62:131-144.
- Pettifor, R.A., C.M. Perrins and R.H. McCleery. 1988. Individual optimization of clutch size in Great Tits. *Nature* 336: 160-162.
- Sinervo, B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size

- and its effects on offspring performance. *Evolution* 44:279-294.
- Soler, M. y J.J. Soler. 1992. Latitudinal trends in clutch size in single brooded hole nesting bird species: A new hypothesis. *Ardea* 80:293-300.
- Tye, A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134:273-285.
- Veiga, J.P. 1992. Hatching asynchrony in the House Sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. *Am. Nat.* 139:669-675.
- Village, A. 1991. *The kestrel*. T & AD Poyser. London.

III

Sobre los factores que desencadenan el comienzo de la reproducción y la capacidad de las aves nidícolas para predecir las condiciones futuras de alimento

Contenido:

- 1. Introducción**
- 2. Los modelos**
 - 2.1. Modelo del alimento**
 - 2.2. Modelo del tiempo**
- 3. Análisis de los modelos**
- 4. Discusión**
- 5. Resumen**
- 6. Referencias**

1. Introducción

La cantidad de alimento disponible es el factor último que controla la temporada de reproducción, ya que los padres que crían cuando es este más abundante tendrán más descendientes (Lack 1968). En las poblaciones de aves se observa que el éxito reproductivo decrece con el avance de la estación, es decir, las parejas que ponen más tarde crían menos pollos que las que lo hacen antes (e.g. Perrins 1965; Klomp 1970; Daan y Dijkstra 1988; Hatcwell 1991). Esto parece indicar que hay algunas parejas que crían más tarde del tiempo ecológicamente óptimo para la reproducción. Perrins (1970) sugirió que el ajuste de la fecha de puesta al tiempo óptimo de reproducción estaría limitado por el alimento disponible en el periodo de formación de los huevos. De esta forma, las hembras empezarían a poner tan pronto como sean capaces de encontrar alimento para formar los huevos; de modo que la fecha de puesta se adelantaría tanto como se incrementa el alimento disponible. La hipótesis de Perrins no parece muy convincente puesto que en los experimentos con alimento suplementario se ha adelantado la fecha media de puesta (revisión en Martin 1987) pero no se ha alterado el comienzo de la reproducción (revisión en Schultz 1991). Schultz (1991) sugirió que habría un nivel de saturación de reservas, por debajo del cual la reproducción se retrasaría, mientras que por encima de

este la fecha de puesta no estaría relacionada con el alimento disponible o el estado nutricional. Entre estos individuos con buenas condiciones alimentarias, el comportamiento reproductivo sería activado por otros factores próximos como el fotoperiodo.

El modelo del punto de saturación de Schultz podría ser criticable puesto que no explicó por qué el alimento dispara el sistema reproductivo en unas aves pero no en otras. Sin embargo el modelo también puede darse cuando hay un factor, que no está relacionado con la cantidad de alimento, que actúa de disparador de las actividades reproductivas para toda la población, incluso para estas parejas de un bajo estatus nutricional. Una vez activado el sistema reproductivo, cada hembra intentaría poner lo antes posible; de modo que el alimento disponible operaría entonces como un factor limitante. Así, habría una relación entre alimento disponible y fecha de puesta, pero con una asíntota en el tiempo de activación del sistema reproductivo.

Las hipótesis de Perrins y la de Schultz difieren en el factor próximo que desencadena el comienzo de la reproducción; el alimento en el primer caso u otro factor relacionado con el tiempo en el segundo. En este capítulo, se analizará teóricamente las implicaciones de estos factores sobre la capacidad para predecir las condiciones futuras de alimento. Dado que las aves nidícolas ajustan su tamaño de puesta al número de pollos que pueden alimentar adecuadamente (e.g. Gustafsson y Sutherland 1988; Pettifor *et al.* 1988; Dijkstra *et al.* 1990; Lindén 1990),

un requisito para la evolución de este ajuste es que las aves sean capaces de predecir sus recursos en el momento de escoger el tamaño de puesta (Askenmo 1982; Slagsvold y Lifjeld 1988).

2. Los modelos

Se supone que el sistema reproductivo de un ave se dispara cuando se alcanza un cierto umbral, de un determinado factor próximo. Después, las hembras acumularán nutrientes para poner tan pronto como sean capaces. Se asume que cada hembra necesita igual suma de energía para empezar a poner (King 1973; Houston *et al.* 1983; Meijer *et al.* 1989). Por último se supone que el tamaño de puesta vendrá determinado por la tasa de ganancia de nutrientes; pues generalmente hay una relación significativa entre el alimento ingerido durante el periodo de cortejo y el número de huevos de la puesta (revisiones en Martin 1987, Arcese y Smith 1988). Se consideran dos posibles factores próximos que pueden disparar la reproducción: el alimento (Fig. 3.1a) y el tiempo (Fig. 3.1b).

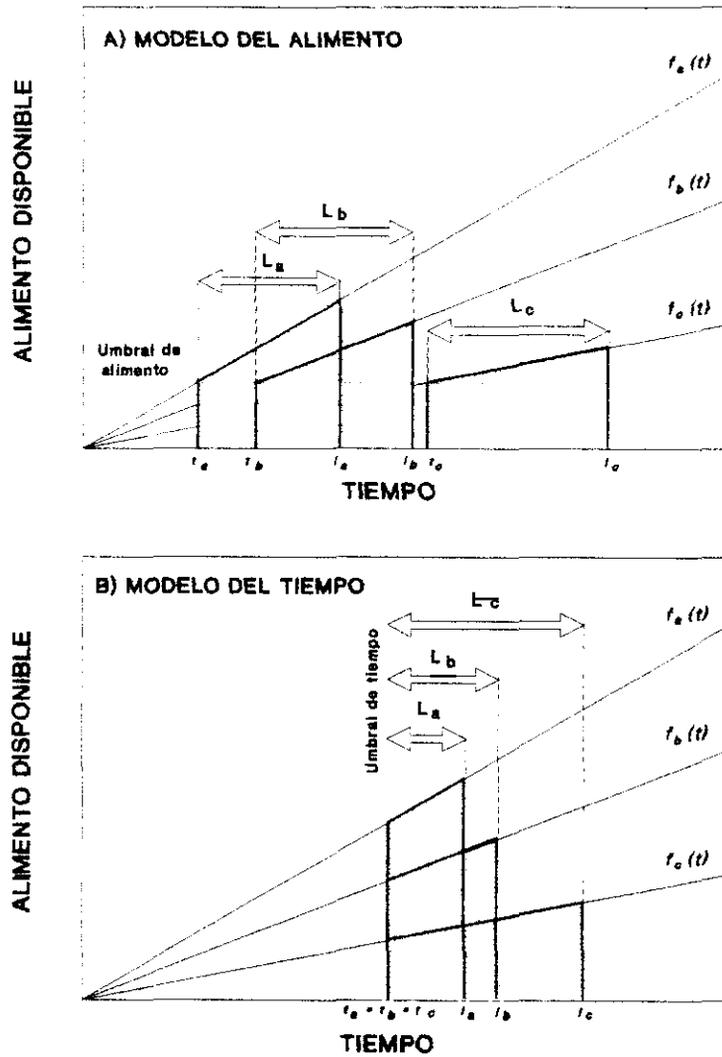


Figura 3.1: Modelos sobre el desencadenamiento de la reproducción. (A) Modelo del alimento disponible y (B) Modelo del tiempo. $f_a(t)$, $f_b(t)$ y $f_c(t)$ corresponden al alimento disponible dependiendo del tiempo del año, para padres de tres calidades diferentes (a, b y c). Las líneas de puntos son los umbrales de tiempo y alimento, en los cuales se activa el sistema reproductivo; t_a , t_b y t_c es el momento en el que sobrepasan el umbral cada una de las categorías parentales. l_a , l_b y l_c son las fechas de puesta y L_a , L_b y L_c el tiempo que tardan en iniciar la puesta desde que comienzan a almacenar reservas para la puesta. El área de puntos, incluida dentro de las líneas gruesas es la energía necesaria para empezar a poner, la cual es igual para todos.

2.1. Modelo del alimento

Si el sistema reproductivo es activado al alcanzarse un cierto nivel de alimento disponible, cada pareja cruzará el umbral de activación en tiempos diferentes, dependiendo de su calidad. Sin embargo, la disponibilidad de alimento en el momento de cruzar el umbral será igual para todos, independientemente de su calidad (Fig. 3.1a). La reproducción se intentaría siempre que el alimento sobrepase el umbral de activación; por tanto la fecha de puesta avanzaría tanto como se incrementa el alimento disponible.

2.2. Modelo del tiempo

En el modelo del tiempo hay un factor que está relacionado con el tiempo de máxima disponibilidad de alimento y que desencadena la reproducción (Fig. 3.1b). La naturaleza de este factor será discutida más abajo. De acuerdo con este modelo, el sistema reproductivo es disparado en todas las parejas a la vez. Cada pareja tendría diferente disponibilidad de alimento en el momento de la activación del sistema reproductivo, dependiendo de su calidad. Así, las parejas en peores condiciones pondrán más tarde porque tardarán más tiempo en reunir los nutrientes necesarios para iniciar la puesta. De este modo, el alimento

disponible también es un factor limitante para la fecha de puesta pero actúa después, una vez que el sistema ha sido activado. Por tanto las hembras pueden adelantar la fecha de puesta si se incrementa el alimento disponible, pero hasta un cierto límite que coincide con el tiempo de activación.

3. Análisis de los modelos

El modelo del alimento es más flexible que el modelo del tiempo porque el primero permite la reproducción siempre que haya un pico en la disponibilidad de alimento; sin embargo, en el modelo del tiempo se necesita un factor que indique cuando se alcanzará su máxima disponibilidad. En este segundo caso no habrá reproducción en picos de alimento que no estén relacionados con el factor indicador (Fig. 3.2). Por otra parte el modelo del alimento tiene más riesgos que el del tiempo puesto que la reproducción puede desencadenarse incluso en momentos que no son oportunos para ello. En el modelo del tiempo la reproducción sólo ocurre en los momentos adecuados (Fig. 3.2).

Los modelos también difieren en la capacidad para prever el alimento disponible en el futuro. Esta característica es especialmente importante para las aves nidícolas porque están limitadas por el tiempo y la energía necesarios para buscar

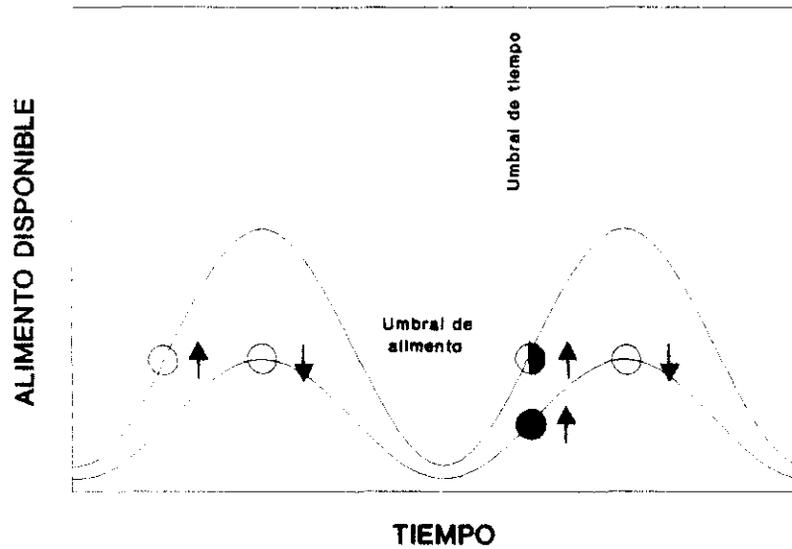


Figura 3.2: Temporada de reproducción y resultado de esta en los dos modelos. Las líneas continuas muestran variaciones hipotéticas en la disponibilidad de alimento. La reproducción es intentada cada vez que se alcanza el umbral (círculos oscuros para el modelo del tiempo y blancos para los del alimento). Cuando el alimento sigue creciendo después de la activación, la reproducción acaba en éxito (flechas hacia arriba); de lo contrario en fracaso (flechas hacia abajo).

alimento y llevarlo a sus crías. De hecho, sus tamaños de puesta pueden ser determinados últimamente por el número de pollos que pueden alimentar adecuadamente (Lack 1954; Simons y Martin 1990). En estas especies debe haber evolucionado algún mecanismo que limite el tamaño de la puesta. Este mecanismo sería adaptativo porque permite el ajuste del tamaño de puesta al número óptimo de pollada (Capítulo II). La tasa de ganancia de nutrientes (es decir E/L , donde E es la energía o nutrientes necesarios para

comenzar la puesta y L es el tiempo requerido para hacerlo) puede permitir el ajuste, puesto que limitaría el tamaño de puesta (Jones y Ward 1976) y sería un indicador de la futura disponibilidad de alimento (e.g. Benkman 1990; Donázar *et al.* 1992; Tye 1992). En ambos modelos hay una correlación positiva entre el número de pollos alimentables (NFN) y E/L ; sin embargo, los modelos conferirán diferentes capacidades para prever NFN si las pendientes de la regresión entre aquellas variables también difieren.

En el modelo del tiempo, las hembras que son capaces de alimentar grandes polladas empiezan a acumular nutrientes para la puesta con más alimento disponible que otras hembras. Por tanto las diferencias de L , que hay entre parejas, serán mayores en este modelo que en el del alimento, donde todos empiezan con igual disponibilidad (Fig. 3.1). Dado que E es igual para todos, las diferencias en E/L que hay entre parejas serán mayores con el modelo del tiempo que con el del alimento. Puesto que las diferencias en NFN son iguales en ambos modelos, la pendiente (E/L , NFN) es siempre más pronunciada en el modelo del alimento que en el del tiempo.

El alimento puede variar aleatoriamente en torno a una tendencia general. Estas desviaciones no estarían relacionadas con el alimento disponible en el futuro (Fig. 3.3). Si esto ocurre durante el periodo de formación de los huevos, ello puede dar lugar a puestas erróneas, es decir, puestas que difieren del

óptimo particular del individuo (Capítulo V). Las desviaciones en la disponibilidad de alimento pueden ocurrir por cortos cambios del tiempo meteorológico, que se reflejarían en E/L , del mismo modo para ambos modelos. Sin embargo, iguales variaciones en E/L conducen a errores en el tamaño de puesta que son mayores con el modelo del alimento que con el del tiempo, puesto que la pendiente de la función que relaciona ambas variables es siempre más inclinada para el primer modelo (Fig. 3.4).

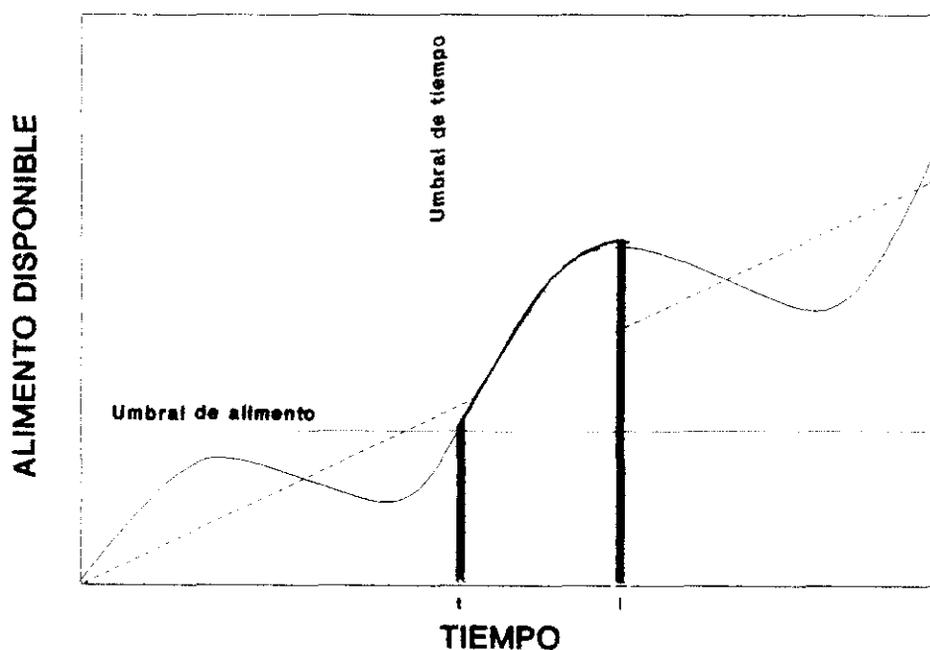


Figura 3.3: Variación temporal del alimento disponible (línea continua) y tendencia general de este (línea discontinua) en el tiempo de preparación para la reproducción.

