



Biología reproductiva de la avoceta (*Recurvirostra avosetta*) y la cigüeñuela (*Himantopus himantopus*) en el sur de España.

Autor: José Javier Cuervo Osés

Trabajo realizado en la Estación Biológica de Doñana (Consejo Superior de Investigaciones Científicas) para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Directores:

Dr. Fernando Alvarez González, Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Dr. Eduardo Aguilera Prieto, Colaborador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Fdo. los directores: Dr. Fernando Alvarez González

Dr. Eduardo Aguilera Prieto

Fdo. el doctorando: José Javier Cuervo Osés



Departamento de Biología Animal I (Zoología)

Facultad de Biología

Universidad Complutense de Madrid

Abril 1993

R 22077

INDICE.

Capítulo 1. Introducción.

1.1. Objetivos.	3
1.2. Descripción de las especies.	4
1.2.1. Cigüeñuela (<i>Himantopus himantopus himantopus</i>).	6
1.2.2. Avoceta (<i>Recurvirostra avosetta</i>).	7
1.3. Area de estudio.	9
1.3.1. Marismas del Odiel.	9
1.3.2. Isla Mayor.	12

Capítulo 2. Descripción y evaluación de métodos de captura de recurviróstridos.

2.1. Introducción.	15
2.2. Métodos de captura.	
2.2.1. Captura en los nidos.	17
2.2.2. Captura fuera de los nidos.	20
2.2.3. Captura de pollos.	22
2.3. Resultados.	23
2.4. Discusión.	27

Capítulo 3. Biología reproductiva.

3.1. Introducción.	30
3.2. Métodos.	32
3.3. Resultados.	
3.3.1. Fenología reproductiva.	41
3.3.2. Duración de los períodos reproductivos.	43
3.3.3. Características de los nidos.	45
3.3.4. Tamaño de puesta y características de los huevos.	50

3.3.5. Exito reproductivo.	65
3.4. Discusión.	80
Capítulo 4. Inversión parental.	
4.1. Introducción.	99
4.2. Métodos.	100
4.3. Resultados.	
4.3.1. Actividades desarrolladas en el nido o sus proximidades.	104
4.3.2. Actividades desarrolladas fuera del nido.	121
4.3.3. Descripción de la construcción del nido.	126
4.3.4. Descripción de las interacciones agresivas interespecíficas en grupo.	130
4.4. Discusión.	134
Capítulo 5. Sistema de apareamiento.	
5.1. Introducción.	139
5.2. Métodos.	140
5.3. Resultados.	
5.3.1. Descripción de las cópulas.	140
5.3.2. Cópulas extramaritales.	144
5.4. Discusión.	145
Bibliografía.	147

Capítulo 1. INTRODUCCION.

1.1. OBJETIVOS.

La avoceta (*Recurvirostra avosetta*) y la cigüeñuela (*Himantopus himantopus*) son las dos especies de recurviróstridos que viven en España. Ambas especies han sido muy poco estudiadas en nuestro país, especialmente en lo que se refiere a su biología reproductiva. En el caso de la cigüeñuela cabe destacar que los estudios de comportamiento reproductivo, no sólo en España, sino en toda su área de distribución, han sido muy escasos, desconociéndose hasta ahora la mayoría de sus elementos básicos.

En esta tesis se muestran fundamentalmente los conocimientos adquiridos sobre la biología reproductiva de avocetas y cigüeñuelas, haciendo especial hincapié en el comportamiento de las segundas. En un primer capítulo se introducen las especies objeto de estudio y las áreas donde éste se ha efectuado. Merece capítulo aparte la descripción de los métodos de captura utilizados durante el trabajo de campo. El estudio del comportamiento de los individuos requiere la identificación a distancia de cada uno de ellos y en nuestro caso se consiguió mediante la colocación de anillas de PVC con una combinación de números o letras. Por lo tanto, era imprescindible capturar a los ejemplares que se deseaba posteriormente controlar. Se pretende que las técnicas expuestas sirvan como guía para futuros estudios a la hora de elegir aquellos métodos más convenientes en cada caso.

Dentro del apartado de biología reproductiva se incluye información referente a las dos especies consideradas. Los temas estudiados son la fenología de cría, duración de los periodos reproductivos y características de nidos y huevos. Una cuestión primordial de este estudio es la determinación del éxito reproductivo y el análisis de

todos aquellos factores que pueden influir sobre él. Ello nos ayudaría a comprender los condicionamientos ecológicos que operan sobre estas especies durante la reproducción, lo que será muy útil a la hora de tomar medidas concretas encaminadas a favorecer su conservación.

Una de las facetas menos conocidas de la biología de las cigüeñuelas es la referente a su comportamiento reproductor, concretamente al cuidado parental y a los patrones de actividad de machos y hembras durante la cría. En el capítulo 4 se estudia la contribución parental de ambos sexos a la construcción y defensa del nido, la incubación y el cuidado de los pollos. En el último capítulo se estudia el sistema de apareamiento que presentan los recurviróstridos y para su entendimiento será esencial toda aquella información relacionada con las cópulas. Se describen con detalle las cópulas de avocetas y cigüeñuelas, remarcando las diferencias existentes entre las dos especies, diferencias que no habían sido puestas de manifiesto con anterioridad. También se citan y describen los primeros casos de cópulas extrapareja observados en cigüeñuelas.

1.2. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES.

Avocetas (género *Recurvirostra*) y cigüeñuelas (géneros *Himantopus* y *Cladorhynchus*) son miembros de la familia *Recurvirostridae* (Cramp y Simmons 1977, Hamilton 1975), del orden *Charadriiformes*. Se trata de limícolas de tamaño relativamente grande y coloración predominante blanca y negra, con picos, patas y cuellos de alargadas proporciones. El cercano parentesco de los géneros *Himantopus* y *Recurvirostra* se ha visto apoyado tras un análisis comparativo del comportamiento de la avoceta y la cigüeñuela de Norteamérica, *Recurvirostra americana* e *Himantopus mexicanus*, (Hamilton 1975) y por la obtención en condiciones de cautividad de un híbrido viable entre estas dos especies (Príncipe 1977).

La taxonomía del género *Himantopus* tradicionalmente ha sido compleja y aún en la actualidad es objeto de debate (Hayman et al. 1986, James 1991, Pierce 1984). La clasificación que aquí utilizamos es la que considera dos especies distintas, una de ellas, *Himantopus himantopus*, con cinco subespecies (Hayman et al. 1986): *Himantopus h. himantopus* (Eurasia, India, Africa), *Himantopus h. mexicanus* (Norteamérica y norte de Sudamérica), *Himantopus h. knudseni* (Hawai), *Himantopus h. melanurus* (desde Perú y Brasil hacia el sur) y *Himantopus h. leucocephalus* (Australia, Nueva Guinea, Nueva Zelanda). La otra especie es *Himantopus novaezelandiae*, que habita en Nueva Zelanda. Algunos autores (Sordal 1980a) consideran a la subespecie *H. h. mexicanus* como una especie, *Himantopus mexicanus*, y a la cigüeñuela de las Islas Hawai como una subespecie de ella, *Himantopus mexicanus knudseni*. Menos problemática es la clasificación de los otros géneros de recurviróstridos, que incluyen las siguientes especies: *Cladorhynchus leucocephalus* (Australia), *Recurvirostra americana* (Norteamérica), *Recurvirostra andina* (Andes centrales), *Recurvirostra avosetta* (Eurasia, Africa) y *Recurvirostra novaehollandiae* (Australia). Merece la pena mencionar la clasificación de las aves realizada por Sibley et al. (1988) basada en estudios de hibridación de ADN. Este método posibilita una clasificación más acorde a la filogenia real de las aves. Según esta clasificación, avocetas y cigüeñuelas componen la tribu de los Recurvirostrini. Esta tribu, junto con los ostreros (género *Haematopus*), forma la subfamilia Recurvirostrinae y todos ellos junto a avefrías y chorlitos (géneros *Vanellus* y *Charadrius*) componen la familia Charadriidae. Limícolas, gaviotas y alcas (entre otros) componen el infraorden Charadriides, que está incluido en el orden Ciconiiformes. Dentro de este orden se encuentran también águilas, garzas, pingüinos y albatros.

Las únicas dos especies de recurviróstridos que se encuentran en España y en Europa son la cigüeñuela (*Himantopus himantopus himantopus*) y la avoceta (*Recurvirostra avosetta*). Se presenta a continuación una breve descripción de ambas especies (para las siguientes descripciones morfológicas y distribuciones geográficas se han utilizado Cramp y Simmons 1977, Hayman et al. 1986 y Peterson et al. 1989).

1.2.1. CIGÜEÑUELA (*Himantopus himantopus himantopus*).

Esta especie fue descrita por primera vez por Linneo en 1758 como *Charadrius himantopus*. Mide 35-40 cm. de longitud, 67-83 cm. de envergadura alar y pesa entre 140 y 290 g. Las patas son extremadamente largas (12.5-16.5 cm. de tarso) y junto a pico y cuello, también largos, le confieren un porte alto y esbelto. El plumaje es principalmente blanco, con dorso y alas de color negro. Las patas, de color rosa, son muy notorias en vuelo. El pico es negro, delgado y prácticamente recto. Color del píleo y parte posterior del cuello muy variable, desde blanco puro a gris oscuro, tanto en machos como en hembras. Las hembras presentan dorso y escapulares de color marrón en vez de negro y son de tamaño ligeramente menor. En los juveniles el contraste entre las áreas de plumaje blanco y negro es mucho menos definido, con las partes superiores, desde el píleo al dorso y alas, de color sepia, con los bordes y extremos de las plumas de color claro.

Su distribución geográfica comprende Eurasia y Africa desde el sur de Europa hasta Mongolia por el Este, y por el Sur hasta Sudáfrica, Madagascar y Ceilán. En Europa es una especie predominantemente mediterránea, criando sobre todo en la Península Ibérica, Francia, Italia, Balcanes y Sur de Ucrania y Rusia. En España es donde se concentran las mayores poblaciones europeas, con un número que puede rondar las ocho mil parejas, distribuyéndose por marismas, lagunas y humedales de los dos tercios sur peninsulares (Andalucía occidental, Extremadura, La Mancha, Levante, Cataluña, Aragón, Oeste de Castilla-León) y las Islas Baleares. Las poblaciones de Europa occidental son migradoras, pasando el invierno en el Africa Transahariana (Senegal, Mali, Nigeria, Chad) y una pequeña parte también en la región mediterránea (Magreb, Sur de España).

Esta especie está ligada a espacios abiertos con zonas de agua quieta y poco profunda, bien dulce o salobre, pero no marcadamente mareal. Necesita aguas de alta productividad biológica, con gran cantidad de invertebrados (insectos, moluscos) que

constituyen su dieta. Todos estos requerimientos se dan en marismas, estuarios, lagunas, salinas, arrozales, etc. La cría suele ser colonial, normalmente en forma de colonias laxas, aunque en ocasiones lo hace de manera solitaria.

Además de los estudios referentes a la biología reproductiva de las cigüeñuelas (Casini 1986, Seriot 1989, Tinarelli 1990), podemos encontrar trabajos sobre alimentación (González-Kirchner y Sainz de la Maza 1990, Serrano et al. 1983), comportamiento (Espin et al. 1983, Goriup 1982, Yeates 1941) y biología invernal (Dubois 1992, Tinarelli 1987a).

1.2.2. AVOCETA (*Recurvirostra avosetta*).

Especie descrita por Linneo en 1758. Mide 42-45 cm. de longitud, 77-80 cm. de envergadura alar y pesa entre 230 y 390 g. El tamaño corporal es mayor que en la cigüeñuela, pero la longitud de las patas menor (tarso 8-10.5 cm.). El pico es delgado, negro y fuertemente curvado hacia arriba y las patas de color gris azulado. El plumaje de los adultos es de color predominantemente blanco puro, con un diseño muy distintivo de color negro en la parte superior de cabeza y cuello, en dos zonas ovales a ambos lados del dorso, a través de las cobertoras alares centrales y en las primarias más externas. En vuelo y visto desde arriba, el plumaje aparece conspicuamente manchado, aunque desde abajo es de color blanco excepto las puntas de las alas, de color negro. Los sexos son casi idénticos, tendiendo las hembras a ser algo más pequeñas, con el color negro del plumaje más apagado y con el pico más corto y curvado hacia arriba. Los juveniles son similares a los adultos, aunque con las zonas oscuras de un color marrón o marrón grisáceo en vez de negras. Tienen además las partes blancas superiores moteadas, con los bordes de las plumas de color sepia, gris y pardo.

La distribución geográfica de la especie abarca Eurasia y Africa. En Europa cría en las zonas costeras atlánticas (Sur de Escandinavia, Alemania, Benelux, Francia,

Inglaterra), cuenca mediterránea (España, Francia, Italia, Grecia), cuenca del Danubio (Hungría, Rumania, Bulgaria) y Sur de Ucrania y Rusia. En España las poblaciones nidificantes se distribuyen por el delta y el valle del Ebro, Levante, La Mancha y Andalucía occidental. Las poblaciones que crían en la parte norte del área de distribución son migradoras, mientras que hacia el sur van siendo divagantes. Las zonas de invernada de las aves europeas comprenden el África transahariana (Senegal, Mali, Chad), cuenca mediterránea (Grecia, Magreb) y zonas costeras atlánticas (Francia, Portugal, sur de España).

La avoceta es una especie altamente especializada, que se encuentra principalmente en zonas bajas cercanas al mar, prefiriendo sobre todo grandes extensiones de agua quieta y poco profunda, de alta concentración salina, que tengan islas y orillas muy planas y sin vegetación. Habitats adecuados incluyen lagunas, albuferas, deltas, estuarios, salinas, embalses, etc. Su dieta está compuesta sobre todo por invertebrados acuáticos, como insectos, crustáceos y anélidos. Se alimenta en zonas de barro muy blando o en el agua, bien andando o nadando, y emplea varios métodos de captura del alimento, entre los que destaca un barrido de la superficie del agua o del barro, moviendo la cabeza con el pico ligeramente abierto a izquierda y derecha y localizando las presas por el tacto. La cría es colonial y se realiza en el suelo, en zonas abiertas con nula o escasa vegetación y siempre cerca del agua.

Existen estudios de esta especie centrados en la alimentación (Serrano y Cabot 1984), dinámica de poblaciones (Cadbury y Olney 1978, Hill 1988), biología invernada (Tinarelli 1987b) y comportamiento (Adret 1982, 1983, 1984, Olney 1970, Simmons y Crowe 1953). Los referentes a biología reproductiva se irán indicando en los distintos capítulos del presente trabajo.

1.3. AREA DE ESTUDIO.

El estudio se ha desarrollado en dos zonas húmedas de Andalucía occidental: las Marismas del Odiel, Paraje Natural de las Marismas del Odiel (provincia de Huelva) y las Marismas del Guadalquivir, Parque Natural del Entorno de Doñana (Isla Mayor, provincia de Sevilla) (Figura 1). A continuación se presenta una breve descripción del medio físico y la vegetación en ambas áreas.

1.3.1. MARISMAS DEL ODIEL.

Las Marismas del Odiel (Figura 2) pertenecen al grupo de las denominadas marismas mareales, con una clara influencia y dependencia del régimen de oscilación de las mareas. Presentan una tupida red de drenaje, suelos de escaso desarrollo y abundancia de sedimentos. Las aguas freáticas son muy salinas y la vegetación es típicamente halófila (Rubio 1985). La zona donde se asentaba la colonia estudiada es conocida como "La Herradura", está en el borde sudoccidental de las marismas y muestra un grado importante de alteración humana, con gran cantidad de caminos y canales.

El clima puede definirse como Mediterráneo térmico, si bien con una marcada influencia atlántica, que lo hace un poco más húmedo y suave. La temperatura media es templada (18.4°C) y la precipitación media anual es de 518.3 mm. (Rubio y Figueroa 1983). Las estaciones se reducen a inviernos cortos y suaves con heladas casi inexistentes, en los que se producen la mayor parte de las lluvias, y veranos largos y secos, de altas temperaturas y precipitación prácticamente ausente. Los vientos dominantes son del suroeste.