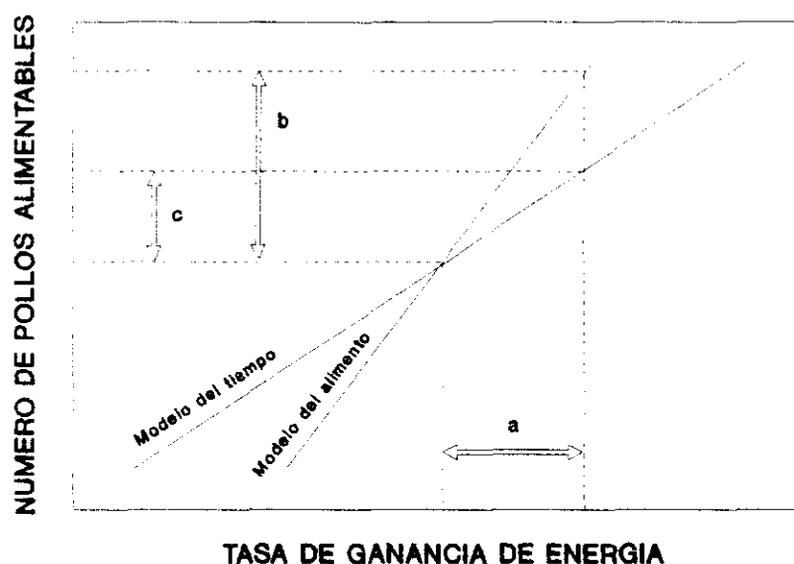


Figura 3.4: Relación entre la tasa de energía ingerida y el tamaño óptimo de puesta (o número de pollos alimentables) para ambos modelos. La flecha indica las variaciones que puede haber en la tasas de ingestión y conducen a diferentes errores del tamaño de puesta en el modelo del alimento (b) y en el del tiempo (c).

4. Discusión

Tanto el modelo del tiempo como el del alimento podrían ser adaptativos para especies con diferentes estilos de vida. El modelo del alimento parece apropiado para especies oportunistas, cuyas crías no reciben cuidados parentales después de su nacimiento. Puede ser también adaptativo para algunas especies que vivan en ambientes impredecibles. Esta estrategia permite

explotar cualquier pico de recursos, pero con mayor riesgo de fracaso. Por el contrario, las especies que se comportan de acuerdo con el modelo del tiempo sólo pueden criar cuando hay un factor que indique el tiempo de máxima disponibilidad de recursos; sin embargo estas especies tendrán más seguridad de éxito cuando se reproducen.

El modelo del tiempo puede ser común entre aves porque frecuentemente hay un punto de saturación en la relación entre tiempo de reproducción y disponibilidad de alimento (Schultz 1991, véase también Capítulo I). También están de acuerdo con este modelo los experimentos de Blondel *et al.* (1990); ellos pusieron herrerillos de dos poblaciones diferentes en aviarios sometidos a las mismas condiciones ambientales. Entre las aves experimentales hubo las mismas diferencias en el tiempo de reproducción que hay en ambas poblaciones en condiciones naturales. Por tanto, parece ser el tiempo más que el alimento es lo que induce a la reproducción.

El éxito del modelo del tiempo depende de la relación entre el tiempo de máxima disponibilidad de alimento y el factor que lo indica. En poblaciones de aves se ha visto que el tiempo de reproducción puede estar determinado bien por el fotoperiodo o bien por la lluvia. En regiones templadas, donde los periodos de máxima disponibilidad de alimento ocurren sobre las mismas fechas cada año, el fotoperiodo parece ser el inductor de la reproducción, incluso cuando la temperatura o la disponibilidad

de alimento son bajas (Bird *et al.* 1980; Meijer 1989, 1991). Sin embargo en ambientes tropicales, los periodos de máxima disponibilidad de alimento varían cada año dependiendo de los periodos de lluvias. En estos ambientes hay casos bien documentados en los cuales las lluvias inducen a la reproducción (Boag y Grant 1984; Millington y Grant 1984; Halse y Jaensch 1989; Wrege y Emlen 1991).

Si se cumpliera el modelo del tiempo, la selección natural operaría sobre los factores indicadores del momento de máxima disponibilidad de alimento y sobre el umbral al cual se dispara el sistema reproductivo, hasta que haya un ajuste entre el periodo de reproducción y el tiempo ecológicamente óptimo. En el modelo del tiempo, la fecha de puesta también está limitada por el alimento disponible; sin embargo no puede ser considerado como un verdadero limite al tiempo de reproducción, como sugería Perrins (1970), puesto que actua una vez comenzadas las actividades reproductivas. Si fuera necesario poner antes, incluso podría evolucionar hacia un umbral más bajo para el desencadenamiento de la reproducción. Entonces, si el alimento no es limitante para la reproducción, {por qué las hembras en peores condiciones no ponen tan pronto como las de mejor calidad? Pudiera ser que la fecha óptima de puesta no sea igual para todas las parejas de la población sino que varíe en función de su calidad (Drent y Daan 1980; Daan *et al.* 1988; Capítulo IV). De este modo el alimento durante el tiempo de formación de los

huevos ajusta el tamaño de puesta a las condiciones particulares, mientras que el factor desencadenante de la reproducción ajusta el fecha de puesta al óptimo de la población.

5. Resumen

En este capítulo se analizan las consecuencias que tendrían los dos posibles factores que pueden intervenir en el desencadenamiento de la reproducción, el tiempo y la cantidad de alimento. Si el sistema reproductivo fuera activado por la cantidad de alimento disponible, entonces los padres tendrían más riesgos de fracasar que si es activado por algún factor dependiente del tiempo de máxima disponibilidad de alimento. La capacidad para predecir la futura disponibilidad de alimento también será mejor si es el tiempo es el factor próximo que determina el comienzo de la reproducción.

6. Referencias

Arcese, P. y J.N.M. Smith. 1988. Effects of population density

- and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57:119-136.
- Benkman, C.W. 1990. Intake rates and the timing of crossbill reproduction. *Auk* 107: 376-386.
- Bird D.M., P.G. Weil y P.C. Lague. 1980. Photoperiodic induction of multiple breeding seasons in captive American Kestrels. *Can. J. Zool.* 58: 1022-1026.
- Blondel, J., P. Perret y M. Maistre. 1990. On the genetical basis of the laying date in an island population of blue tits. *J. Evol. Biol.* 3: 469-475.
- Boag, P.T. y P.R. Grant. 1984. Darwins's Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galápagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecol. Monogr.* 54: 463-489.
- Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent y T. Meijer, 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. *Proceedings of the International Ornithological Congress (Ottawa) XIX:* 392-407.
- Daan, S. y C. Dijkstra. 1988. Date of birth and reproductive value of kestrel eggs: on the significance of early breeding. In *Reproductive tactics in the kestrel (Falco tinnunculus): a study in evolutionary biology.* 85-114, by Dijkstra, C., Ph.D. thesis, University of Groningen.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer y M. Zijlstra. 1990. Brood size manipulations in the kestrel

- (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. *J. Anim. Ecol.* 59: 269-285.
- Donázar, J.A., J.J. Negro y F. Hiraldo. 1992. Functional analysis of mate-feeding in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Ornis Scand.* 23: 190-194.
- Drent, R.H. y S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Gustafsson, L. y Sutherland, W.J. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335: 813-815.
- Halse, S.A. y R.P. Jaensch. 1989. Breeding seasons of waterbirds in south-western Australia - the importance of rainfall. *Emu* 89: 232-249.
- Hatchwell, B.J. 1991. An experimental study of timing of breeding on the reproductive success of common guillemots (*Uria aalge*). *J. Anim. Ecol.* 60: 721-736.
- Houston, D.C., P.J. Jones y R.M. Sibly. 1983. The effect of female body condition on egg laying in lesser black-backed gulls *Larus fuscus*. *Journal of Zoology (London)* 200: 509-520.
- Jones, P.J. y P. Ward. 1976. The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the red-billed quelea, *Quelea quelea*. *Ibis* 118: 547-574.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds: a

- review. *Ardea* 58: 1-125.
- King, J.R. 1973. Energetics of reproduction in birds. In *Breeding biology of birds*: 77-107. Farner, D.S. (Ed.). Washington, D.C.; National Academy of Sciences.
- Lack, D. 1954. *The annual regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press. London.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen. London.
- Lindén, M. 1990. Reproductive investment and its fitness consequences in the great tit *Parus major*. Ph. thesis, Uppsala University.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 18: 453-487.
- Meijer, T. 1989. Photoperiodic control of reproductive decisions and moult in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *J. Biol. Rhythms* 4: 351-364.
- Meijer, T. 1991. The effect of a period of food restriction on gonad size and moult of male and female Starlings *Sturnus vulgaris* under constant photoperiod. *Ibis* 133: 80-84.
- Meijer, T., D. Masman, y S. Daan. 1989. Energetics of reproduction in female Kestrels. *Auk* 106: 549-559.
- Millington, S.J. y P.R. Grant. 1984. The breeding ecology of the Cactus Finch *Geospiza scandens* on Isla Daphne Major, Galápagos. *Ardea* 72: 177-188.
- Perrins, C.M. 1965. Population fluctuations and clutch size in

- the great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding season. *Ibis* 112: 242-255.
- Pettifor, R.A., C.M. Perrins y R.H. McCleery. 1988. Individual optimization of clutch size. *Nature* 336: 160-162.
- Schultz, E.T. 1991. The effect of energy reserves on breeding schedule: is there a saturation point? *Funct. Ecol.* 5: 819-824.
- Simons, L.S. y T.E. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: An experiment with the cactus wren. *Ecology* 71: 869-876.
- Slagsvold, T. y J.T. Lifjeld. 1988. Ultimate adjustment of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology* 69: 1918-1922.
- Tye, A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134: 273-285.
- Wrege, P.H. y S.T. Emlen. 1991. Breeding seasonality and reproductive success of white-fronted bee-eaters in Kenya. *Auk* 108: 673-687.

IV

Optimización individual del tiempo de reproducción en el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*)

Contenido:

1. Introducción

2. Material y métodos

2.1. Análisis estadísticos

3. Resultados

3.1. Variaciones estacionales en el éxito reproductivo de la población

3.2. Efecto de la manipulación de fecha de puesta sobre el éxito reproductivo

4. Discusión

5. Resumen

6. Referencias

1. Introducción

Es un hecho común que el éxito reproductor de las poblaciones de aves varíe a lo largo de la estación reproductiva, generalmente, decreciendo cuanto más tarde se inicia la puesta (p.ej. Klomp 1970; Newton y Marquiss 1984; Daan y Dijkstra 1988). Este fenómeno sugiere que hay una relación causal entre el tiempo de reproducción y el éxito reproductivo. Entonces, ¿por qué no ponen todas las parejas al principio de la temporada reproductiva?

Perrins (1970) argumentó que para que la crianza de los pollos coincida con la época en la que el alimento es más abundante, la formación de los huevos debe comenzar varias semanas antes, cuando el alimento disponible puede ser todavía escaso. Asumiendo que la formación de los huevos es un proceso energéticamente costoso, el inicio de la puesta puede estar limitado por la fecha en la cual son capaces de encontrar suficientes recursos nutricionales para la formación de los huevos. Los padres empezarán a poner tan pronto como sean fisiológicamente capaces, pero esto puede ser posterior a la fecha óptima. La variabilidad en el comienzo de la reproducción vendrá dada por la diversidad en la calidad parental o de los territorios; sin embargo, esto no implica que haya una fecha de puesta óptima para cada individuo.

En contraste, un modelo propuesto por Daan *et al.* (1988) sobre la determinación última del tamaño y fecha de puesta, lleva a la conclusión de que hay diferentes fechas de puesta óptimas dependiendo de la calidad del individuo. En el modelo se asume que hay una relación causal entre el tiempo de reproducción y el éxito de la misma, de modo que el valor reproductivo de un huevo es menor cuanto más tarde ha sido puesto. Por otra parte, el alimento disponible aumenta y luego disminuye a lo largo de la estación reproductora; de esta forma se establece un compromiso entre esperar a que mejoren las condiciones alimentarias, es decir incrementar el tamaño de puesta, reduciendo a cambio el valor reproductivo de cada huevo. La pérdida del valor reproductivo de la puesta con el avance de la estación es directamente proporcional al tamaño de la misma, mientras que la ganancia de poner un huevo más es inversamente proporcional. Si el tamaño de puesta actual es pequeño, como correspondería a una pareja de baja calidad, retrasar la fecha de puesta para poner un huevo más puede mejorar su éxito reproductivo. De modo que la fecha de puesta óptima dependerá de la calidad de la pareja o de su territorio.

Las dos hipótesis coinciden en dos puntos: 1) Hay una relación causal entre el tiempo de reproducción y el éxito reproductivo. 2) Las variaciones en las fechas de puesta entre individuos se deben a diferencias en su calidad. Básicamente difieren en cual es el momento óptimo de reproducción y si es el

mismo para todos (hipótesis de las limitaciones) o diferente para cada individuo (hipótesis de la optimización individual).

Para contrastar estas hipótesis se realizó un experimento con cernícalos (*Falco tinnunculus*), intercambiando puestas de igual tamaño pero comenzadas en fechas diferentes. Si la "hipótesis de las limitaciones" fuera correcta entonces se esperaría mejorar el éxito reproductivo de las parejas tardías, adelantándoles la puesta. Por el contrario, si no hay limitaciones para la formación de los huevos y la "hipótesis de la optimización individual" es cierta, se esperaría que las puestas manipuladas, tanto las adelantadas como las retrasadas, tuvieran menor éxito reproductivo. En este estudio el resultado de la reproducción sólo fue seguido hasta que los pollos abandonaron el nido; en este caso la segunda hipótesis predice que el éxito reproductivo al volar los pollos puede ser mayor en parejas con puestas ligeramente retrasadas, puesto que el modelo predice que la fecha óptima es anterior a la de máxima disponibilidad de alimento.

2. Material y métodos

El experimento se realizó entre los años 1991 y 1993 en una población de Cernícalo Vulgar de la provincia de Cuenca. En cada

uno de estos años intentaron la reproducción entre 21 y 27 parejas. Los nidos estaban en cavidades naturales de rocas o en viejos edificios.

Todos los nidos fueron localizados antes de la puesta y vistados una vez por semana desde mediados de abril hasta que los pollos volaban. La fecha de puesta fue estimada asumiendo que el intervalo de puesta medio entre dos huevos sucesivos es de dos días. La edad de los pollos fue estimada en los primeros cinco días desde su nacimiento, a partir de las medidas de sus alas y de su tarso. A los 23-25 días de edad se tomaron medidas del ala tarso, peso y espesor de la parte anterior del músculo pectoral. A los 29-31 días de edad los pollos fueron sexados usando el color de la cola como criterio de identificación de los sexos (Dijkstra et al. 1990).