La flora de las Marismas del Odiel está muy condicionada por el grado de inundación y por el de salinidad. Esto junto con el tipo de sustrato determina las especies de plantas que habitan en cada zona. Se pueden determinar varias unidades

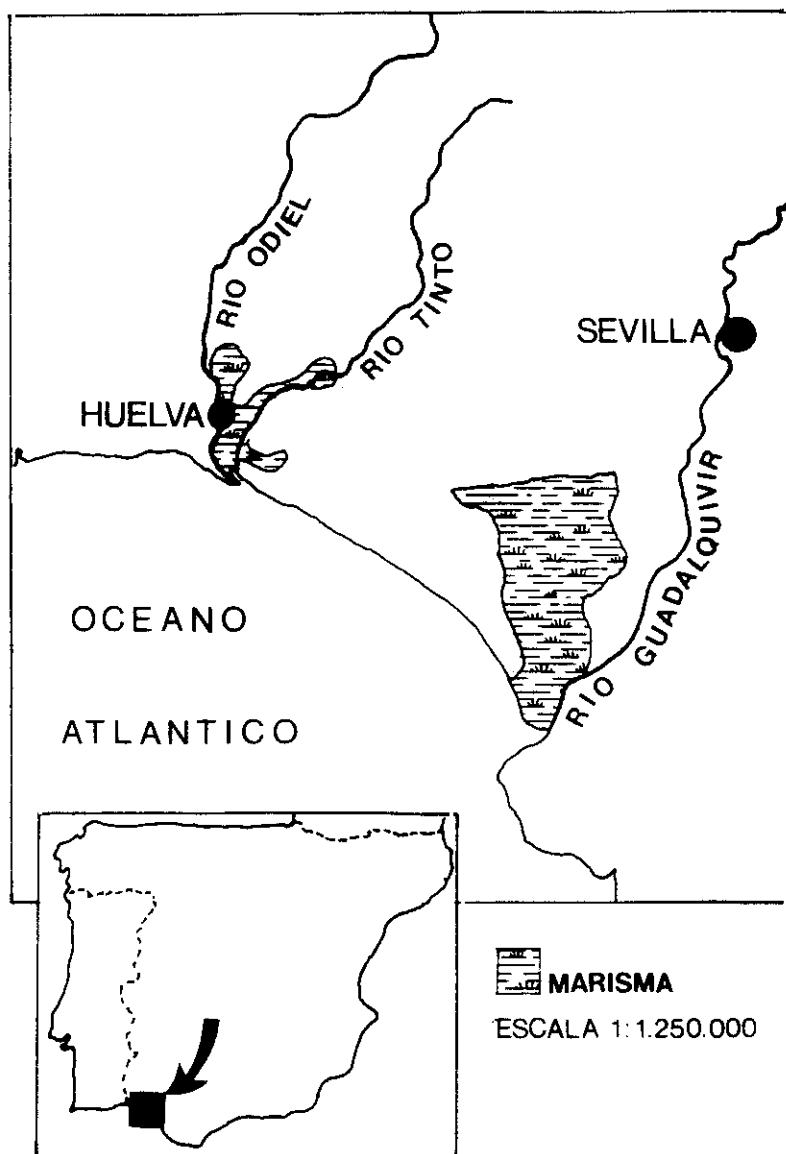


Figura 1.- Localización de las Marismas del Guadalquivir y del Odiel.

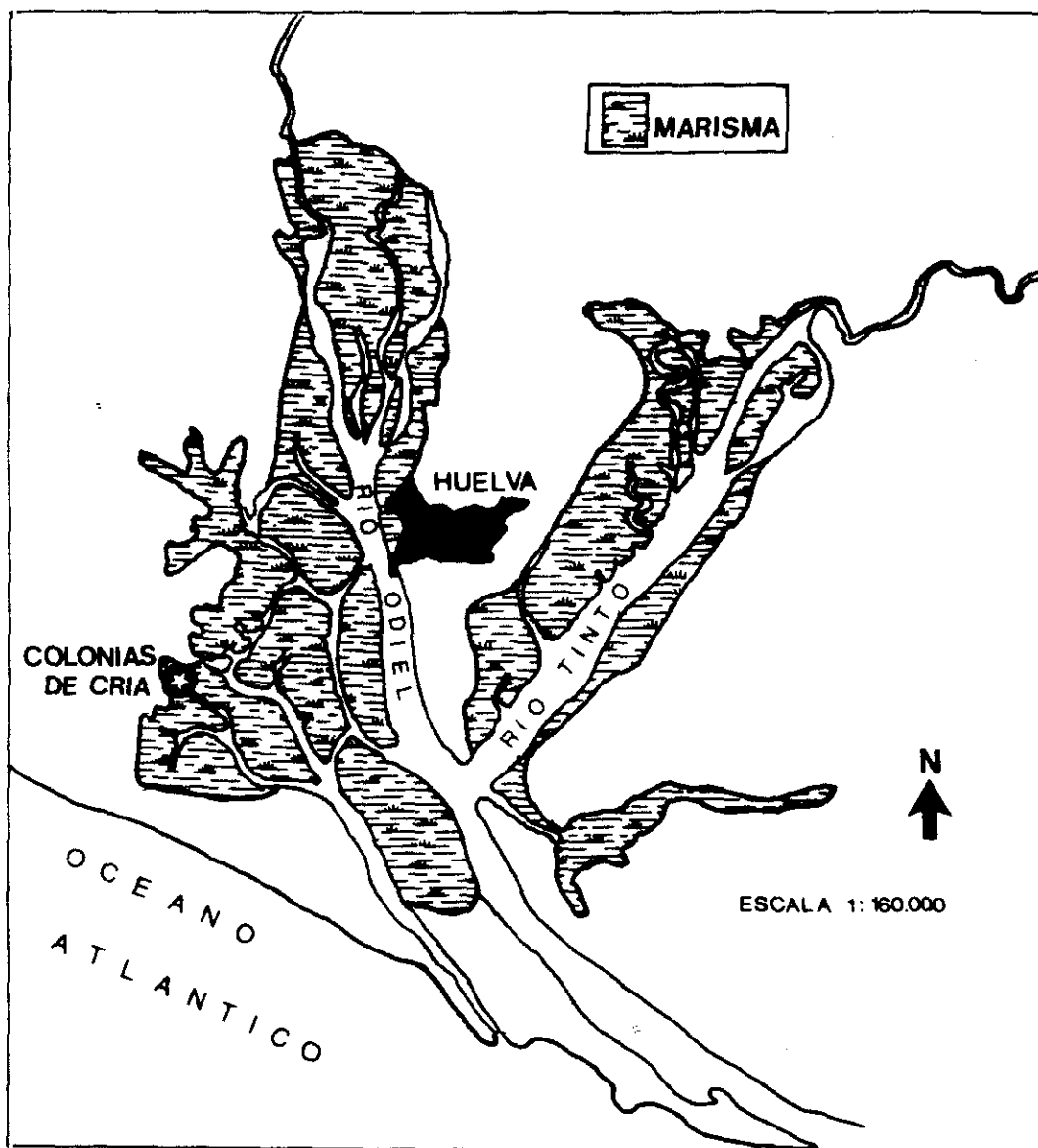


Figura 2.- Mapa de las Marismas del Odiel con la localización de la zona de estudio.

con flora diferenciada (Rubio y Figueroa 1983):

- Zonas de "marisma dulce" en contacto con áreas periféricas no salinas, que suministran aportes de agua dulce. Las especies características son *Tamarix canariensis*, *Juncus acutus*, *Juncus maritimus*, etc.

- Zonas con perturbación. Incluye zonas arenosas en contacto con la marisma, cuyas especies características son *Limoniastrum monopetalum*, *Suaeda vera*, etc. y zonas de recuperación de marisma tras aterramientos, con *Spergularia salina*, *Atriplex halimus*, etc.

- Marisma mareal, que incluye zonas de reciente deposición con colonización de *Spartina maritima*, zonas bajas con cobertura total de *Spartina maritima* y varios tipos de marisma, bien con *Salicornia ramosissima* y *Sarcoconia perenne*, *Spartina densiflora* y *Limonium ferulaceum*, o *Halimione portulacoides* y *Artemisa caerulescens*.