La talla del musculo pectoral es frecuentemente usada como una medida de las reservas de proteínas; esta se midió utilizando un medidor de ultrasonidos, modelo Krautkrämer Branson USK 7B, colocando el sensor en la parte superior del músculo pectoral izquierdo, a unos 7 mm del esternón. Esta técnica se utiliza habitualmente en ganadería para medir espesores de grasa y músculo del ganado; en biología ha sido descrita y contrastada su precisión por Sears (1988) con el cisne (*Cygnus olor*).

El experimento consistió en intercambiar puestas de igual tamaño que diferían en la fecha de puesta. Las parejas de igual número de huevos y fechas de puesta sucesivas fueron reunidas en

grupos de dos parejas. Dentro de estos grupos se seleccionó al azar una pareja experimental y una control. Entre los grupos de igual talla se escogieron al azar grupos retrasados y adelantados, con la salvedad de que tanto el primer grupo como el último por orden de fechas de puesta estaban obligados a ser grupos retrasados y avanzados respectivamente. Posteriormente se intercambiaron las puestas de igual talla de parejas experimentales avanzadas y retrasadas. De este modo se obtuvieron 4 grupos: 1) Experimental retrasado (R) al cual se le ponía una puesta más tardía. 2) Control retrasado (CR) cuyas fechas de puesta eran similares a las originales del grupo R. 2) Experimental avanzado (A) con puestas manipuladas más tempranas que sus originales. 4) Control avanzado (CA) cuyas fechas de puesta son similares a las originales del grupo A.

Las puestas fueron transportadas en una caja, con una fuente de calor que mantenía la temperatura entre 30 y 35 °C. El transporte duró entre 20 y 40 minutos; durante el cual, la puesta original era sustituida por otra de huevos falsos. En los nidos control se siguió el mismo protocolo pero reponiendo la misma puesta después de media hora. Las hembras generalmente entraban al nido en cuanto nos alejábamos de ellos; sólo hubo un caso en el que una pareja desertó tras el cambio de puesta. Entre los grupos sólo hubo diferencias en la fecha de puesta ($F_{3,33} = 2.6$; $P = 0.07$), pero no en tamaño ($F_{3,33} = 0.23$; $P > 0.8$) o tasa de eclosión ($F_{3,33} = 0.15$; $P > 0.9$; Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Parámetros reproductivos de los grupos experimentales ($\bar{x} \pm es$).

	Tratamiento			
	R	CR	CA	A
Número de Puestas	10	9	9	9
Fecha de puesta original	125 \pm 3.2	126 \pm 3.1	134 \pm 2.8	134 \pm 3.1
Tamaño de puesta	4.6 \pm 0.2	4.7 \pm 0.1	4.6 \pm 0.2	4.6 \pm 0.2
Tasa de eclosión	90 \pm 3.5	93 \pm 3.6	92 \pm 5.9	93 \pm 4.7

Fecha de puesta: 1 = 1 de enero.

2.1 Análisis estadísticos

Los factores que afectan al número y calidad de los pollos fueron analizados usando el análisis de regresión múltiple escalonado. En el modelo inicial se incluye el conjunto de variables y las interacciones entre estas, que potencialmente podrían explicar la variable dependiente. Los términos van siendo eliminados hasta que el modelo incluye solamente aquellos cuya salida del modelo afecta significativamente al poder explicativo de este. Dado que puede haber correlaciones entre los términos, se comprobó si los que eran eliminados previamente, podrían ser añadidos posteriormente. El modelo final se logra cuando ningún término puede ser añadido o eliminado.

3. Resultados

3.1. Variaciones estacionales en el éxito reproductivo de la población

La relación entre el número de pollos que vuelan y la fecha de puesta fue modelada haciendo un análisis de regresión múltiple (Tabla 4.2). Los datos analizados del conjunto de la población incluyen 71 nidos no manipulados desde 1986 a 1993. El término "fecha de puesta" no es significativo dentro del modelo si se incluye también su cuadrado; además se observa un efecto de la interacción entre fecha de puesta y año (Tabla 4.2, modelo A). El modelo indica, que dentro del rango de puestas observadas en esta población, el número de pollos que vuelan decrece monótonamente con la fecha de puesta. La relación entre el número de pollos que vuelan y la fecha de puesta fue similar dentro del grupo control de este experimento (Tabla 4.2, modelo B).

El espesor del musculo pectoral fue considerado como un índice de la calidad de los pollos. En los años en los que se midió esta variable (desde 1991 a 1993) no se ha encontrado ninguna relación entre la fecha de puesta y el espesor del pectoral, ni tampoco hay un efecto significativo del año, ni del número de pollos, ni de las combinaciones entre estas variables (Tabla 4.3, análisis A). Un análisis restringido al grupo control dio los mismos resultados (Tabla 4.3, análisis B).

Tabla 4.2: Modelos de regresión múltiple para el número de pollos volados. Modelo A: para las puestas sin manipular desde 1986 a 1993; modelo B: para las puestas control del experimento. El valor de F , para los términos rechazados, se refiere al valor que tendría en el modelo en caso de ser incluido. El porcentaje de varianza explicada por cada término es el cambio en el coeficiente de determinación del modelo (R^2) si esa variable es eliminado.

Modelo A: $F_{2,64} = 6.72$; $P < 0.003$; $R^2 = 17.4 \%$

Términos del modelo	Coefficiente	F	P	% Varianza explicada
Constante	1.21			
Año X fecha de puesta	0.000628	5.09	0.03	6.6
Fecha de puesta ²	-0.000488	8.92	0.004	11.5
Términos rechazados				
Año		0.06	0.8	
Fecha de puesta		0.16	0.9	

Modelo B: $F_{1,16} = 26.65$, $P = 0.0001$, $R^2 = 62.5 \%$

Términos del modelo	Coefficiente	F	P	% Varianza explicada
Constante	8.54			
Fecha de puesta ²	-0.000286	26.65	0.0001	62.5
Términos rechazados				
Año		1.54	0.23	
Fecha de puesta		1.33	0.27	
Fecha de puesta X año		1.67	0.22	

Nota: el término "año" se refiere a la fecha de puesta media del año.

Tabla 4.3: Pectoral de los pollos a los 24 días. El análisis A incluye las puestas sin manipular desde 1991 a 1993, mientras que el B sólo incluye las puestas controles del experimento

Términos rechazados	Análisis A (n = 33)		Análisis B (n = 18)	
	F	P	F	P
Año	0.251	0.63	1.262	0.28
Fecha de Puesta	0.082	0.78	0.0001	0.99
Fecha de Puesta ²	0.080	0.78	0.0004	0.98
Fecha de puesta X año	0.008	0.93	0.153	0.70

3.2. Efecto de la manipulación sobre el éxito reproductivo

Las parejas con fechas de puestas manipuladas, tanto adelantadas (A) como retrasadas (R), criaron menos pollos que los controles retrasados (CR), pero no hubo diferencias significativas entre estas y los controles adelantados, CA (Tabla 4.4).

Tabla 4.4: Comparación de parámetros de éxito reproductivo entre tratamientos (media ± e.s.)

	Tratamientos				Comparaciones			
	R	CR	CA	A	(1)		(2)	
					R-CR	A-CA	R-CA	A-CR
Pollos volados	3.20 ± 0.29	4.00 ± 0.24	3.33 ± 0.33	2.89 ± 0.31	*	NS	NS	**
Pectoral	6.77 ± 0.09	6.80 ± 0.08	6.67 ± 0.10	6.06 ± 0.13	NS	**	NS	**
N	10	9	9	9				

U-test de dos colas: * P < 0.05; ** P < 0.01

(1) Comparaciones entre tratamientos de igual fecha de puesta original.

(2) Comparaciones entre tratamientos con igual fecha de puesta manipulada.

Para ver la relación entre el grado de manipulación de la fecha de puesta y la producción de pollos se realizó un análisis multivariante escalonado hasta encontrar el modelo que explicaba mayor porcentaje de varianza. El número de pollos volados por nido estuvo afectado por el año, la fecha de puesta original, la interacción de estas dos variables y el cuadrado de la manipulación; sin embargo no tuvo un efecto significativo la fecha manipulada (Tabla 4.5). Esto indica que la calidad, más que el tiempo de reproducción, está relacionada con el éxito reproductivo; de otra forma, hubiera habido un efecto significativo de la fecha de puesta manipulada. El hecho de que

el cuadrado de la manipulación tenga un efecto significativo indica que una optimización individual de la fecha de puesta, como predice el modelo de Daan *et al.* (1988).

Tabla 4.5: Modelo de regresión múltiple para el número de pollos que volaron por nido, en las puestas experimentales y en sus controles. El valor de F , para los términos rechazados, se refiere al valor que tendría en el modelo en caso de ser incluido. El porcentaje de varianza explicada por cada término es el cambio en el coeficiente de determinación del modelo (R^2) si esa variable es eliminado.

Modelo: $F_{4,30} = 10.37$; $P < 0.0001$; $R^2 = 56.4\%$

Términos del modelo	Coefficiente	F	P	% Varianza explicada
Constante	-152.9			
Año	1.232	14.57	0.0006	19.8
F. de puesta original	1.172	12.24	0.0014	16.7
F. de puesta original X año	-0.00923	13.57	0.0008	18.5
Manipulación ²	-0.00378	6.18	0.018	8.4
Términos rechazados				
F. de puesta original ²		0.0005	> 0.9	
F. de puesta manipulada		0.0001	> 0.9	
F. de puesta manipulada ²		0.003	> 0.9	
F. de puesta manipulada X año		0.0001	> 0.9	

Nota: el término "año" se refiere a la fecha de puesta media del año.

El espesor músculo pectoral de los pollos fue significativamente menor en las parejas con puestas adelantadas que en sus controles (tanto CR como CA). Por el contrario las parejas con puestas retrasadas sacaron pollos de similar calidad que los controles (Tabla 4.4). La relación entre el grado de manipulación de las fechas de puesta y la calidad de los pollos se ajusta significativamente a un modelo regresión cuadrática

(Fig. 4.1). El modelo indica que las mejores calidades de los pollos se consiguen con retrasos de unos 6 días respecto a la fecha de puesta original.

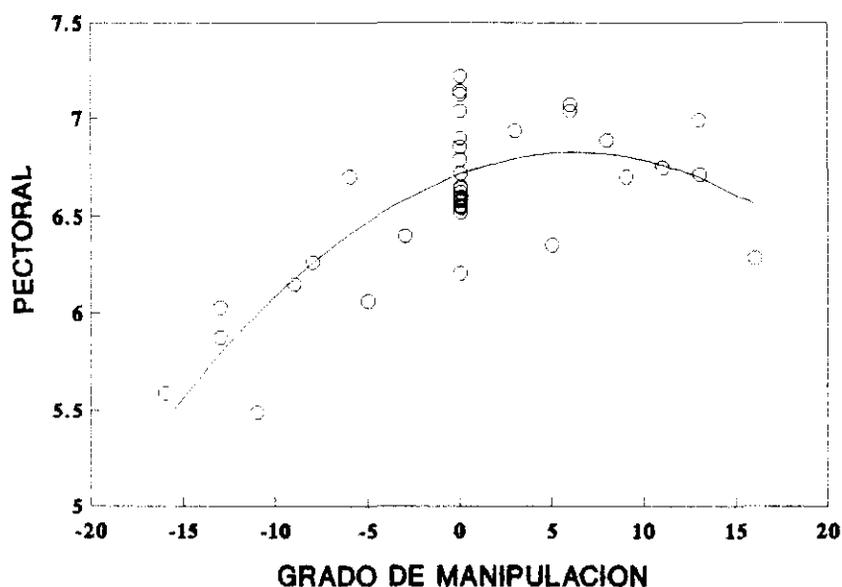


Figura 4.1: Efecto del grado de manipulación sobre el espesor del músculo pectoral de los pollos. Modelo de regresión: $y = 0.03 + 0.005x - 0.0004x^2$; $R^2 = 62.5\%$; $F_{2,34} = 28.3$; $P < 0.0001$. No hubo efecto significativo del año, de la fecha original, de la fecha maipulada, de sus cuadrados y de la interacción entre las variables; en todos estos casos $F < 0.5$; $P > 0.3$).

4. Discusión

En esta población de cernícalos se observa que el número de pollos que vuelan por intento de reproducción decrece

monotonamente con el avance de la estación reproductora, sin que varíe la calidad estos. Por tanto, las parejas que crían antes tienen mayor éxito reproductivo que las que lo hacen más tarde. Entonces ¿por qué no ponen todas al principio de la temporada? La manipulación de la fecha de puesta de los cernícalos, tanto si era adelantándola como retrasándola, tuvo un efecto negativo sobre el éxito reproductivo; las aves con puestas manipuladas criaron menos pollos y de peor calidad que sus controles. Por tanto estos resultados indican que hay una optimización individual de la fecha de puesta como es sugerido en el modelo de Daan *et al.* (1988). El modelo predice que si los individuos de una población optimizan su valor reproductivo, las parejas de mejor calidad pondrán antes que las de calidades inferiores; por tanto habría una correlación negativa entre calidad parental y tiempo de reproducción, pero ello no implicaría que haya unas limitaciones nutricionales, en sentido estricto, para poner antes como sugieren algunos autores (Perrins 1970; Price *et al.* 1988). En todo caso, el alimento durante el periodo de prepuesta podría actuar a modo de regulador, para lograr poner en la fecha óptima particular (Capítulos I y III).

En esta población hubo una correlación negativa entre la fecha de puesta y el número de pollos que volaron por nido; sin embargo esta aparente relación se debe las correlaciones existentes entre esas variables y la calidad parental. La relación negativa entre fecha y el éxito reproductivo desaparece

cuando se controlan esas correlaciones, manipulando la fecha del nacimiento de los pollos. Para que se cumpla el modelo de Daan tiene que haber un efecto negativo del avance de la estación sobre el éxito reproductivo, pero esto no tiene que ocurrir necesariamente antes de que vuelen los pollos. De hecho, en las aves nidícolas, el tiempo óptimo de reproducción debe ser siempre antes del pico de disponibilidad de alimento (véase Capítulo I), por tanto no se esperará que el efecto negativo de la fecha ocurra antes de la independencia de los pollos. Por el contrario, el tiempo de incorporación a la población puede ser importante para la supervivencia de los jóvenes, puesto que cuanto más tarde lo hagan menos tiempo tendrán para adquirir un territorio o prepararse para pasar el invierno; consecuentemente, la supervivencia después de la independencia puede depender de la fecha de su nacimiento (p. ej. Daan y Dijkstra 1988; Gustafsson 1989; Newton 1989; Wauters *et al.* 1993; pero comparar con Tinbergen y Boerlijst 1990).

En otros dos estudios, siguiendo métodos similares a los que aquí se utilizan, Norris (1993) y Brinkhof *et al.* (1993) observaron que en una población de herrerillo común y otra de fochas, había un efecto significativo de la fecha de puesta sobre el éxito reproductivo, pero no de la calidad parental. El caso de la focha, sin embargo, no es comparable por tratarse de una especie nidífuga; por tanto no se da el compromiso entre esperar a alimentar más pollos a cambio de su supervivencia. En las

especies que no alimentan a sus pollos, pueden comprometer la supervivencia de estos a cambio de esperar a mejorar la condición física de la hembra para poner más huevos; en tal caso la manipulación de la fecha de nacimiento no es el método adecuado para ver si hay una optimización individual de esta. En *Micrometrus minimus*, un pez que puede ser considerado como un caso similar al de las aves nidífugas, Schultz *et al.* (1991) vieron que las diferencias entre individuos en el tiempo de reproducción eran adaptativas.

5. Resumen

En este capítulo se hizo un experimento manipulando la fecha de nacimiento de los pollos en una población de cernícalos *Falco tinnunculus*. El objetivo fue ver si había una optimización individual o no de la fecha de puesta. Las parejas a las cuales se les adelantó o se les retrasó la puesta criaron menos pollos que los controles; además los pollos de puestas adelantadas volaron en peores condiciones que los controles. Los resultados indican que los cernícalos optimizaron individualmente la fecha de puesta. La relación negativa que se observa entre número de pollos que vuelan y tiempo de reproducción podría ser por el efecto de la calidad parental sobre esas dos variables.

6. Referencias

- Brinkhof, M.W.G., A.J. Cave, F.J.Hage y S.Verhulst. 1993. Timing of reproduction and fledging success in the coot *Fulica atra*: evidence for a causal relationship. *J. Anim. Ecol.* 62: 577-587.
- Daan, S. y C. Dijkstra. 1988. Date of birth and reproductive value of kestrel eggs: on the significance of early breeding. In *Reproductive tactics in the kestrel (Falco tinnunculus): a study in evolutionary biology*. 85-114, by C. Dijkstra, Ph.D. thesis, University of Groningen.
- Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent, y T. Meijer. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. *Proceedings of the International Ornithological Congress (Ottawa) XIXth*: 392-407.
- Dijkstra, C., S. Daan y J.B. Buker. 1990. Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods. *Funct. Ecol.* 4:143-147.
- Gustafsson, L. 1989. Collared Flycatcher. In *Lifetime reproduction in birds*. pp. 75-88. Ed. I. Newton. Academic Press.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds: a review. *Ardea* 58: 1-125.
- Newton, I. 1989. Sparrowhawk. In *Lifetime reproduction in birds*. pp. 279-296. Ed. I. Newton. Academic Press.

- Newton, I. y M. Marquiss. 1984. Seasonal trends in breeding performance of sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* 53: 809-831.
- Norris, K. 1993. Seasonal variation in the reproductive success of blue tits: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 62: 287-294.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding season. *Ibis* 112: 242-255.
- Price, T., M. Kirkpatrick y S. J. Arnold. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798-799.
- Schultz, E. T., L. M. Clifton y R. R. Warner. 1991. Energetic constraints and size-based tactics: the adaptive significance of breeding-schedule variation in a marine fish (Embiotocidae: *Micrometrus minimus*). *Am. Nat.* 138: 1408-1430.
- Sears, J. 1988. Assessment of body condition in live birds; measurements of protein and fat reserves in the mute swan, *Cygnus olor*. *J. Zool., Lond.* 216: 295-308.
- Wauters, L., L. Bijnens y A. A. Dhondt. 1993. Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel. *J. Anim. Ecol.* 62: 280-286.

V

El efecto de los errores en el tamaño de puesta

Contenidos:

1. Resumen
2. Introducción
3. El modelo
 - 3.1. Supuestos
 - 3.2. Consecuencias
 - a) El éxito reproductivo en relación a la calidad parental
 - b) El éxito reproductivo en relación al tamaño de puesta
 - c) El efecto de las variaciones anuales del ambiente
 - d) El efecto del aprendizaje
4. Discusión
5. Resumen
6. Referencias

1. Introducción

Diversos experimentos en los cuales se ha manipulado el número de pollos por nido, han mostrado que los tamaños de pollada originales son más productivos que los aumentados o reducidos (véase revisiones en Lindén y Møller 1989; Dijkstra et al. 1990; Stearns 1992). Así, se deduce que cada hembra pondría el tamaño de puesta más apropiado a sus condiciones particulares (Högstedt 1980, Pettifor et al. 1988, Slagsvold y Lifjeld 1988). En vista de esto, se puede esperar que independientemente de las condiciones ambientales, haya una relación lineal y positiva entre el tamaño de puesta y el número de jóvenes por nido que sobreviven hasta la reproducción; sin embargo, esta esperada relación está en desacuerdo con dos fenómenos comúnmente observados en la naturaleza: 1) El número de cebas por pollo generalmente es menor en las puestas más grandes y consecuentemente los pollos suelen volar con menos peso (revisión en Klomp 1970) y tienen pocas probabilidades de supervivencia (Perrins 1965, Lindén 1990, Tinbergen y Boerlijst 1990, Magrath 1991). 2) El valor adaptativo de los individuos que ponen grandes puestas es más bajo, en relación con otros individuos, en años con malas condiciones ambientales que en años buenos (Lack y Lack 1951, Järvinen y Väisänen 1984, Boyce y Perrins 1987); por tanto la varianza del valor adaptativo se incrementa hacia los tamaños

de puesta más grandes (Boyce y Perrins 1987).

Estas dos contradicciones ponen en duda la hipótesis de optimización individual del tamaño de puesta. En este capítulo se propone un modelo capaz de explicarlas. La hipótesis que se plantea es que para ajustar el tamaño de puesta al número de pollos que se puede alimentar adecuadamente, las aves deben predecir de alguna forma, las condiciones futuras de alimento al "escoger" un tamaño de puesta; por tanto cabe la posibilidad de que algunas aves puedan equivocarse.

2. El modelo

2.1. Supuestos

En una población de aves debe haber diferentes calidades parentales, correspondiéndose cada una con una tasa de cebas y con un tamaño de puesta óptimo. De este modo, la calidad parental puede variar dependiendo de la disponibilidad de alimento y/o de la capacidad de encontrarlo. Se asume que las peores y las mejores calidades parentales son menos frecuentes que las intermedias.

En aves nidícolas, el tamaño de puesta no parece ser limitado por la capacidad de las hembras para poner huevos (p.ej.

Krementz y Akney 1986; Murphy 1986; Meijer *et al.* 1989; véase también el capítulo II); de modo que cada hembra debe predecir las condiciones futuras de alimento para sus pollos, puesto que ello parece limitar sus éxito reproductivo (p.ej. Lack 1947, Simons y Martin 1990). Los errores en el tamaño de puesta ocurren cuando las hembras ponen más o menos huevos que el correspondiente a su número óptimo. Este supuesto, que hay puestas demasiado grandes, lo corrobora el hecho de que a veces hay pollos que mueren de inanición. Igualmente puede haber puestas más pequeñas que el óptimo, pero hay menos evidencia porque los pollos no mueren el nido.

También se asume que no hay varianza genética aditiva para los errores en el tamaño de puesta porque la selección natural ha operado en contra de los fenotipos que hacían más errores. Además, la capacidad de criar a los pollos es genéticamente independiente de la capacidad para predecir condiciones ambientales futuras. Por tanto, se espera que haya la misma proporción de puestas erróneas y correctas dentro de cada categoría de calidades parentales. Finalmente, se supone que el reclutamiento por huevo es menor en puestas erróneamente alargadas que en puestas óptimas, pero puede ser mayor o igual en puestas reducidas que en las óptimas. Este supuesto está de acuerdo con los resultados obtenidos en varios experimentos de manipulación del tamaño de pollada (p.ej. Gustafsson y Sutherland 1988, Dijkstra *et al.* 1990; Lindén 1990).

2.2. Consecuencias del modelo

a) El éxito reproductivo en relación a la calidad parental

Supongamos que en una población de aves hay tres categorías de calidad parental cuyas puestas óptimas son Q_2 , Q_3 y Q_4 ; de tal modo que $Q_2 = Q_3 - 1 = Q_4 - 2$. N_2 , N_3 y N_4 son, respectivamente, el número de parejas pertenecientes a cada calidad parental, siendo N_2 y N_4 menores que N_3 .

Cualquier hembra tiene una probabilidad P_e de poner un tamaño de puesta con un error e (siendo $e = -1, 0, +1$). Así pues, dentro de cada categoría (Q_i) hay $P_{-1} \cdot N_i$ hembras poniendo $Q_i - 1$ huevos, $P_0 \cdot N_i$ poniendo Q_i huevos y $P_{+1} \cdot N_i$ poniendo $Q_i + 1$ huevos.

La tasa de reclutamiento por huevo es considerada como una función del error cometido $R(e)$, siendo $R_{-1} \geq R_0 > R_{+1}$ (p.ej.. Gustafsson y Sutherland 1988, Dijkstra et al. 1990, Lindén 1990).

El número de reclutas por pareja puede ser una aproximación de su éxito reproductivo, el cual puede escribirse como una función de la calidad parental:

$$W(Q) = \sum_{e=-1}^1 P_e \cdot R_e \cdot (Q+e) \quad [1a]$$

es decir,

$$W(Q) = Q \cdot \sum_{e=-1}^1 R_e \cdot P_e + \sum_{e=-1}^1 e \cdot R_e \cdot P_e \quad [1b]$$

Los términos:

$$\sum_{e=-1}^1 R_e \cdot P_e \quad \text{y} \quad \sum_{e=-1}^1 e \cdot R_e \cdot P_e$$

son independientes de la calidad parental; de modo que el éxito reproductivo $W(Q)$ crece linealmente con la calidad parental.

Hasta ahora se ha considerado que los errores en el tamaño de puesta son iguales para todas las calidades parentales cuando la diferencia con respecto al tamaño de puesta correcto, es la misma. También es posible considerar los errores como una proporción de la puesta correcta; de modo que una hembra que pone 7 huevos pero su tamaño de puesta óptimo son 6 huevos, cometería el mismo error que una hembra que pone 14, siendo su tamaño óptimo de 12 huevos. En este caso el éxito reproductivo en relación a la calidad parental se escribiría como:

$$W(Q) = Q \int_{-i}^j (1+e) P(e) R(e) de \quad [2]$$

donde e varia entre $-i$ y j .

La relación linealmente positiva entre calidad parental y éxito reproductivo se mantendría siempre que a igual tipo de error le correspondiera igual tasa de reclutamiento por huevo e

igual probabilidad de ocurrir dentro de cada categoría de calidades parentales.

b) El éxito reproductivo en relación al tamaño de puesta

En condiciones naturales solamente podemos observar tamaños de puesta en lugar de calidades parentales; sin embargo, el tamaño de puesta no refleja siempre la calidad parental ya que puede haber algunas parejas que cometan errores. La distribución de los tamaños de puesta tampoco refleja la distribución de las calidades parentales, porque habrá un cambio en la proporción de puestas erróneas desde las calidades más frecuentes a las menos frecuentes (Tabla 5.1, Fig. 5.1). Así:

$$N_1 = 0 < P_{-1} \cdot N_2$$

$$N_3 > P_{-1} \cdot N_4 + P_0 \cdot N_3 + P_{+1} \cdot N_2$$

$$N_5 = 0 < P_{+1} \cdot N_4$$

Tabla 5.1: Distribución de errores en relación al tamaño de puesta

Tamaño de puesta	ERRORES		
	(-1)	(0)	(+1)
C_1	$P_{-1} \cdot N_2$		
C_2	$P_{-1} \cdot N_3$	$P_0 \cdot N_2$	
C_3	$P_{-1} \cdot N_4$	$P_0 \cdot N_3$	$P_{+1} \cdot N_2$
C_4		$P_0 \cdot N_4$	$P_{+1} \cdot N_3$
C_5			$P_{+1} \cdot N_4$

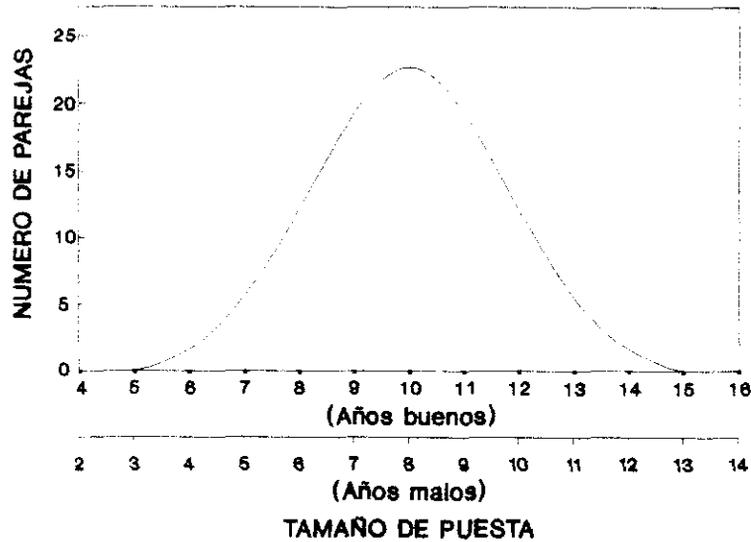


Figura 5.1: Distribución de tamaños de puesta en una población de aves si todas las parejas pusieran de acuerdo a su calidad parental (línea continua) y cuando hay parejas que cometen errores (línea de puntos). Se ha tomado una población con una distribución normal de calidades parentales (d.e. = 1.61). Las probabilidades de hacer errores son: $P_{-2} = 0.1$, $P_{-1} = 0.27$, $P_0 = 0.38$, $P_{+1} = 0.2$, $P_{+2} = 0.05$. Las tasas de reclutamiento por huevo son: $R_{-2} = 0.13$, $R_{-1} = 0.12$, $R_0 = 0.1$, $R_{+1} = 0.04$, $R_{+2} = 0.01$.

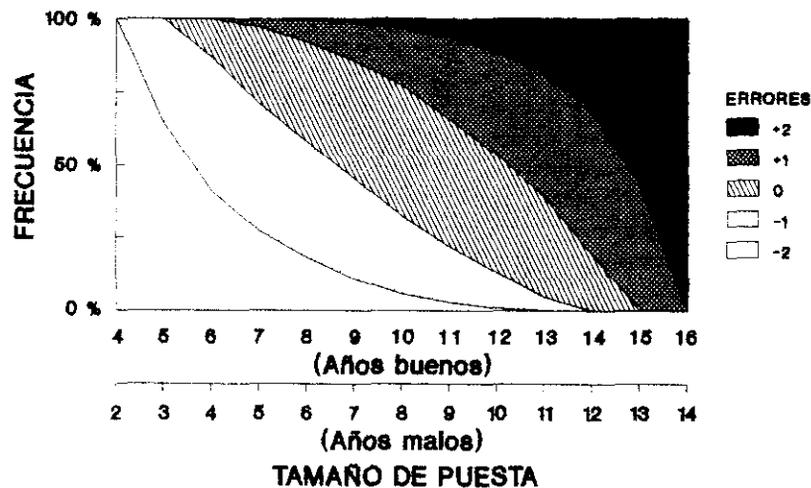


Figura 5.2: Proporción de puestas correctas y erróneas dentro de cada categoría de tamaños de puesta.

La proporción de errores es igual entre calidades parentales (ver arriba), pero difiere entre tamaños de puesta (C) (Tabla 5.1, Fig. 5.2). La proporción de puestas erróneamente reducidas decrece desde las más pequeñas a las más grandes:

$$\frac{P_{-1} \cdot N_2}{P_{-1} \cdot N_2} > \frac{P_{-1} \cdot N_3}{P_{-1} \cdot N_3 + P_0 \cdot N_2} > \frac{P_{-1} \cdot N_4}{P_{-1} \cdot N_4 + P_0 \cdot N_3 + P_{+1} \cdot N_2} > 0 \quad [3]$$

Quizás, la segunda desigualdad necesita ser demostrada. Esta se puede simplificar a:

$$P_0 \cdot N_3^2 + P_{+1} \cdot N_2 \cdot N_3 > P_0 \cdot N_2 \cdot N_4 \quad [4]$$

Esto es evidente puesto que $N_2 < N_3 > N_4$. En contraste, la proporción de puestas erróneamente alargadas crece con el tamaño de puesta:

$$0 < \frac{P_{+1} \cdot N_2}{P_{-1} \cdot N_4 + P_0 \cdot N_3 + P_{+1} \cdot N_2} < \frac{P_{+1} \cdot N_3}{P_{-1} \cdot N_3 + P_0 \cdot N_2} < \frac{P_{+1} \cdot N_4}{P_{+1} \cdot N_4} \quad [5]$$

Esto implica que la tasa media de reclutamiento por huevo decrece con el tamaño de puesta. Por tanto, la relación entre éxito reproductivo y tamaño de puesta $W(C)$:

$$W(C) = C \cdot R(C) \quad [6]$$

está definida por una función convexa (Fig. 5.3) que puede alcanzar su máximo para puestas intermedias.