1.3.2. ISLA MAYOR.

Se encuentra ubicada en las marismas del río Guadalquivir, entre el cauce principal del río y el Brazo de la Torre (Figura 3). La zona sur de Isla Mayor, dentro de la finca denominada "Veta la Palma", forma parte del Parque Natural del Entorno de Doñana y es donde se centraron la mayor parte de los estudios. Las Marismas del Guadalquivir constituyen un estadio terminal con escasa influencia mareal, importantes aportes dulces de los ecosistemas periféricos, progresiva desalinización de suelos y marcada estacionalidad del biotopo (Rubio 1985). Las colonias estudiadas se ubicaban en una zona dedicada principalmente al cultivo extensivo de camarones. Los estanques, artificialmente construidos, tienen una profundidad media de 0.75 metros y su nivel es controlado mediante estaciones de bombeo y desagües.

La climatología es similar a la existente en las Marismas del Odiel, con características climáticas de tipo mediterráneo, donde la proximidad del Océano Atlántico ejerce cierta influencia suavizando las temperaturas extremas. Este clima se

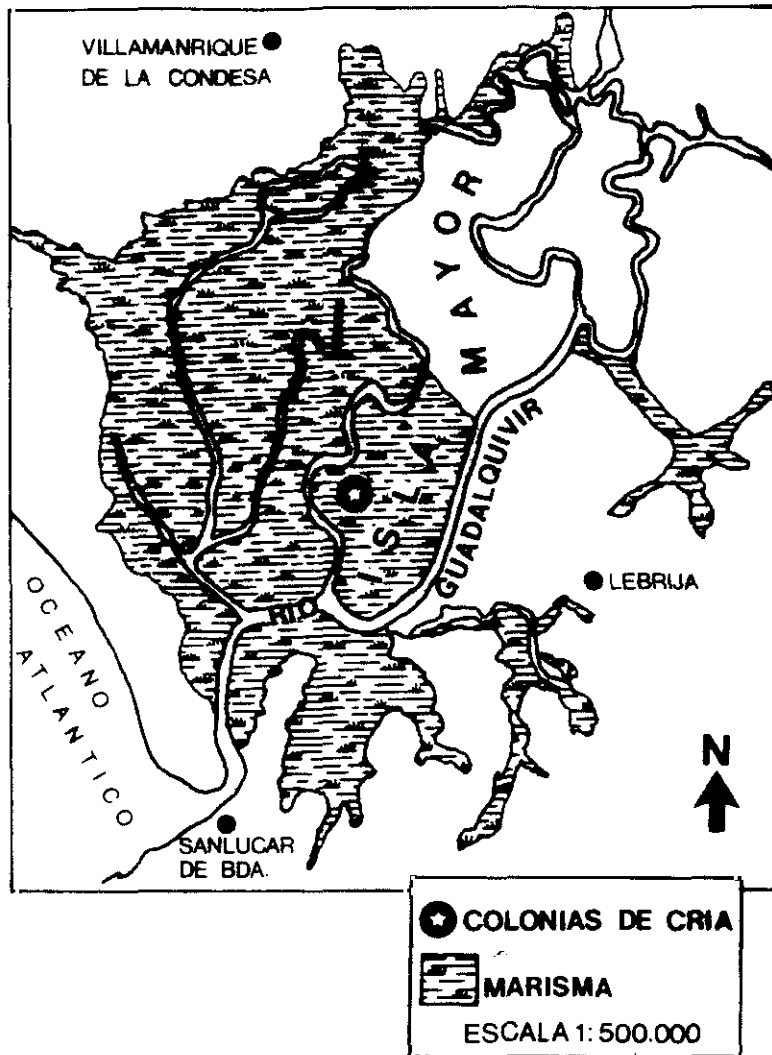


Figura 3.- Mapa de las Marismas del Guadalquivir con la localización de la zona de estudio.

caracteriza por la marcada periodicidad en cuanto a precipitación, presentándose veranos secos e inviernos lluviosos (media anual de lluvias: 558 mm.), veranos cálidos (temperatura media del mes más caluroso: 28°C) e inviernos suaves (temperatura media del mes más frío: 10°C) y fuerte insolación, especialmente en verano (Allier et al. 1974, García Novo et al. 1978).

La vegetación de la zona se halla muy marcada por el carácter arcilloso y salino del suelo, así como por la alternancia encharcamiento-sequía. La cobertura vegetal es relativamente escasa y las especies más abundantes son *Salicornia ramossisima* y *Sarcocornia perennis* (*Arthrocnemum perenne*) (Fernández 1982). *Arthrocnemum glaucum* se encuentra en las áreas relativamente más húmedas y salinas. Asociada a *Salicornia ramossisima* aparece *Suaeda splendens*, y como cohorte herbácea más frecuente merecen citarse *Plantago coronopus* y *Hordeum maritimum*. En los puntos particularmente húmedos se encuentra también *Sarcocornia fruticosa*.

Capítulo 2. DESCRIPCION Y EVALUACION DE METODOS DE CAPTURA DE RECURVIROSTRIDOS.

2.1. INTRODUCCION.

Hay que resaltar la importancia que tienen los métodos de captura en los estudios de biología de las aves. En primer lugar, es una forma de obtener información de los individuos capturados (medidas, peso, muestras sanguíneas), muy difícil de conseguir de otra manera. Además, posibilita un marcaje individual de las aves, que serán reconocidas en el caso de ser recapturadas (si han sido marcadas con anillas metálicas) o si son vistas a cierta distancia (con anillas de PVC). Incluso pueden ser reconocidas y localizadas sin ser vistas si se encuentran marcadas con emisores (disponiendo de los receptores adecuados). Este reconocimiento individual será de gran importancia para estudios de comportamiento, uso del hábitat, migraciones, etc.

Son numerosos los métodos que se han empleado para la captura de las aves en general y de los limícolas en particular. Todos ellos intentan aprovechar ciertas características comportamentales que faciliten la captura o aumenten el rendimiento de la misma, es decir, el número de aves capturadas por esfuerzo realizado. Este esfuerzo puede medirse en términos económicos, de tiempo, número de personas involucradas, etc. Sin embargo, no es sólo el rendimiento un factor importante sino que también lo son el hecho de que las aves no sufran daño alguno en la captura y que ésta no altere su comportamiento posterior. Las características comportamentales que se pueden aprovechar para la captura son los hábitos gregarios, el uso de determinadas zonas para alimentarse o descansar, el celo puesto en la incubación de los huevos o la falta de capacidad de reacción ante situaciones anómalas, como puede ser una intensa luz que deslumbre a las aves.

5306061466

Los limícolas se caracterizan por formar bandos, especialmente en los períodos migratorios y durante la invernada y esto es aprovechado para capturarlos durante la noche con redes japonesas (Boere 1976, Harrington 1982, Wilson et al. 1980) o durante el día con red-cañón (Boere 1976, Dick y Pienkowski 1979, Thompson y DeLong 1967) o red propulsada con cohetes (Gerstenberg y Harris 1976, Harrington y Leddy 1982, Pienkowski et al. 1979, Thompson y DeLong 1967). La red también puede ser propulsada de manera manual (Hicklin et al. 1989). La red japonesa suele mostrarse más eficiente con especies de pequeño tamaño mientras que la red-cañón y de cohetes han sido usadas con éxito en especies de tamaño diverso (Gerstenberg y Harris 1976). Una particularidad de muchos limícolas es su hábito de buscar la comida en el suelo mientras caminan y al encontrarse un obstáculo bordearlo en vez de volar por encima de él (Low 1935). La colocación de vallas supone un guía para las aves, las cuales continúan andando a lo largo de la valla y de esta manera pueden ser conducidas a trampas de tipo nasa, con la entrada en forma de embudo, que posibilita la entrada pero dificulta la localización de la salida. Este método es utilizado sobre todo con especies de pequeño tamaño (Brundrett 1941, Senner et al. 1981, Serventy et al. 1962).

Un momento comúnmente utilizado para la captura de aves es la nidificación. Los limícolas son aves que anidan en el suelo, donde se pueden colocar varios tipos de trampas. Las trampas de caída suelen consistir en una red colocada sobre el nido, que caerá sobre el ave cuando ésta se encuentre incubando. El mecanismo que hace caer la red puede ser activado por un operario situado a distancia o por la misma ave al entrar a incubar (Mills y Ryder 1979). También puede tratarse de una red abatible a modo de cepo (Graul 1979) o de una estructura cerrada de malla con un solo orificio de entrada en forma de embudo que dificulta la salida, en cuyo interior se encontraría el nido (Sordahl 1980b).