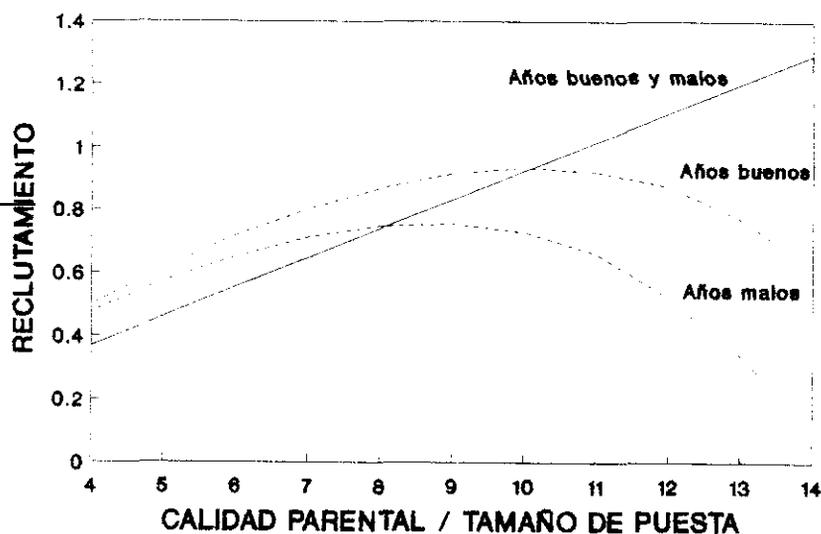


Figura 5.3: Número de jóvenes reclutados en relación a la calidad parental (línea continua) y del tamaño de puesta (líneas de puntos).

c) El efecto de las variaciones anuales del ambiente

Las variaciones en las condiciones ambientales pueden ser consideradas como un desplazamiento de la distribución de las calidades parentales. De modo que, si en un año malo, con poco alimento, el número de parejas de las categorías Q_2 , Q_3 , Q_4 y Q_5 son N_2 , N_3 , N_4 y cero; en un año bueno, pueden ser, cero, N_2 , N_3 y N_4 respectivamente (Fig. 5.1).

La función de $W(Q)$ es igual en años buenos y malos porque es independiente de las frecuencias de las calidades parentales [ecs. 1b y 2]. Sin embargo, $W(C)$ es sensible a cambios en N_i , porque la proporción de errores varía [ecs. 3 y 5] y por tanto la tasa media de reclutamiento (Fig. 5.3).

$$W(C, Y) = C \cdot R(C, Y) \quad [7]$$

donde W depende del tamaño de puesta (C) y de las condiciones ambientales del año (Y).

La varianza del éxito reproductivo en relación al tamaño de puesta ($\text{Var} [W(C, Y)]$) es:

$$\text{Var} [W(C, Y)] = C^2 \cdot \text{Var} [R(C, Y)] \quad [8]$$

El término $\text{Var} [R(C, Y)]$ es mayor en grandes puestas cuando $R(e)$ es una función negativa. Además el término C^2 influye fuertemente sobre la varianza y puede explicar por si mismo la relación positiva entre varianza en el éxito reproductivo y tamaño de puesta (Fig. 5.4).

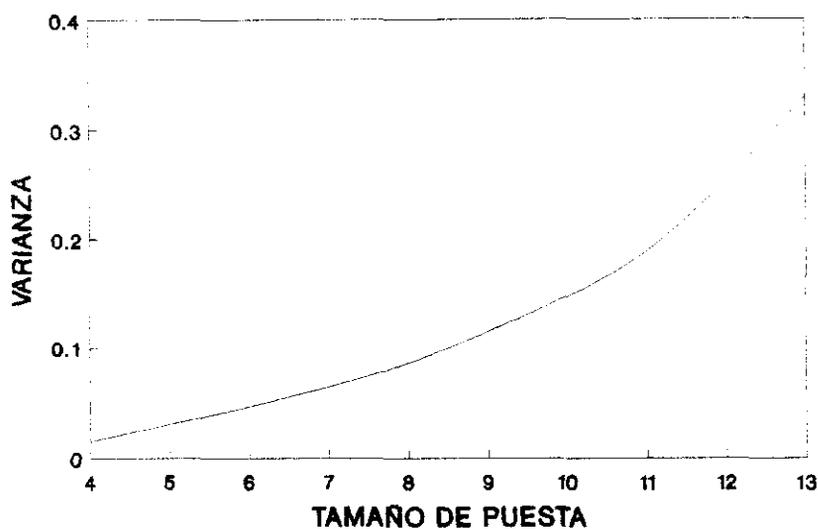


Figura 5.4: Varianza en el valor reproductivo en relación al tamaño de puesta

d) Efecto del aprendizaje

Se ha mostrado arriba que hay una relación linealmente positiva entre éxito reproductivo y calidad parental siempre que la probabilidad de cometer errores sea igual para todas las calidades parentales. Pero si los errores no son independientes de la calidad parental, ¿cabría la posibilidad de que el éxito reproductivo fuera máximo para la calidad parental intermedia? Para contestar a esta cuestión imagínese que esta posibilidad ocurre, es decir:

$$W(Q) > W(Q+1)$$

sustituyendo desde la eq. [1b]:

$$Q \cdot g(Q) > (Q+1) \cdot g(Q+1)$$

siendo:

$$g(Q) = \sum_{e=-1}^1 R_e \cdot P_e(Q) + \sum_{e=-1}^1 e \cdot P_e(Q)$$

$g(Q) > g(Q+1)$ sólo si la proporción de puestas erróneas es menor para la calidad Q que para $Q + 1$. Por tanto, la relación positiva entre calidad parental y fitness será mantenida siempre que hay una correlación negativa entre probabilidad de error y calidad parental, como puede suceder si individuos jóvenes e inexpertos, los cuales ponen generalmente pequeñas puestas, cometen errores con mayor probabilidad. Este caso parece darse en el Papamoscas Collarino (*Ficedula albicollis*), cuyos jóvenes ajustan peor el tamaño de puesta al número de pollos que pueden alimentar adecuadamente (Gustafsson 1990). La otra posibilidad teórica, que haya una correlación positiva entre probabilidad de error y calidad parental, puede llevar a que las hembras que ponen grandes puestas tengan menor éxito reproductivo que otras hembras que ponen puestas más pequeñas; sin embargo este caso parece poco probable en la naturaleza.

4. Discusión

Los errores hacen que el tamaño de puesta no refleje siempre la calidad parental. Así para entender la evolución del tamaño de puesta, se debe tener en cuenta que este no es sinónimo de calidad fenotípica. Cuando hay errores se observan importantes discrepancias en el éxito reproductivo dependiendo de si se describe como una función de la calidad parental [$W(Q)$] o del tamaño de puesta [$W(C)$]. $W(Q)$ es siempre creciente si la proporciones de errores son independientes de calidad parental, o al menos no es mayor en las calidades parentales que ponen más huevos. Por el contrario, $W(C)$ es una función convexa, que puede alcanzar un máximo para puestas intermedias, porque en las puestas más grandes se acumulan mayor número de errores por exceso; esto ocurrirá siempre que las calidades intermedias sean más frecuentes que las extremas. Además, la hipótesis de los errores predice que la relación entre éxito reproductivo y tamaño de puesta puede variar de unos años a otros, incluso cuando no hay variaciones en la relación entre éxito reproductivo y calidad parental (Fig. 5.3). De esta manera se explica que entre las aves que optimizan individualmente el tamaño de puesta (e.g. Högstedt 1980, Pettifor et al. 1988, Slagsvold y Lifjeld 1988), las puestas más grandes conduzcan a polladas alimentadas deficitariamente y con menores probabilidades de supervivencia (Lack 1954), y que la varianza en el éxito reproductivo sea mayor

para las puestas más grandes (Boyce y Perrins 1987).

Otras hipótesis que fueron propuestas para explicar el mantenimiento de varianza genética aditiva para el tamaño de puesta, cuando hay diferenciales de selección positivos (es decir, la puesta más común de la población es menor que la más productiva), asumen que hay un genotipo que pone puestas de tamaño intermedio y tiene mayor valor adaptativo que el resto (Mountford 1968, Boyce y Perrins 1987, Price y Liou 1989). En contraste, la hipótesis de los errores defiende la optimización individual del tamaño de puesta; es aplicable tanto si la calidad parental se debe a diferencias genéticas o solamente ambientales. Además los errores en el tamaño de puesta no afectan a las conclusiones de experimentos de manipulación del tamaño de pollada. Si los errores son al azar, la misma proporción de errores habrá en cada grupo experimental y control; sin embargo la existencia de errores incrementará la varianza muestral dentro de cada grupo. Por tanto para encontrar diferencias significantes en los costes reproductivos en una población que comete errores, sería necesario un mayor tamaño muestral que en otra que no lo hace.

5. Resumen

En este capítulo se propone una hipótesis -la de los errores en el tamaño de puesta- para explicar dos aparentes contradicciones que se observan comúnmente en las poblaciones de aves: 1) las hembras ajustan el tamaño de puesta a sus condiciones particulares; 2) las puestas más grandes tienen menor valor adaptativo y mayor varianza en éxito reproductivo que otras más pequeñas. La hipótesis propone que algunas aves pueden equivocarse sus puestas y no ajustar correctamente estas al número de pollos alimentables. En tal caso, si las calidades parentales intermedias son más frecuentes que las mejores y las peores, las puestas erróneas por exceso se acumularían entre las puestas más grandes, mientras que las erróneas por defecto lo harían entre las puestas más pequeñas; de este modo las puestas intermedias pueden tener mayor éxito reproductivo que las puestas más grandes; sin embargo habrá una relación lineal entre éxito reproductivo y calidad parental, tanto en los años buenos como en los malos.

6. Referencias

Boyce, M.S., y C.M. Perrins. 1987. Optimizing Great Tit clutch

- size in a fluctuating environment. *Ecology* 68: 142-153.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer, y M. Zijlstra. 1990. Brood size manipulations in Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parental survival. *J. Anim. Ecol.* 59: 269-286.
- Finke, M.A., D.J. Milinkovich, y C.F. Thompson. 1987. Evolution of clutch size: An experimental test in the House Wren (*Troglodytes aedon*). *J. Anim. Ecol.* 56: 99-114.
- Gustafsson, L. 1990. Life-history trade-offs and optimal clutch size in relation to age in the Collared Flycatcher. in "Population Biology in Passerine birds: an integrated approach", Ed. J. Blondel, A. Gosler, J.-D. Lebreton y R. McCleary. Springer Verlag. Berlin.
- Gustafsson, L., y W.J. Sutherland. 1988. The costs of reproduction in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335: 813-815.
- Högstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: Adaptive variation in relation to territory quality. *Science* 210: 1148-1150.
- Järvinen, A., y R.A. Väisänen. 1984. Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. *Auk* 101: 439-450.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds: A review. *Ardea* 58: 1-124.
- Krementz, D.G., y C.D. Ankney. 1986. Bioenergetics of egg

- production by female House Sparrows. *Auk* 103: 299-305.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon, Oxford.
- Lack, D., y E. Lack. 1951. The breeding biology of the Swift, *Apus apus*. *Ibis* 93: 501-546.
- Lindén, M. 1990. Reproductive investment and its fitness consequences in the Great Tit *Parus major*. Ph. D. Thesis. Uppsala University.
- Lindén, M. y A.P. Møller. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *TREE* 4, 367-371.
- Magrath, R.D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60: 335-351.
- Meijer, T., D. Masman, y S. Daan. 1989. Energetics of reproduction in female Kestrels. *Auk* 106: 549-559.
- Mountford, M.D. 1968. The significance of litter-size. *J. Anim. Ecol.* 37: 363-367.
- Murphy, M.T. 1986. Body size and condition, timing of breeding, and aspects of egg production in Eastern Kingbirds. *Auk* 103: 465-476.
- Nur, N. 1986. Is clutch size variation in the Blue Tit (*Parus caeruleus*) adaptive? An experimental study. *J. Anim. Ecol.* 55: 983-999.
- Perrins, C.M. 1965. Population fluctuations and clutch size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.

- Pettifor, R.A., C.M. Perrins, R.H. McCleery. 1988. Individual optimization of clutch size in Great Tits. *Nature* 336: 160-162.
- Price, T., y L. Liou. 1989. Selection on clutch size in birds. *Am. Nat.* 134: 950-959.
- Simons, L.S., y T.E. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the Cactus Wren. *Ecology* 71: 869-876
- Slagsvold, T., y J.T. Lifjeld. 1988. Ultimate adjustment of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology* 69: 1918-1922.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univer. Press.
- Tinbergen, J.M., y M.C. Boerlijst. 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 59: 1113-1128.



VI

La evolución del tamaño de puesta en el Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*): Costes y beneficios de un huevo extra

Contenidos:

1. Introducción
2. Métodos
 - 2.1. Métodos generales
 - 2.2. Experimento
3. Resultados
 - 3.1. La reproducción en condiciones naturales
 - 3.2. Los costes del huevo extra
 - 3.3. Los beneficios del último huevo
4. Discusión
5. Resumen
6. Referencias

1. Introducción

Lack (1947) sugirió que el tamaño medio de puesta de las aves nidícolas estaría determinado últimamente por el número de pollos que pueden alimentar adecuadamente. Posteriormente esta hipótesis ha sido matizada por Högstedt (1980) quien dice que el ajuste del tamaño de puesta al número de pollos alimentables se hace a nivel individual. La hipótesis de la optimización individual es apoyada por numerosos estudios experimentales hechos con diferentes especies (véase revisiones en Lindén y Møller 1989, Dijkstra *et al.* 1991, Stearns 1992, Pettifor 1993). Sin embargo, aunque los tamaños de puesta realizados por las hembras sean los óptimos, frecuentemente son muy superiores al número de pollos que pueden alimentar. Una de las hipótesis propuestas para explicar la producción excesiva de huevos dice que los excedentes pueden asegurar la reproducción en caso de pérdidas parciales de la puesta (Dorward 1962). Esta estrategia, llamada del huevo de seguridad, tiene claros beneficios para las parejas que pierden alguno de sus huevos durante la incubación, pero también puede tener fuertes costes cuando nacen todos los pollos. La evolución de la estrategia dependería por tanto de tres factores: tasa de mortalidad de los huevos, tamaño óptimo de pollada y capacidad de eliminar las crías excedentes (Lundberg 1985, Forbes 1990). La evolución de la estrategia del huevo de

seguridad puede haber evolucionado conjuntamente con otros mecanismos de reducción de pollada como el infanticidio parental o la eclosión asincrónica; este último permite la reducción de pollada por incubación negligente del último huevo, fratricidio o simplemente fomentando la competencia desigual entre hermanos.

Se esperaría que la estrategia del huevo de seguridad hubiera evolucionado más fácilmente cuanto más grandes sean las puestas, ya que habría más probabilidades de perder algún huevo. Paradójicamente esta hipótesis ha sido frecuentemente invocada para explicar la puesta de un segundo huevo en especies que nunca crían más de un pollo (p.ej. Dorward 1962; Kepler 1969; Stinson 1979; Edwards y Collopy 1983; Anderson 1990), mientras que en especies con puestas medianas o grandes, la capacidad para reducir la pollada suele ser interpretada como una adaptación para ajustar la puesta de acuerdo con las variaciones interanuales de ambientes impredecibles (Lack 1947).