Otro método de captura consiste en emplear fuentes de luz potente durante la noche (Murphy 1955, Ward et al. 1989). La luz deslumbra a las aves y evita que

salgan volando cuando una persona se acerca a ellas para capturarlas con una red arrojadiza o con mango. A la luz puede unírsele un ruido fuerte, bien monótono o rítmico, que posiblemente impide al ave escuchar los pasos de la persona (Cummings y Hewitt 1964, Potts y Sordahl 1979). Una característica de los limícolas durante la noche es que huyen individualmente, mientras que durante el día los bandos actúan de manera sincrónica.

En este capítulo hacemos una descripción de los métodos que hemos empleado para la captura de recurviróstridos (avocetas y cigüeñuelas) a la par que se evalúan de acuerdo al éxito obtenido, el tiempo empleado con cada uno de ellos y las molestias ocasionadas a las aves. Con ello se pretende orientar a futuros investigadores que inicien estudios sobre estas especies donde se contemple la captura de individuos.

2.2. METODOS DE CAPTURA.

2.2.1. CAPTURA EN LOS NIDOS.

Es el método idóneo para una captura selectiva de individuos reproductores. Su principal problema es que pone en peligro el éxito reproductivo del individuo capturado, bien porque el ave se muestre reacia a incubar ante la presencia de un elemento anómalo (la trampa), porque abandone la puesta una vez capturada o porque los huevos puedan romperse o rodar en el momento de captura del ave. Varios modelos de trampas en los nidos han sido descritos como exitosos para la captura de recurviróstridos. Con una trampa tipo "nasa", con la entrada en forma de embudo, se han capturado ejemplares de avoceta y cigüeñuela americanas (*Recurvirostra americana* y *Himantopus h. mexicanus*), (Sordahl 1980b). Las trampas de caída sirvieron para la captura de cigüeñuelas australianas (*Himantopus h. leucocephalus*), (Mills y Ryder 1979). Ambos modelos, con algunas variantes, fueron probados con distinto resultado.

Trampa de caída. La trampa de caída que se usó en el presente estudio consistía en un armazón metálico en forma de prisma cuadrangular rodeado enteramente de red menos por la base, tal como lo describen Mills y Ryder (1979). Las medidas de la trampa eran, en centímetros, 60 x 50 x 30. Se situaba sobre el nido con uno de los lados apoyado en el suelo y el otro elevado mediante una estaca estrecha, dejando sitio para que el ave pudiese entrar a incubar. Se amarró una cuerda fina a dicha estaca y el extremo opuesto de la cuerda se llevaba hasta un pequeño "hide" o escondite de lona donde se introducía el operario. La distancia desde el hide al nido oscilaba entre los 30 y los 100 metros. Cuando el individuo reproductor se disponía a incubar, se daba un tirón a la cuerda, la estaca dejaba de sujetar la trampa y ésta caía sobre el nido, impidiendo la huída del ave que incubaba. Es conveniente esperar un tiempo prudencial de al menos cinco minutos desde que el ave entra a incubar hasta que se acciona la trampa. Una variante consiste en atar de manera tirante un hilo fino desde la estaca hasta el extremo opuesto de la trampa, haciendo que pase por encima del nido y el ave, al ponerse a incubar, tropezaría con el hilo y ella misma haría caer la trampa (Mills y Ryder 1979), (Figura 4). Para propiciar que un leve tirón del hilo ocasione la caída de la trampa, es conveniente que la estaca se halle partida, con una ruptura en forma de bisel.

El tiempo máximo que se dejó la trampa sobre los nidos fue de dos horas. Si transcurrido este tiempo las aves no habían entrado a incubar, se retiraba la trampa del nido para evitar la pérdida de la puesta. Se trameó sólo con temperaturas suaves, evitando las horas centrales del día, así como la noche y primeras horas de la mañana. En todos los casos la trampa se dispuso cuando se habían sobrepasado dos semanas de incubación, para tratar de asegurar que los adultos no abandonasen la puesta.

Lazos. Para fabricar los lazos se utilizó sedal de pescar transparente de 0.35 mm. de diámetro. Este parecía el grosor óptimo, en cuanto pasaba disimulado pero no era tan fino como para provocar heridas al ave. Se empezó utilizando una malla metálica que se colocaba en el suelo, cerca del nido y a la que se le ataban muchos

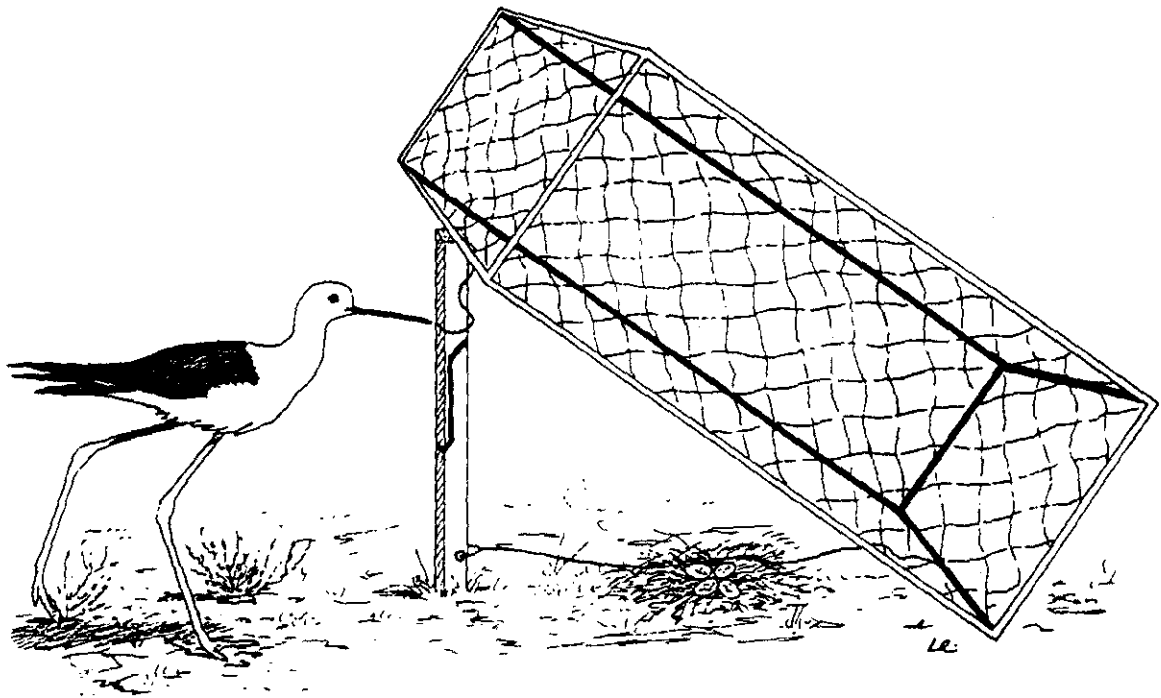


Figura 4.- Trampa de caída.