Entre ambas hipótesis, la del "huevo de seguridad" y la del "ajuste al ambiente", hay un cierto paralelismo. Los padres se benefician de producir un exceso de huevos ante el riesgo de tener pocas crías si fracasa algún huevo o si hay un año de abundantes recursos. Además, en ambos casos, los costes son menores si hay algún mecanismo de reducción de pollada (Forbes 1990). Las dos hipótesis podrían ser compatibles, aunque tienen distintas consecuencias, pudiendo favorecer la evolución diferentes mecanismos de eliminación de crías. Para los padres

que ponen huevos de seguridad es beneficioso perder las crias excedentes tan pronto como sea posible, incluso antes de la eclosión. Por el contrario, los padres incapaces de prever sus recursos futuros tendrán más éxito intentando criar todos sus pollos. Para estos la eliminación de huevos o la de pollos al nacer no tendría ningún beneficio, al menos en los años de mayor disponibilidad de alimento. Así, para el contraste de estas hipótesis se deben considerar los costes y beneficios que tienen la eliminación temprana de las crias.

Para realizar un test de estas hipótesis se hizo un estudio experimental en una población de Cernícalos Primilla (*Falco naumanni*). Esta especie parece poner más huevos que pollos puede alimentar. En tres años de estudio tan sólo en el 3 % de los intentos de reproducción volaron tantos pollos como huevos habían sido puestos. La estrategia del huevo de seguridad podría haber evolucionado en esta especie dado que la tasa de eclosión es relativamente baja (80 % sin considerar fracasos completos, Pereira 1980, Bijlsma *et al.* 1988, Negro 1991) para puestas de cuatro y cinco huevos. En otras especies de cernícalos con tamaños de puesta similares, la tasa de huevos fracasados es aproximadamente la mitad que en esta especie (Cavé 1968; Balgooyen 1976). Por otra parte, se dan circunstancias que favorecen el desarrollo de la estrategia del "ajuste al ambiente". Los pollos son alimentados fundamentalmente de insectos, cuya disponibilidad varía bruscamente dependiendo de la

meteorología.

El experimento realizado consistió en retirar un pollo de la mitad de los nidos donde todos los huevos habían eclosionado, mientras que en la mitad de los nidos con fracasos parciales se introdujeron tantos pollos como huevos se habían perdido. Las manipulaciones se realizaron antes de que el pollo más pequeño cumpliera los tres días de edad; de modo que se supone que no había aún limitaciones nutricionales para la eliminación de algún pollo.

2. Métodos

El estudio se ha llevado a cabo entre 1991 y 1993, en 8 colonias de Cernícalo Primilla situadas en los alrededores de Alcázar de San Juan. El área de estudio son zonas llanas, cultivadas de cereal y viñedo principalmente. Las colonias están situadas en casas de campo generalmente abandonadas. La colonia más pequeña tuvo tres parejas y unas 60 la más grande. Los primillas criaron bajo las tejas de los tejados, en grietas y oquedades de las paredes y algunas parejas en nidales artificiales.

2.1. Métodos generales

Los nidos fueron localizados antes de iniciarse las puestas, observando los lugares defendidos por las parejas. Cada nido fue visitado cada seis días desde mediados de abril hasta el inicio de la puesta y posteriormente cada dos días hasta que esta estuvo completa. Dado que los huevos eran puestos normalmente a intervalos de dos días, las puestas fueron generalmente encontradas con un máximo de tres huevos. Cada huevo fue marcado individualmente con rotulador resistente al agua. Esto permitía el reconocimiento del último huevo y la determinación de la fecha de puesta. La puesta se consideró completa después de cuatro días sin poner nuevos huevos. Las puestas con huevos de más de una hembra (sólo 2 en los tres años) fueron fácilmente reconocidas porque los huevos fueron puestos en diferentes fechas y además había diferencias en el tamaño de los huevos.

Los nidos fueron de nuevo visitados 27 días después de la puesta del último huevo y en días posteriores si quedaba algún huevo por eclosionar. Los pollos fueron pesados y su tarso y ala medidos al nacer el último pollo. Con estas medidas se estimó la fecha de nacimiento de cada uno de ellos, por comparación con patrones de crecimiento de pollos de edad conocida. El índice de asincronía en el nacimiento se estimó como la diferencia de edad entre el pollo más grande y el más pequeño.

Los pollos fueron marcados al poco tiempo de nacer con

esmalte de uñas o con rotulador. A los 5-7 días se les puso unas anillas de plástico en el tarso que fueron sustituidas por unas metálicas a los 20-21 días. Los pollos fueron sexados, pesados y medidos a los 20-21 días y poco antes de volar, a los 30-31 días. En 1992 el crecimiento de los pollos fue muy retrasado con respecto a otros años y los pollos fueron también medidos a los 35 y 40 días de edad. Las medidas tomadas fueron la longitud del ala y el tarso, el peso y el espesor del músculo pectoral. Este último se midió utilizando un emisor-receptor de ultrasonidos (véase Sears 1988 y Capítulo IV para más detalles).

Los cernícalos adultos fueron capturados generalmente en el nido, mientras calentaban los huevos o los pollos pequeños. A veces, también con tejas cubiertas de lazos de nailon, colocadas en la entrada de los nidos. Los adultos fueron medidos y marcados con anillas metálicas y de colores.

2.2. Experimento

En 1992 y 1993 se realizó un experimento manipulando el tamaño de la pollada al nacer. Cada nido fue escogido al azar como control o experimental, lanzando una moneda al aire. En los nidos experimentales, en los cuales no había fracasado ningún huevo, se retiró un pollo escogido al azar, al nacer el último (tratamiento E-). Sus controles, que originalmente tampoco habían

perdido ningún huevo, se llamaron C0. En los experimentales, en los cuales había fracasado un huevo, se introdujo un pollo (tratamiento E0), procurando que el pollo introducido tuviera la misma edad que hubiera tenido el fracasado, o al menos fuera de edad intermedia a los que ya estaban en el nido. Las parejas controles de estos, llamadas C-, habían perdido un sólo huevo.

Las manipulaciones se hicieron antes de que el pollo más pequeño cumpliera tres días de edad. Los pollos fueron transportados de un nido a otro en bolsas de tela. El tiempo de traslado fue generalmente inferior a los 15 minutos; aunque en alguna ocasión llegó hasta la media hora. No se observó ningún caso en el cual los pollos introducidos fueran rechazados por los padres adoptivos.

3. Resultados

3.1. La reproducción en condiciones naturales

En los tres años de estudio las puestas más frecuentes fueron de cuatro (54 % de las puestas) y cinco huevos (33 %), pero hubo puestas entre dos y seis huevos. El tamaño de puesta medio no varió significativamente entre años ($F_{2,207} = 0.57$, $P > 0.5$; Tabla 6.1). La tasa de eclosión media fue del 83 % para los

nidos con al menos un nacimiento. En estos nidos, el 26 % de los huevos desaparecieron o se rompieron. El resto generalmente contenía un embrión muerto (35 %) o no tenían un embrión visible (39 %, $n = 130$ huevos). La tasa de eclosión no varió significativamente entre años ($F_{2,175} = 0.84$, $P > 0.4$), tamaños de puesta ($F_{3,174} = 1.35$, $P > 0.25$), individuos (hembras: $F_{17,20} = 1.28$; machos: $F_{12,16} = 0.85$; en ambos $P > 0.25$), ni entre nidos ($F_{41,53} = 1.11$, $P > 0.35$). Sin embargo, las parejas con machos de un año tenían tasas de eclosión significativamente más bajas que el resto ($F_{1,95} = 6.59$, $P = 0.01$). La distribución del número de huevos perdidos dentro de la puesta no difiere significativamente de lo esperado por azar ($\chi^2_3 = 3.7$; $P = 0.3$).

Tabla 6.1: Parámetros reproductivos del Cernícalo Primilla en los tres años de estudio. (Media \pm error estándar (n))

	1991	1992	1993
Tamaño de puesta	4.20 \pm 0.10 (55)	4.33 \pm 0.08 (64)	4.19 \pm 0.07 (96)
Tasa de eclosión	79.7 \pm 3.4 (36)	83.1 \pm 3.0 (56)	84.9 \pm 2.1 (86)
Pollos volados	2.16 \pm 0.17 (43)	1.00 \pm 0.16 (34)*	2.00 \pm 0.22 (33)

(*) Medias que difieren significativamente del resto de los años.

El número de pollos volados por nido varió significativamente entre años ($F_{2,119} = 19.8$, $P < 0.0001$); fue menor en 1992 que el año anterior y posterior, pero no hubo diferencias significativas entre 1991 y 1993 (Tabla 6.1). Sólo en el 3 % de 104 puestas volaron tantos pollos como huevos habían

sido puestos. Esto sugiere que hay una producción excesiva de huevos en relación con la capacidad de los padres para alimentar pollos. A pesar de esto el tamaño de puesta parece que es ajustado a las condiciones individuales de la pareja, puesto que tanto el tamaño de puesta como el número de pollos que vuelan están correlacionados con la longitud del ala del macho (Fig 6.1 y 6.2). Esta medida puede estar relacionada con su capacidad de vuelo (véase Masman y Klaassen 1986), dado que los padres con alas más largas cebaron más frecuentemente a sus crías ($r = 0.49$, $n = 17$, $P < 0.05$). El número de pollos que volaron fue mayor cuanto más grande era la puesta (Fig 6.3). No hubo ninguna relación significativa entre la condición de los pollos al volar y el tamaño de la puesta; aunque la tendencia era a volar en mejores condiciones los pollos de puestas más grandes ($r = 0.23$; $n = 49$; $P = 0.1$).

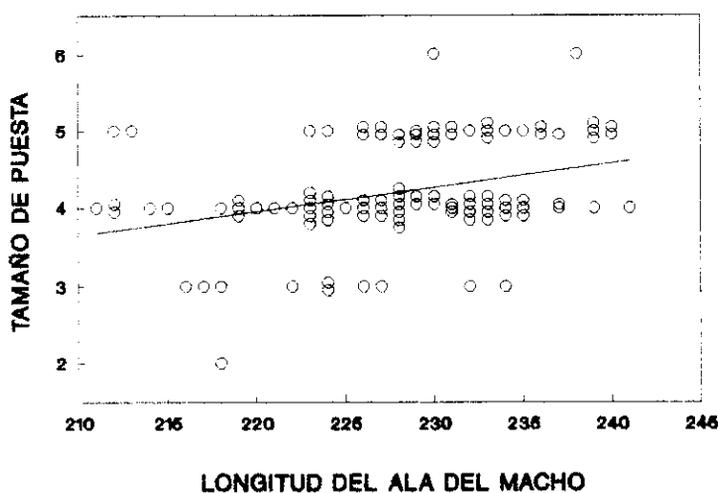


Figura 6.1: Tamaño de puesta en relación a la longitud del ala del macho.

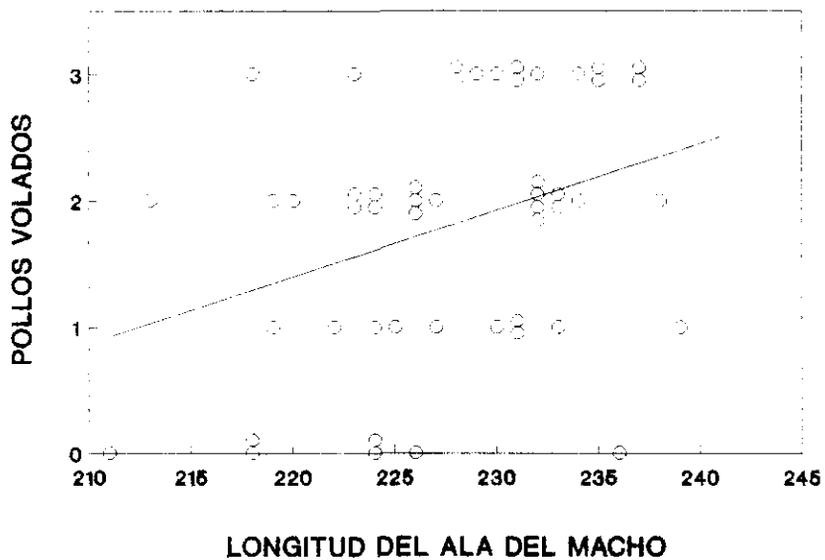


Figura 6.2: Número de pollos que vuelan por nido en relación a la longitud del ala del macho.

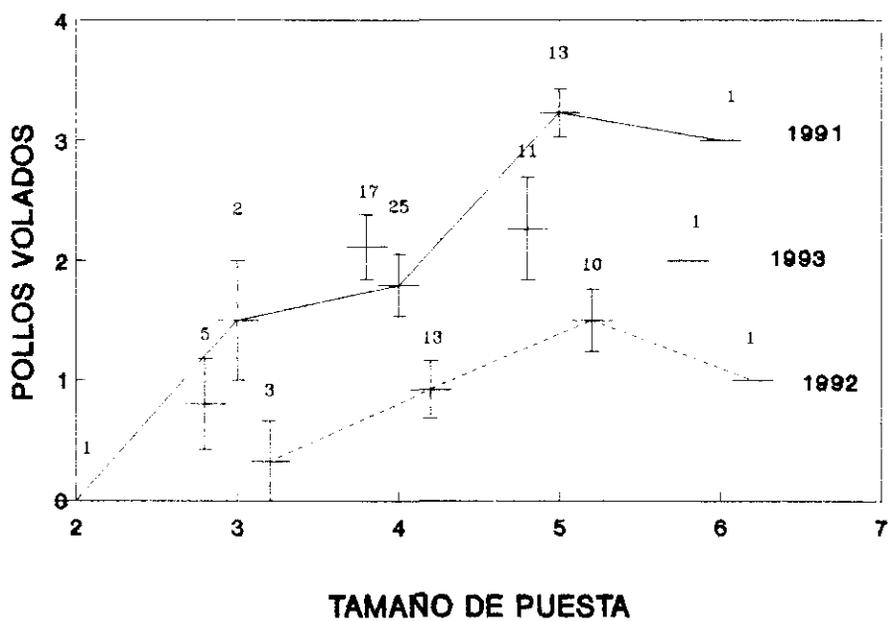


Figura 6.3: Número de pollos que vuelan por nido en relación al tamaño de puesta (media \pm e.s., el número indicado arriba es el tamaño de la muestra)

3.2. Los costes del huevo extra

Para ver si ciertamente los cernícalos producían más huevos que pollos podían alimentar, se manipularon sus polladas. Se quitó un pollo en la mitad de los nidos en los cuales habían eclosionado todos los huevos (E-); la otra mitad sirvió de control (C0). En los nidos con un huevo perdido durante la incubación se introdujo un pollo en la mitad de ellos (E0) y el resto fueron sus controles (C-). Entre los tratamientos E0, C-, C0, E-, no hubo diferencias en los tamaños de puesta, fechas de puesta y medidas corporales de los padres, en ninguno de los dos años que duró el experimento (Tabla 6.2). En 1992 la asincronía en el nacimiento de los pollos fue similar en todos los grupos después de la manipulación. Sin embargo, en 1993 hubo diferencias significativas entre los tratamientos E0 y C0 (Tabla 6.2).

Tabla 6.2:

	E0	C-	E-	C0
1992:				
Número de puestas	8	9	9	14
Tamaño de puesta	4.37 ± 0.18	4.44 ± 0.18	4.33 ± 0.24	4.36 ± 0.17
Fecha de puesta (1)	122 ± 1.4	126 ± 2.1	122 ± 2.0	123 ± 1.2
Asincronía (2)	2.00 ± 0.27	2.00 ± 0.53	2.00 ± 0.27	2.17 ± 0.30
Longitud del ala del macho	229 ± 4.8 (5)	223 ± 3.6 (6)	231 ± 3.5 (6)	224 (1)
Pectoral de la hembra	8.2 ± 0.25 (5)	8.4 ± 0.32 (4)	8.3 ± 0.27 (6)	8.3 ± 0.24 (9)
1993:				
Número de puestas	11	10	15	17
Tamaño de puesta	4.27 ± 0.19	4.20 ± 0.25	4.13 ± 0.19	4.29 ± 0.14
Fecha de puesta (1)	129 ± 2.76	128 ± 2.9	124 ± 2.25	129 ± 2.4
Asincronía (2)	0.87 ± 0.35	1.50 ± 0.31	1.47 ± 0.26	2.12 ± 0.28
Longitud del ala del macho	227 ± 2.1 (10)	232 ± 2.8 (6)	230 ± 1.6 (11)	233 ± 1.3 (11)
Pectoral de la hembra	8.0 ± 0.20 (10)	8.5 ± 0.34 (7)	8.1 ± 0.14 (11)	8.5 ± 0.15 (12)

(1) Fecha de puesta: 1 de enero = 1. (2) Asincronía después de la manipulación.

Tabla 6.3: Efecto del tratamiento experimental sobre el éxito reproductivo

	Nidos con un huevo perdido originalmente		Nidos sin huevos perdidos originalmente	
	E0	C-	E-	C0
1992:				
Pollos volados por nido	0.75 ± 0.31 (8)	1.33 ± 0.29 (9)	1.89 ± 0.39 (9)	0.93 ± 0.25 (14)
Supervivencia de los pollos	0.18 ± 0.08 (8)	0.39 ± 0.08 (9)	0.56 ± 0.12 (9)	0.21 ± 0.05 (14)
Pectoral al volar	6.62 ± 0.27 (4)	6.69 ± 0.20 (7)	6.71 ± 0.42 (7)	6.89 ± 0.28 (8)
1993:				
Pollos volados por nido	1.45 ± 0.25 (11)	2.40 ± 0.27 (10)	2.47 ± 0.22 (15)	2.29 ± 0.29 (17)
Supervivencia de los pollos	0.33 ± 0.05 (11)	0.79 ± 0.05 (10)	0.76 ± 0.07 (15)	0.54 ± 0.07 (17)
Pectoral al volar	5.00 ± 0.32 (10)	6.02 ± 0.11 (10)	5.98 ± 0.16 (15)	5.58 ± 0.15 (16)

Para ver el efecto que tenía el experimento sobre el éxito reproductivo se hizo un ANOVA incluyendo tres factores, el año, el número de huevos perdidos originalmente y después de la manipulación (Tabla 6.3). En los tres parámetros analizados hubo un efecto del año (en todos los casos $P < 0.0001$) y de los huevos perdidos después de la manipulación. Las parejas que intentaron alimentar tantos pollos como huevos, es decir C0 y E0, criaron significativamente menos pollos que E- y C- ($F_{1,86} = 9$; $P = 0.003$), sus pollos volaron en peores condiciones ($F_{1,70} = 6.3$; $P = 0.015$) y la supervivencia dentro del nido también fue menor ($F_{1,86} = 39$; $P < 0.0001$). Las parejas que originalmente no habían perdido un huevo, es decir C0 y E-, criaron más pollos que E0 y C- ($F_{1,86} = 4$; $P < 0.05$); la tasa de supervivencia también fue más alta para los primeros ($F_{1,86} = 5$, $P < 0.05$); sin embargo no hubo un efecto significativo de las pérdidas originales sobre la

condición de los pollos ($F_{1,70} = 2$; $P > 0.1$; Tabla 6.3). La única interacción que tuvo un efecto significativo fue la del año y pérdidas originales, que afectó a la condición de los pollos ($F_{1,70} = 4.3$; $P = 0.04$). En resumen perder algún huevo parece ser beneficioso, pero parece haber una diferencia de calidad parental entre los que pierden huevos y los que no lo hacen, puesto que hubo un efecto significativo de las pérdidas originales.

Los tamaños de pollada de los nidos del experimento eran iguales o bien con un pollo menos que los tamaños de puesta originales. Sin embargo, hubo pérdidas parciales de hasta tres huevos en condiciones naturales. Para ver con cuantos huevos perdidos se lograría mayor éxito reproductivo se usaron datos de puestas sin manipular de los tres años de estudio. El modelo resultante indica que las puestas con pérdidas de alrededor de un huevo fueron las óptimas en estos años (Fig. 6.4).

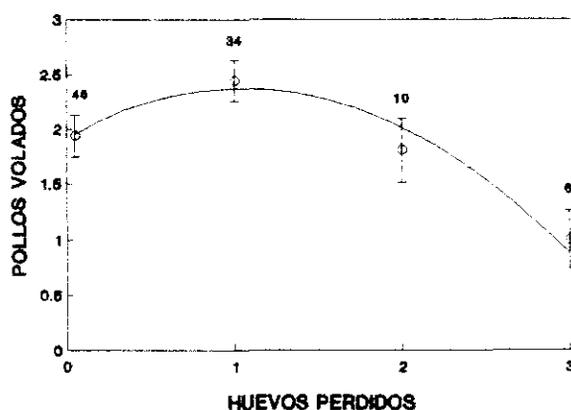


Figura 6.4: Número de pollos volados en relación al número de huevos perdidos (media \pm e.s; los números indicados arriba son los tamaños muestrales). La función de regresión es: $y = 1.95 + 0.82x - 0.39x^2$.

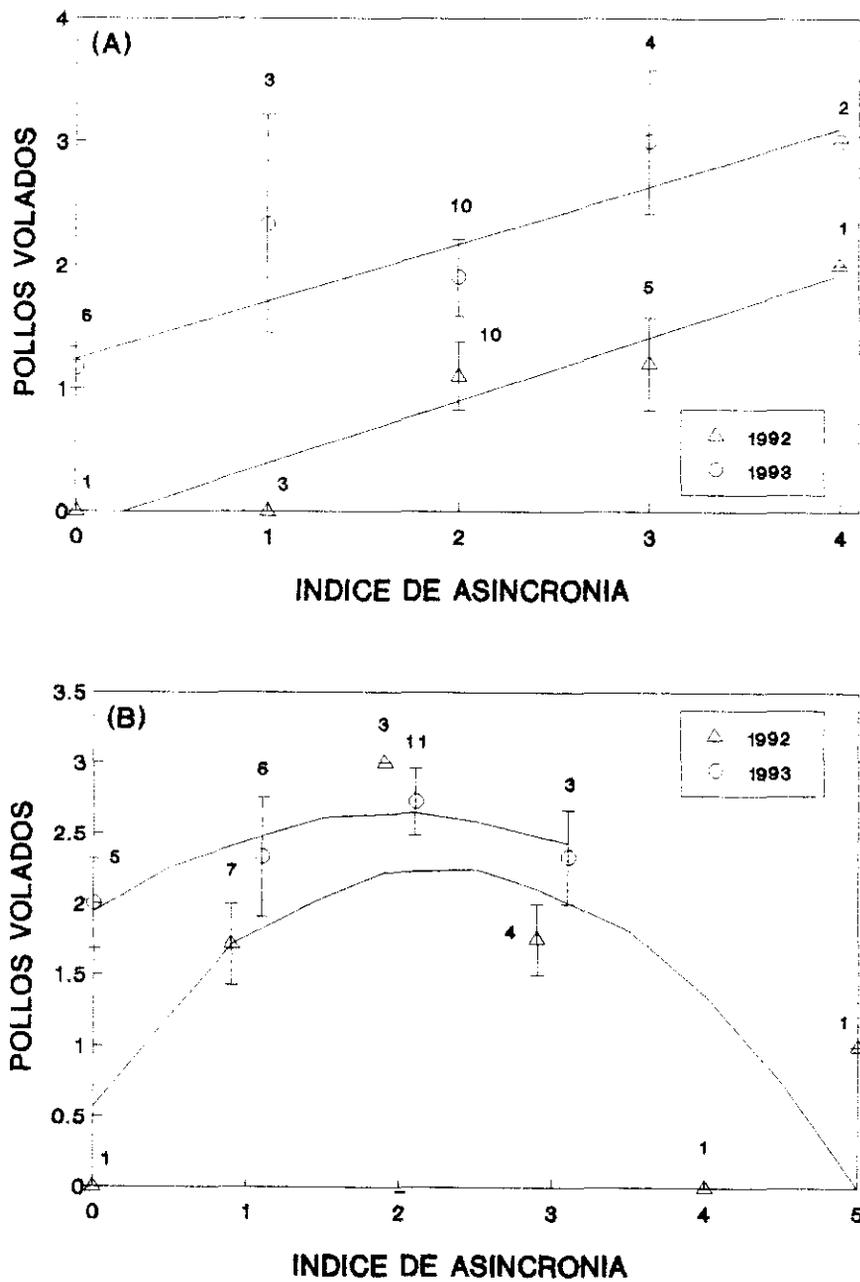


Figura 6.5: Efecto de la asincronía en el número de pollos que volaron por nido (media \pm e.s.; los números indicados arriba son los tamaños muestrales). (A) tratamientos con tantos pollos como huevos (en 1992: $y = -0.13 + 0.51x$, $r^2 = 0.24$, $P = 0.02$; en 1993: $y = 1.24 + 0.47x$, $r^2 = 0.28$, $P < 0.01$). (B) tratamientos con un pollo menos que el número de huevos (En 1992: $y = 0.57 + 1.46x - 0.31x^2$, $r^2 = 0.29$, $P = 0.04$).

La asincronía en el nacimiento de los pollos crea una jerarquía dentro de la pollada, haciendo que los pollos compitan en condiciones desiguales por el alimento. Esta jerarquización permite eliminar los pollos excedentes que no murieron antes de la eclosión. En los grupos C0 y E0, es decir aquellos con tantos pollos como huevos, la asincronía tuvo un efecto positivo sobre el número de pollos que volaron tanto en 1992 como en 1993 (Fig. 6.5a). Por el contrario en los grupos E- y C- la asincronía por encima de los 2 días tuvo un efecto negativo en 1992, pero no se encontró ninguna relación significativa en 1993 (Fig 6.5b).

3.3. Los beneficios del último huevo

Los resultados anteriores parecen indicar que los cernícalos ponen un huevo más que el tamaño de pollada óptimo. Para ver las ventajas que puede tener este comportamiento para los padres se debe analizar la contribución del último huevo al éxito reproductivo parental. De acuerdo con Mock y Parker (1986), el valor reproductivo que tiene un pollo para sus padres puede dividirse en dos componentes: 1) Valor reproductivo extra, RV_e , que es la probabilidad de que el pollo sobreviva junto con todos sus hermanos mayores. 2) Valor reproductivo de seguridad, RV_i , la probabilidad de que el pollo sobreviva después de haber muerto un hermano mayor.

En las puestas sin manipular, la supervivencia del último

pollo varió dependiendo de los años y de la supervivencia de los primeros huevos. Cuando nacieron todos los pollos la probabilidad de sobrevivir el más pequeño no fue significativamente distinta de cero. Sin embargo cuando alguno de los primeros huevos había fracasado, el último pollo sobrevivió en el 46 % de los casos. El fracaso del último huevo no tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia del resto de los pollos. Por tanto, el último huevo hizo una contribución significativa al éxito reproductivo parental (Tabla 6.4). En las puestas manipuladas se observó la misma tendencia que las naturales; en 1993, el pollo más pequeño sobrevivió hasta volar en el 40 % de los nidos E- y en ninguno de los E0. En 1992, que había sido peor año, murieron todos los pollos más pequeños de los nidos experimentales, salvo uno del tratamiento E- que llegó a volar.

Tabla 6.4: Contribución de los huevos al éxito reproductivo parental.

	n	Número de pollos que vuelan por nido del:		
		último huevo	resto	Total
Nace el último pollo:				
Nacen todos los demás	44	0.07 ± 0.04	1.95 ± 0.18	2.02 ± 0.20
Fracasa alguno	29	0.48 ± 0.09	1.93 ± 0.16	2.41 ± 0.19
Fracasa el último huevo:				
Nacen todos los demás	7	0	1.86 ± 0.55	1.86 ± 0.55
Fracasa alguno	9	0	1.67 ± 0.33	1.67 ± 0.33
ANOVA. Efecto (1):				
Nacimiento del último		-	$F_{1,79} = 1.1$ NS	$F_{1,79} = 4.3^*$
" del resto (2)		$F_{1,67} = 18.3^{***}$	$F_{1,79} = 1.0$ NS	$F_{1,79} = 0.2$ NS

* $P < 0.05$; *** $P < 0.0001$

(1) Aunque no aparece en la tabla, se incluyó el efecto del año. Ninguna de las interacciones fue significativa.

(2) Se consideraron dentro del mismo grupo todos aquellos nidos en los cuales había fracasado uno o más huevos del resto de la puesta.

4. Discusión

Los cernícalos primillas generalmente no pueden alimentar tantos pollos como huevos ponen. Sin embargo, esta estrategia parece tener claros beneficios reproductivos para los padres. Cuando uno de los primeros huevos fracasa, el último pollo frecuentemente logra sobrevivir. Una de las claves que puede haber favorecido la evolución de esta estrategia es la frecuencia con que se da la pérdida de algún huevo (Lundberg 1985; Anderson 1990; Forbes 1990). Los primillas, con una tasa media de eclosión de 0.83 y un tamaño de puesta medio de 4.2 huevos, tienen una probabilidad del 55% de perder al menos uno de sus primeros huevos. La probabilidad de que nazca un pollo del último huevo y llegue a volar es del 21%, lo que supone aproximadamente el 8.6% de los pollos que vuelan. Así, el último huevo parece ser un huevo de seguridad ante el alto riesgo de perder uno de los primeros huevos.

Otra posible vía de obtener beneficios del exceso de producción de huevos es como valor reproductivo extra. Los padres pueden poner más huevos ante la incertidumbre de la disponibilidad de alimento para alimentar a sus pollos (Lack 1947). Cuando el alimento es abundante podrían criar más pollos que si su tamaño de puesta fuera más conservativo y consecuentemente obtendrían un éxito reproductivo extra. Siguiendo la formulación de Mock y Parker (1986), el último huevo

entre la pollada sería mayor, ello conllevaría más costes y probablemente una menor supervivencia de los pollos. Si en el habitat de esta población se suceden años buenos y malos, se esperaría que las puestas con fracasos de uno de los primeros huevos tuvieran una producción media de 2.5 pollos, mientras que estas donde fracasó el último tendrían menor éxito medio debido al coste que tienen en los años malos. En los primillas parece darse un caso similar, perder uno de los primeros huevos parece beneficioso para los padres. Sin embargo la eclosión del último huevo no afecta a la supervivencia del resto de la pollada (Tabla 6.4). En estas circunstancias, el último huevo tendría primariamente valor reproductivo de seguridad y secundariamente valor extra.

Poner un exceso de huevos tiene costes reproductivos cuando eclosionan todos ellos o empeoran las condiciones ambientales. Por eso es importante la coevolución de estrategias de reducción de pollada. Sin embargo, los mecanismos para eliminar las crías excedentes podrían diferir dependiendo del sentido que tenga el último huevo. Si el huevo tiene valor reproductivo extra entonces los padres deberían intentar criarlo y su eliminación se haría cuando sean conscientes de la imposibilidad de alimentar a toda la pollada. Por el contrario, si tiene valor de seguridad y nacen todos los primeros pollos, entonces deberían eliminarlo tan pronto como sea posible.