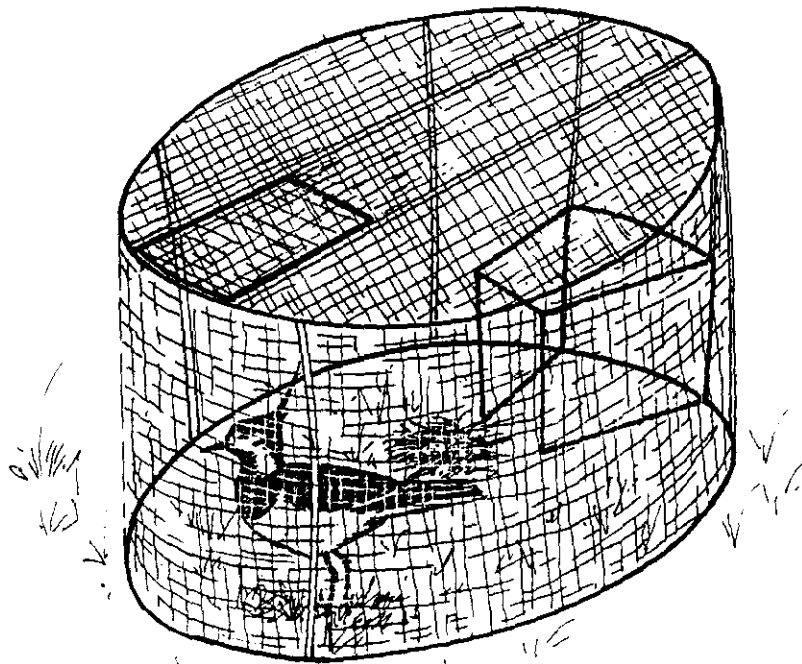


Figura 5.- Trampa tipo "nasa" situada sobre el nido.

lazos pequeños. Los lazos, por la consistencia del sedal, se mantienen levantados, en un plano perpendicular al suelo. El ave debía introducir la pata en algún lazo y al avanzar, tiraría del sedal y el lazo se cerraría, por tratarse de un nudo corredizo. La malla metálica se pintaba de un color pardo amarillento lo más parecido posible al terreno sobre el que se situaba. La variante más utilizada consistió en usar lazos sueltos, sujetos por un extremo a una piqueta metálica clavada al suelo. El lazo se disponía muy abierto (20 ó 30 cm. de diámetro) para asegurar que el ave no pasase por encima. Para mantenerlo vertical se aprovechaba la vegetación circundante o se disponían pequeños palitos o briznas de vegetación clavados en el suelo. Normalmente se disponían varios lazos en cada nido y en las zonas de posible acceso al mismo.

Nasas. El tipo de nasa utilizado consistió en un armazón metálico rodeado de malla de nylon con una entrada en forma de embudo (H. Fabritius, comunicación personal), (Figura 5). La trampa se dispone sobre el nido de las aves que se quiere capturar. Este modelo de trampa ha resultado exitoso para la captura de otros limícolas como avefrías (*Vanellus vanellus*), agujas colinegras (*Limosa limosa*), (H. Fabritius, comunicación personal) y chorlitejos patinegros (*Charadrius alexandrinus*), (J. A. Amat, comunicación personal).

2.2.2. CAPTURA FUERA DE LOS NIDOS.

Capturar a las aves fuera del nido presenta el inconveniente de que la captura difícilmente puede efectuarse de una manera selectiva sobre unos individuos concretos. De todas maneras se hace necesaria si, por ejemplo, se precisa capturar individuos fuera de las colonias o de la época de incubación. Técnicas que hayan tenido éxito en la captura de recurviróstridos son la utilización de un foco y de una campana durante la noche (Potts y Sordahl 1979) en la captura de avocetas y cigüeñuelas americanas (*Recurvirostra americana* y *Himantopus h. mexicanus*) y el uso de una red propulsada por cohetes para la captura de avoceta americana (Gerstenberg y Harris 1976), aunque en este último caso fue de una manera accidental durante la captura de otras especies

de limícolas. Los métodos probados en el presente estudio fueron los siguientes:

Redes japonesas. Se utilizaron redes japonesas, de color negro, de unas dimensiones de 2 x 12 metros. Se instalaban varias horas antes del anochecer y se recogían por la mañana. La zona donde se emplearon es muy llana y desprovista de vegetación elevada, por lo que de día las redes son muy visibles y fácilmente evitables por las aves. La ubicación de las redes variaba conforme fuese la orilla de la zona inundada. Si la orilla presentaba muy poca inclinación, la red se disponía perpendicularmente a la misma, con uno de los extremos en la zona seca y el otro en la inundada. De esta manera se pretendía aprovechar el hábito de las cigüeñuelas de ir recorriendo las orillas en busca de alimento. Si el borde de la zona inundada era artificial, con un desnivel brusco, las redes se disponían sobre el muro o camino de separación entre dos zonas inundadas y paralelamente a la orilla. En este caso se pretendía capturar a las aves cuando pasasen volando de una zona inundada a otra. Las noches más aconsejables para la utilización de redes japonesas son las oscuras (nubladas o, por lo menos, sin luna) y sin viento.

Red con señuelo. En varias épocas del año se probaron distintos tipos de señuelos que pudiesen atraer de alguna forma a las aves a un punto concreto. Se utilizaron espejos, reproducciones de cigüeñuelas en fibra de vidrio, aves rapaces disecadas y naturalizadas y aves rapaces vivas. El ave rapaz viva utilizada fue un milano negro (*Milvus migrans*). La reacción de los recurviróstridos durante la época de cría frente a potenciales predadores aéreos de huevos o de pollos es el acoso de los mismos, atacando y dándoles pasadas en vuelo a la par que profieren gritos. Se da tanto en las especies americanas (Sordahl 1986, Hamilton 1975) como en la cigüeñuela (Goriup 1982) y avoceta (Olney 1970) europeas. El milano se situó a unos 30 metros de los nidos más cercanos de una colonia de cría, sobre un sitio seco y atado a una estaca por una de sus patas. A un metro de él y en sentido contrario a la posición de la colonia se dispuso una red japonesa pequeña (1.5 X 3 metros), perpendicular a la colonia y de forma que cayese al suelo al recibir el impacto de un ave. La red estaba

sujeta a unas anillas que podían deslizarse a lo largo de las barras laterales y en la parte superior estaba sostenida por unas pinzas, de las que podía soltarse fácilmente de un pequeño tirón. Al intentar las avocetas o cigüeñuelas realizar vuelos rasantes sobre el milano, tropezarían en la red y ésta caería al suelo, atrapando al ave.

Lazos. Similares a los utilizados para la captura en los nidos. Eran lazos sueltos, fijados por un extremo a piquetas metálicas clavadas al suelo. Para mantener los lazos levantados y abiertos se aprovechaba la vegetación circundante. Se colocaban en zonas inundadas, con manchas de vegetación, donde las cigüeñuelas habitualmente comían. Las aves, en su búsqueda de alimento, caminaban continuamente por las zonas de agua libre y por los pasillos formados entre las manchas de vegetación, siendo en estos pasos estrechos donde se disponían los lazos.

Captura nocturna con foco eléctrico. El método consiste en deslumbrar a las aves con un foco luminoso y, antes de que puedan escapar, arrojarles una red por encima. En nuestro caso la fuente luminosa empleada fue un foco con asa (12 V, 50 W) conectado a una batería hermética de plomo (12 V, 6 AH). La batería es fácilmente transportable en una mochila, por lo que el equipo de foco y batería puede ser llevado por una sola persona. Se usó también una red con un marco triangular de caña de un metro y medio de lado que podía ser arrojada desde varios metros de distancia sobre el ave que se quería capturar. Si bien era posible que una sola persona manejase foco y red, se hace aconsejable el uso del equipo por dos personas. Aunque suele ser corriente el uso de un sonido adicional que desconcierta a las aves y evita que se oigan los pasos de las personas (Potts y Sordahl 1979), no se utilizó en nuestro caso. Por tanto, era importante evitar, en lo posible, el ruido al caminar, más difícil de conseguir en el agua que sobre terreno seco.

2.2.3. CAPTURA DE POLLOS.

Los métodos para la captura de pollos difieren grandemente de los utilizados en

la captura de adultos, debido, obviamente, a que unos son capaces de volar y otros no. La mayoría de los pollos, tanto de avoceta como de cigüeñuela, fueron capturados simplemente con la mano en los propios nidos cuando se realizaban las revisiones de los mismos para comprobar el éxito de eclosión. El mayor problema es que los pollos a las pocas horas de nacer ya son capaces de abandonar el nido y esconderse entre la vegetación circundante. Los pollos son altamente miméticos con su entorno y ante la presencia de un predador potencial se mantienen inmóviles, siendo muy difícil descubrirlos. Muchos pollos fueron encontrados mientras se recorría las orillas de las zonas inundadas, ya que es en esta franja entre la tierra firme y el agua donde se concentran, al disponer a la par de alimento y refugio.

Una técnica muy apropiada para la captura de pollos es la utilización de un foco de luz durante la noche. El comportamiento nocturno de los pollos de recurviróstridos frente a los predadores, difiere al diurno (Sordahl 1982). Por la noche no tienden a esconderse entre la vegetación, tratando de pasar desapercibidos, sino que emprenden una huída activa, huyendo preferiblemente hacia zonas de agua libre, por lo que su presencia se hace muy notoria usando una fuente luminosa. Además, pueden capturarse individuos jóvenes que ya son capaces de volar, los cuales de día huirían sin dificultad pero por la noche quedan deslumbrados y, o no huyen, o realizan vuelos torpes y cortos.

2.3. RESULTADOS.

Se capturaron 341 cigüeñuelas (5 machos adultos, 3 hembras adultas y 333 pollos o jóvenes del año) y 194 avocetas (8 adultos y 186 pollos). En la tabla 1 se expone el tiempo empleado y el éxito obtenido con cada uno de los métodos utilizados en la captura de recurviróstridos adultos. De los adultos capturados, se tiene certeza que volvieron a incubar todos aquellos que siguieron siendo controlados en días sucesivos tras su captura (6 cigüeñuelas y 3 avocetas). Del resto (2 cigüeñuelas y 5

Método empleado	Tiempo dedicado (h.)		Nidos trampeados		Personas implicadas		Adultos capturados		Capturas /hora	
	Av.	Cig.	Av.	Cig.	Av.	Cig.	Av.	Cig.	Av.	Cig.
Trampa caída	17	25	10	13	1	1	6	4	0.35	0.16
Lazos nido	13	24	10	26	1	1	2	4	0.15	0.17
Red milano	-	2	-	8	-	2	-	0	-	0
Lazos no nido	-	25	-	-	-	1	-	0	-	0
Redes japonesas	100	100	-	-	2	2	0	0	0	0
Foco luz	40	40	-	-	2	2	0	0	0	0

Tabla 1.- Resultado y coste en tiempo de cada uno de los métodos empleados para la captura de recurviróstridos adultos.

avocetas), no se tiene certeza de su continuidad atendiendo el nido, al no haberse proseguido su seguimiento.

La trampa de caída se usó durante 25 horas sobre un total de 13 nidos distintos de cigüeñuela, capturándose 4 ejemplares, y 17 horas sobre 10 nidos de avoceta, capturándose 6 individuos. Una sola persona estaba implicada en el trampeo y nunca se dispuso la trampa en más de un nido a la vez. En la mayoría de los intentos la trampa fue activada tirando de un cordel desde un escondite. Sólo sobre 4 nidos de cigüeñuela en un total de 6 horas se empleó la variante que consistía en el disparo de la trampa por la propia ave al disponerse a incubar. El resultado fue la captura de una de las hembras de cigüeñuela antes mencionadas. El tiempo mínimo transcurrido desde que se colocaba la trampa hasta que un ave entraba a incubar fue de un cuarto de hora en una avoceta y media hora en una cigüeñuela. Todas las aves que se pusieron a incubar con la trampa instalada fueron capturadas. La limitación principal era el temor de las aves a incubar en presencia de la trampa. De hecho sólo el 15 % de las cigüeñuelas y el 30 % de las avocetas cuyos nidos fueron trampeados se capturaron. En cuanto a la trampa de tipo nasa, fue muy poco utilizada, concretamente 4 horas sobre dos nidos de cigüeñuela, con resultado infructuoso. No se siguió utilizando porque provocaba todavía mayor recelo en las aves que la trampa de caída.

Se colocaron lazos en 26 nidos distintos de cigüeñuela, con cuatro capturas (tres machos y una hembra) y en 10 de avoceta, con dos capturas. Las mallas metálicas con lazos atados se usaron poco, ya que producían bastante desconfianza en las aves, usándose casi siempre lazos sueltos fijados a piquetas. Se ponían varios lazos en cada nido para tratar de aumentar la posibilidad de que el ave quedase enredada en alguno de ellos. Estos lazos producían poco o ningún recelo a los individuos que iban a incubar. Era necesaria la presencia de una persona todo el tiempo que los lazos se encontraban colocados, ya que había que liberar al ave lo antes posible del lazo para impedir que se debatiese durante mucho tiempo y pudiese lastimarse o afectar a la puesta. En total se tuvieron lazos colocados durante 24 horas en nidos de cigüeñuela y 16 horas sobre

nidos de avoceta, siendo variables tanto el número de nidos simultáneos con lazos como el número de lazos por nido. La colocación de lazos en zonas de alimentación de cigüeñuelas no dio resultado satisfactorio. Se emplearon estos lazos un total de 25 horas y era necesaria también la presencia de una persona. Se colocaban 20 lazos repartidos en una zona de 600 metros cuadrados aproximadamente. Las únicas capturas correspondieron a dos individuos de archibebe común (*Tringa totanus*).

La utilización de redes japonesas resultó un método poco rentable para la captura de recurviróstridos. Se emplearon unas 100 horas, incluido el tiempo de montaje de las redes, repartidas en 10 días distintos. Se utilizaban tres redes al mismo tiempo y requería la presencia de dos operarios. Se capturó una avoceta y una cigüeñuela, siendo ambos jóvenes del año y capaces ya de volar. Como este método es indiscriminado, se capturaron también ejemplares de otras especies, como chorlitejo patinegro (*Charadrius alexandrinus*), archibebe común (*Tringa totanus*), andarríos chico (*Tringa hypoleucos*), ánade real (*Anas platyrhynchos*) y golondrina común (*Hirundo rustica*).

El único tipo de señuelo con el que se consiguió atraer a las aves fue una rapaz viva, concretamente un milano negro (*Milvus migrans*), en época de nidificación y en la proximidad de las colonias de cría. El resto de los objetos producían la indiferencia de las aves si se mostraban fuera de la época de cría o lejos de los nidos durante la cría. Si se situaban cerca de los nidos durante la reproducción, producían temor por la presencia de un objeto extraño. La red usada con el milano como reclamo no produjo ninguna captura. Era necesario su manejo por dos personas y se utilizó durante dos horas en las cercanías de una colonia con ocho nidos de cigüeñuela. Anteriormente se había expuesto el milano sin red, y sufrió ataques aéreos muy próximos por parte de las aves que criaban. Una vez que se puso la red, los vuelos de ataque la evitaban de una manera clara, ya que era perfectamente visible. La red se colocó durante el día, y si bien podía haber pasado más desapercibida al amanecer o al crepúsculo, las bajas temperaturas a esas horas no aconsejaban forzar la ausencia de las aves incubantes de

sus nidos.

Por último, el uso de un foco de luz durante la noche no condujo a la captura de ningún adulto, aunque sí la de 4 pollos de avoceta y 51 pollos y jóvenes del año de cigüeñuela, algunos de los cuales eran capaces de volar. Se dedicaron a este tipo de captura 8 noches, haciendo un total de 40 horas aproximadamente. Eran dos las personas implicadas normalmente en la captura aunque fue solamente una durante tres de las noches. Una persona sola era capaz de capturar pollos ya que no era precisa la utilización de la red, siendo atrapados directamente con la mano.

2.4. DISCUSION.

Ninguno de los métodos empleados resultó plenamente satisfactorio, mostrándose algunos totalmente ineficaces y, otros, con un alto coste, medido como esfuerzo realizado o molestias ocasionadas a las aves en relación al número de capturas. Sin embargo, todos ellos se pormenorizan, ya que la conveniencia de un método u otro va a depender en gran medida del tipo de estudio que se pretenda efectuar, de la fecha, la localidad, etc., y cualquiera de ellos puede ser un útil punto de referencia para estudios posteriores. La trampa de caída fue uno de los métodos que mejor resultado proporcionó. Permite la captura de los individuos concretos que se desea capturar. Su problema principal es la gran molestia que se ocasiona, tanto al ave que va a ser capturada como al resto de individuos de la colonia. Los adultos, especialmente las cigüeñuelas, se muestran muy reacios a incubar con la trampa instalada, y, de hecho, muchos no llegaron a hacerlo en el plazo límite impuesto de dos horas. Sin embargo, una vez que el ave se ha puesto a incubar, la captura es prácticamente segura. Por otro lado, la captura de un ave implicaba, como mínimo, la entrada en la colonia de cría en tres ocasiones, con la perturbación que implica para todo el conjunto de la colonia. La trampa de caída accionada por el ave es muy apropiada cuando no es posible que la persona sea quien accione la trampa (por la

distancia o por la imposibilidad de montar un "hide") y, además, una sola persona puede controlar varias trampas a la vez. El inconveniente que presenta es que cuando hay viento, éste puede fácilmente mover la trampa y hacer que caiga sobre el nido, impidiendo que el ave incube y obligando a entrar de nuevo en la colonia de cría a recolocar o quitar la trampa, con las consiguientes molestias.