Se ha visto en algunas especies que la incubación se detiene

tiene un valor reproductivo extra próximo a cero, puesto que la esperanza de que el pollo más pequeño sobreviva hasta volar es casi nula cuando no fracasa ninguno de los primeros huevos. Sin embargo hay algunos resultados que nos hacen reflexionar sobre el valor reproductivo extra del último huevo.

Si una especie pone un solo huevo de seguridad y el último huevo fracasa, el éxito reproductivo decrecerá cuantos más fracasos haya entre el resto de la puesta. Si además el valor reproductivo del último huevo tuviera solamente un componente de seguridad, cuando nace el último pollo se esperaría que el éxito reproductivo de la pollada sea siempre menor o igual que cuando nacen todos los primeros pollos habiendo fracasado el último (Fig 6.6a). Sin embargo los resultados de este estudio indican que hay una tendencia a que las puestas que pierden uno de los primeros huevos produzcan más pollos que estas otras que sólo pierden el último (Tabla 6.4, Fig 6.6b). Este resultado sería explicable si el último huevo tuviera valor extra además del valor reproductivo de seguridad. Un ejemplo hipotético para ilustrar este caso, sería una puesta de 4 huevos -uno de ellos de seguridad- en un ambiente impredecible donde a veces sólo se pueden criar 2 pollos. En años buenos se pueden criar tres pollos independientemente de cual sea el huevo que fracasa. En años malos, si fracasa uno de los primeros huevos el último pollo sería fácilmente eliminado sin afectar a la supervivencia de los dos pollos. Por el contrario si fracasa el último huevo, la rivalidad

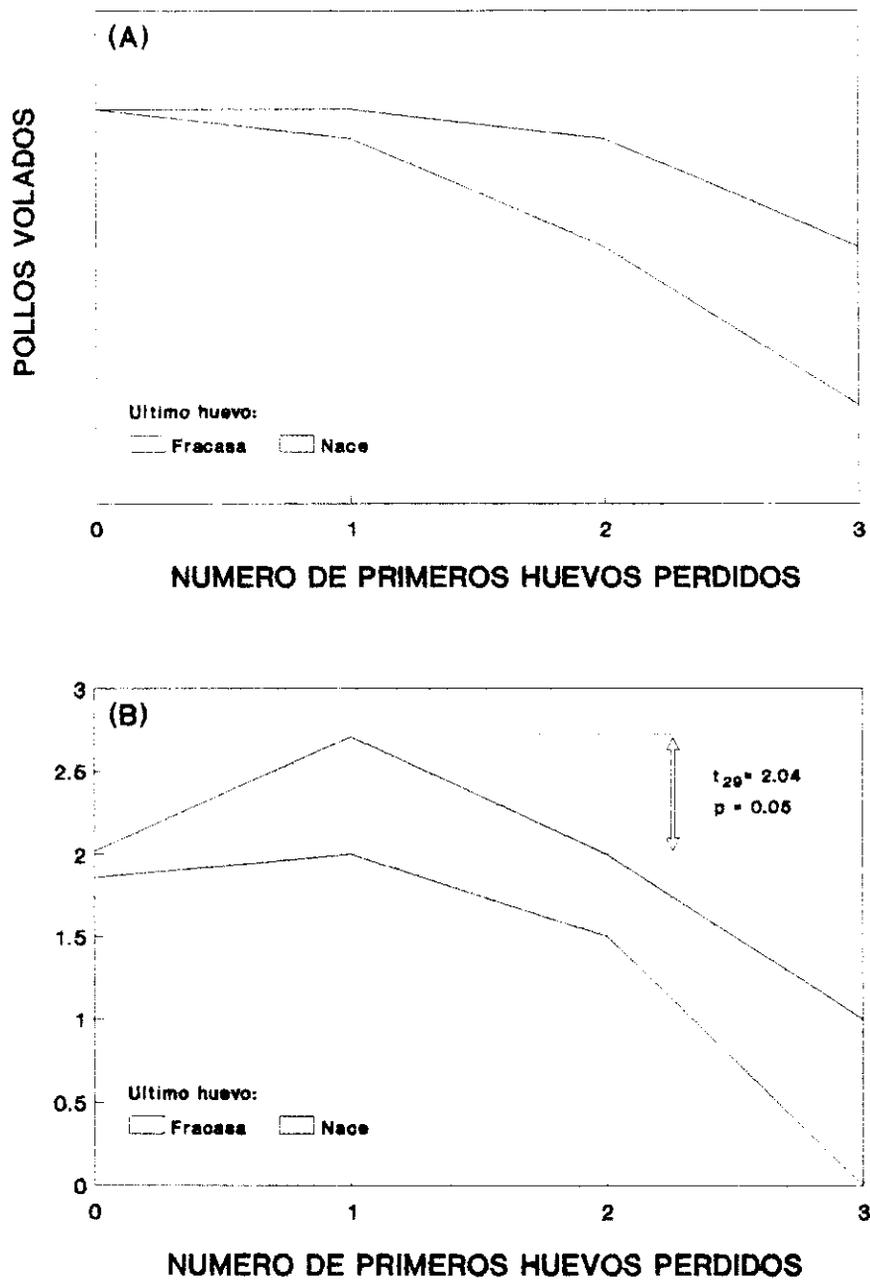


Figura 6.6: (A) Modelo esperado del número de pollos en relación al número de primeros huevos perdidos, si el último huevo tiene solamente valor de seguridad. (B) Patrón observado en los primillas.

a veces antes de la eclosión del último huevo, con lo cual el embrión muere (p.ej. Greenlaw y Miller 1983; Graves et al. 1984; Evans 1990). Este comportamiento podría ser una estrategia para reducir la pollada en especies con huevos de seguridad, aunque no es descartable que se trate de un coste de la eclosión asincrónica (Evans y Lee 1991). En el cernícalo primilla se ha observado que la muerte de los embriones ocurre a veces poco antes de la eclosión (datos propios inéditos); sin embargo, no está claro a que se debe el fenómeno puesto que ocurre en cualquier huevo de la pollada y por tanto no está claro que los padres tengan conocimiento de la supervivencia de todos sus huevos.

En el cernícalo primilla, la asincronía en el nacimiento de los pollos puede ser un mecanismo para crear individuos con diferentes capacidades de competir por el alimento; en las puestas con tantos pollos como huevos, tuvo un efecto positivo sobre el éxito reproductivo, mientras que en las puestas con huevos fracasados, la asincronía por encima de dos o tres días tuvo un efecto negativo sobre el número de pollos que vuelan. Por tanto, tal como predice la hipótesis de reducción de pollada (véase Lack 1947; Magrath 1989, 1990), la asincronía tuvo ventajas para los padres cuando estos no podían alimentar todos los pollos. La estrategia de reducción de pollada parece más apropiada cuando el huevo tiene valor extra que cuando tiene un valor de seguridad. En el caso del primilla, la estrategia de

reducción de pollada puede haber evolucionado junto con la del huevo de seguridad porque la asincronía no tuvo excesivos costes cuando se perdía algún huevo y no era necesario la eliminación de ningún pollo.

5. Resumen

En este capítulo se hace un contraste de la hipótesis del huevo de seguridad, en el Cernícalo Primilla *Falco naumanni*. De acuerdo con la teoría, las aves con una baja tasa de eclosión habrían evolucionado poniendo más huevos que pollos pueden alimentar. Los primillas pierden el 17 % de los huevos que ponen; por tanto tienen más de un 50 % de posibilidades de perder algún huevo de la puesta. Para ver si ha evolucionado la estrategia del huevo de seguridad en esta especie, se hizo un experimento poniendo un pollo en la mitad de los nidos en los que había fracasado un huevo y retirando un pollo en la mitad de los nidos en los que habían nacido todos. El experimento mostró que los nidos con un pollo menos tenían mayor éxito reproductivo que los otros. Por otra parte, se observa que los nidos en los cuales fracasa el último huevo que fue puesto tienen menor éxito reproductivo que en otros en los que este nace. El pollo nacido del último huevo sobrevive en el 48% de los casos en los se

pierde algún otro; por tanto se concluye que el último huevo que ponen los primillas tiene una función de seguridad y esta estrategia incrementa el éxito reproductivo parental.

6. Referencias

- Anderson, D. J. 1990. Evolution of obligate siblicide in boobies. 1. A test of the insurance-egg hypothesis. *Am. nat.* 135: 334-350.
- Balgooyen, T. G. 1976. Behavior and ecology of the American Kestrel (*Falco sparverius* L.) in Sierra Nevada of California. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 103: 1-83.
- Bijlsma, S., E.J.M. Hagemeijer, G.J.M. Verkley y R. Zollinger. 1988. Ecological aspects of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Extremadura (Spain). Rapport 285 Katholieke Universiteit Nijmegen, Nijmegen.
- Cavé, A.J. 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus*, in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Neth. J. of Zool.* 18: 313-407.
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma, S., Daan, S., Meijer, T. y Zijlstra, M. 1990. Brood size manipulations in Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parental survival. *J. Anim. Ecol.* 59: 269-286.

- Dorward, E. F. 1962. Comparative biology of the white booby and brown booby *Sula* spp. at Ascension. *Ibis* 103b: 74-220.
- Edwards, T. C., y M. W. Collopy. 1983. Obligate and facultative brood reduction in eagles; an examination of factors that influence fratricide. *Auk* 100: 630-635.
- Evans, R.M. y S.C. Lee. 1991. Terminal-egg neglect: brood reduction strategy or cost of asynchronous hatching? XX Int. Ornith. Congr.: 1737-1740
- Forbes, L. S. 1990. Insurance offspring and the evolution of avian clutch size. *J. Theor. Biol.* 147: 345-359.
- Graves, J., A. Whiten, P. Henzi. 1984. Why does the Herring Gull lay three eggs? *Animal Behaviour* 32: 798-805.
- Högstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: Adaptive variation in relation to territory quality. *Science* 210: 1148-1150.
- Kepler, C. D. 1969. Breeding biology of the blue-faced booby *Sula dactylatra personata* on Green Island, Kure Atoll. Publ. 8. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Mass.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.
- Lindén, M. y A.P. Møller. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *TREE* 4, 367-371.
- Lundberg, S. 1985. The importance of egg hatchability and nest predation in clutch size evolution in altricial birds. *Oikos* 45: 110-117.
- Magrath, R.D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success

- in the blackbird. *Nature* 339: 536-538.
- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* 65: 587-622.
- Masman, D y M. Klaassen. 1986. Energy expenditure during flight in trained and free living Kestrels *Falco tinnunculus*. *Auk* 104: 603-616.
- Mock, D. y G. A. Parker. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. *Evolution* 40: 459-470.
- Negro, J.J. 1991. Ecología de poblaciones del Cernicalo Primilla (*Falco naumanni*). Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla.
- Pereira, P. 1980. Contribución al conocimiento de la biología de la reproducción del Cernícalo Primilla en La Mancha húmeda. Ciudad Real. Tesina, Universidad Complutense de Madrid. (inédito).
- Pettifor, R.A. 1993. Brood-manipulation experiments. I. The number of offspring surviving per nest in blue tits (*Parus caeruleus*). *J. Anim. Ecology* 62: 131-144.
- Sears, J. 1988. Assessment of body condition in live birds; measurements of protein and fat reserves in the mute swan, *Cygnus olor*. *J. Zool., Lond.* 216: 295-308.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univer. Press.
- Stinson, C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution* 33: 1219-1233.

Conclusiones generales

- Una revisión del modelo de Daan *et al.* (1988) sobre la optimización de la fecha y tamaño de puesta, nos llevan a conclusiones diferentes de las de sus autores. El modelo predice que el declive estacional del tamaño de puesta es una consecuencia de la diversidad de calidades parentales que hay dentro de una población. Contrariamente a las conclusiones de los autores del modelo, el efecto de la fecha sobre el tamaño de puesta no explicaría su decrecimiento estacional.

- Las nuevas conclusiones del Modelo de Daan *et al.* son apoyadas por los resultados de un experimento con alimento suplementario realizado con el Cernícalo Vulgar. El declive estacional en el tamaño de puesta se debe a un efecto de la diversidad en la calidad parental. Las parejas con alimento suplementario pusieron antes y más huevos que las parejas control, con independencia de la fecha de puesta; además el tamaño de puesta decreció con la fecha en las parejas no suplementadas pero no en las experimentales.

- El experimento con alimento suplementario también mostró que el intervalo de puesta entre huevos sucesivos es una variable dependiente de la tasa de energía ingerida. Por tanto, si el modelo hormonal de Meijer sobre la determinación próxima

del tamaño de puesta es válido, entonces el alimento ingerido durante el periodo de formación de los huevos tendría un papel básico en la determinación del tamaño de puesta, a nivel próximo. Los resultados obtenidos con el Cernícalo Vulgar corroboran esta hipótesis puesto que el tamaño y el intervalo de puesta estaban negativamente correlacionados. Este mecanismo de determinación de la puesta permite ajustar el tamaño de esta al número óptimo de pollos alimentables.

- En el desencadenamiento de la reproducción pueden intervenir dos factores, el tiempo y la cantidad de alimento. Si el sistema reproductivo fuera activado por la cantidad de alimento disponible, entonces los padres tendrían más riesgos de fracasar que si es activado por algún factor dependiente del tiempo de máxima disponibilidad de alimento. La capacidad para predecir la futura disponibilidad de alimento también será mejor si el tiempo es el factor próximo que determina el comienzo de la reproducción.

- El tiempo de reproducción de los cernícalos *Falco tinnunculus* es optimizado a nivel individual. En un experimento manipulando la fecha de eclosión de los huevos se observó que las parejas a las cuales se les adelantó o se les retrasó la puesta criaron menos pollos que los controles; además los pollos de puestas adelantadas volaron en peores condiciones que los controles.

- En las poblaciones de aves nidícolas se observan frecuentemente dos hechos contradictorios: 1) las hembras ajustan el tamaño de puesta a sus condiciones particulares; 2) las puestas más grandes tienen menor valor adaptativo y mayor varianza en el éxito reproductivo que otras más pequeñas. Para conciliar estas aparentes contradicciones se propone aquí la hipótesis de los errores en el tamaño de puesta. Esta hipótesis sugiere que algunas aves pueden equivocarse en sus puestas y no ajustar correctamente estas, al número de pollos alimentables. En tal caso, si las calidades parentales intermedias son más frecuentes que las mejores y las peores, las puestas erróneas por exceso se acumularían entre las puestas más grandes, mientras que las erróneas por defecto lo harían entre las puestas más pequeñas; de este modo las puestas intermedias pueden tener mayor éxito reproductivo que las puestas más grandes; sin embargo habrá una relación lineal entre éxito reproductivo y calidad parental, tanto en los años buenos como en los malos.

- La hipótesis del huevo de seguridad dice que las aves con una baja tasa de eclosión habrían evolucionado poniendo más huevos que pollos pueden alimentar. El Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*) pierde el 17 % de los huevos que ponen; por tanto tienen más de un 50 % de posibilidades de perder algún huevo de la puesta. Para ver si ha evolucionado la estrategia del huevo de

seguridad en esta especie, se hizo un experimento poniendo un pollo en la mitad de los nidos en los que había fracasado un huevo y retirando un pollo en la mitad de los nidos en los que habían nacido todos. El experimento mostró que los nidos con un pollo menos tenían mayor éxito reproductivo que los otros. Por otra parte, se observa que los nidos en los cuales fracasa el último huevo que fue puesto tienen menor éxito reproductivo que en otros en los que este nace. El pollo nacido del último huevo sobrevive en el 48% de los casos en los que se pierde algún otro; por tanto se concluye que el último huevo que ponen las primillas tiene una función de seguridad y esta estrategia incrementa el éxito reproductivo parental.