La utilización de lazos en los nidos también funcionó para la captura de individuos reproductores. Su gran ventaja es que los lazos causan pocas sospechas y las aves comienzan a incubar rápidamente después de ser colocados. Si el ave no ha quedado atrapada, puede seguir incubando sin ninguna molestia hasta que el operario decida retirar los lazos. El rendimiento es bajo, ya que son pocas las ocasiones en las que un individuo queda atrapado. El bajo éxito está relacionado con la forma que tienen los recurviróstridos de andar y de entrar a incubar. Siempre que se acercan al nido con la intención de incubar, a cada paso sacuden una de las patas hacia atrás, seguramente para desprenderse del barro que pudiesen tener adherido. Así, aún cuando introduzcan la pata en un lazo, muchas veces se liberan porque sacuden la pata antes de seguir avanzando.

Los intentos de captura de adultos fuera de los nidos no dieron ningún resultado positivo. Los lazos resultaron inútiles ante la forma de andar de las cigüeñuelas. Su andar pausado al alimentarse y su tendencia a no tropezar con ningún obstáculo sino pasar por encima de él, por fino que sea, hace muy difícil que queden prendidas en los lazos. Incluso en un caso se observó a una cigüeñuela que, una vez introducida la pata en un lazo, al notar la resistencia de éste, sacudió la pata en vez de seguir tirando, y consiguió de esta manera liberarse.

El uso de redes también resultó un fracaso. De día, por ejemplo con un milano vivo como señuelo, la red era perfectamente vista y evitada. Por la noche, varias pudieron ser las causas del fracaso en las capturas. Algunos recurviróstridos son activos y se alimentan por la noche, como ha sido descrito para la cigüeñuela europea (*Goriup*

1982), la cigüeñuela americana (Robert y McNeil 1989) y la avoceta europea (Makkink 1936). Sus movimientos al volar de un sitio a otro deberían poder ser interceptados mediante redes. En nuestra área de trampeo, las extensiones de agua eran muy grandes y las aves se hallaban poco concentradas, por lo que la probabilidad de que un ave tropezara con una red era bastante remota. Además de esto, las aves seguramente eran capaces de ver las redes por la noche y podían evitarlas, porque en zonas en las que se habían colocado redes y se comprobó la existencia de individuos alimentándose cerca de ellas durante toda una noche, no hubo ninguna captura.

En cuanto al uso de focos luminosos por la noche, es una buena forma de localizar pollos que de otra manera pasarían desapercibidos. También es un buen método para capturar jóvenes del año, que de día huirían volando ante la presencia humana, pero que de noche, al ser deslumbrados, son fácilmente capturables. Aunque no se logró la captura de ningún adulto, la distancia a la que era posible acercarse por la noche cuando eran deslumbrados disminuía considerablemente respecto a la distancia de huída diurna. Quizá una mejora en el método podría disminuir aún más la distancia mínima de aproximación y hacer posible la captura de adultos.

Capítulo 3. BIOLOGIA REPRODUCTIVA.

3.1. INTRODUCCION.

La avoceta y la cigüeñuela construyen sus nidos en el suelo, en espacios abiertos y en las proximidades de agua poco profunda. El nido es una estructura muy variable, dependiendo del sitio concreto en el que se asiente. Suele consistir en una leve depresión del terreno con un acúmulo de vegetación de espesor variable en forma de copa (Cramp y Simmons 1977). Crían generalmente de una manera colonial o semicolonial (Cramp y Simmons 1977, Gibson 1971, Giroux 1985, Tinarelli 1990), a menudo asociadas a otras especies de Charadriiformes (Casini 1986, Goutner 1989, Tinarelli 1990).

Varias teorías han sido propuestas para explicar la evolución del tamaño de puesta de las aves nidífugas, y en especial de aquellas que no alimentan a los pollos, como es el caso de avocetas y cigüeñuelas. Una de estas teorías postula que el tamaño de puesta se ha desarrollado hasta corresponderse con el número máximo de huevos que el ave incubadora puede cubrir eficientemente (Hildén 1964, Rice y Kenyon 1962). Otra teoría establece que el tamaño de puesta está limitado por la presión predatoria, ya que, en general, las aves nidífugas comienzan a incubar tras la puesta del último huevo y, por lo tanto, cuantos más huevos haya, más tiempo están sin vigilancia, lo que los hace más vulnerables a los predadores (Lack 1947). Una tercera teoría postula que las polladas demasiado grandes producirán menos supervivientes que las de tamaño normal, porque la tasa de mortalidad de los jóvenes es mayor en las primeras que en las segundas (Cooch 1961, Paynter 1951). Una última hipótesis sugiere que el tamaño de puesta puede haber evolucionado en relación a la cantidad media de comida disponible para el ave ponedora (Lack 1964, 1968).

El tamaño de los huevos es uno de los mecanismos por los que las aves pueden modificar su esfuerzo reproductivo y afectar a la supervivencia de la descendencia (Lundberg y Väisänen 1979). La tasa de eclosión de los huevos grandes es generalmente mayor que la de los pequeños (Murton et al. 1974). Dos explicaciones para el bajo índice de eclosión de huevos pequeños (O'Connor 1979) son que pueden haber sido producidos en períodos de escasez de alimento y, por tanto, ser de baja calidad, y que pueden enfriarse más rápidamente en ausencia del ave incubadora y afectar al desarrollo del embrión. El tamaño de los pollos y el tamaño de los huevos de los que provienen han mostrado estar positivamente correlacionados en muchas especies de aves (Nolan y Thompson 1978, Schifferli 1973). Los pollos nacidos de huevos grandes crecen más rápidamente (Birkhead y Nettleship 1982) y sobreviven mejor que los nacidos de huevos pequeños (Moss et al. 1981).

La mayoría de las especies de limícolas se caracterizan por presentar un tamaño de puesta de cuatro huevos y gran uniformidad en las dimensiones de éstos (Maclean 1972, Walters 1984). Parecen ser características que han evolucionado como adaptación a la cría en latitudes altas. Una puesta completa de cuatro huevos, de tamaño y forma similares, representaría la configuración óptima para minimizar la pérdida de calor cuando la puesta se halla descubierta (Andersson 1978, Miller 1979). El tamaño similar de los huevos dentro de una puesta también implica un reparto similar del cuidado parental entre los pollos (Miller 1979). Un tamaño similar de los pollos puede ser una consecuencia tan importante de la uniformidad del tamaño de los huevos como puede serlo la ventaja energética durante la incubación, particularmente porque un tamaño de puesta de cuatro se encuentra también en muchas especies de limícolas que anidan en zonas templadas (Maclean 1972), como es el caso de avocetas y cigüeñuelas.

Medir la tasa reproductiva es un elemento importante en los estudios demográficos de las aves. Es un paso esencial, por ejemplo, para valorar la viabilidad de especies o poblaciones en peligro. Medir las diferencias en éxito reproductivo (por ejemplo entre colonias, entre tipos de individuos, etc.) es a menudo importante en el

estudio de ecología de poblaciones. El éxito reproductivo varía generalmente mucho entre los miembros de una población y una gran parte de esta variación puede ser atribuida a fracasos reproductivos completos (ver ejemplos en Clutton-Brock 1988, Newton 1989). En las aves, las causas más comunes de fracaso son la predación de huevos, pollos o adultos incubando y factores puramente ambientales, como malas condiciones meteorológicas (Newton 1989). En aves que crían en el suelo y cerca del agua, como son la avoceta y la cigüeñuela, es notorio el peligro de inundación de los nidos a consecuencia de subidas repentinas del nivel del agua. En nuestra área de estudio el nivel era controlado artificialmente y esta circunstancia podría tener un efecto importante sobre la probabilidad de éxito reproductivo.

El objetivo del presente estudio es examinar las diferencias existentes entre ambas especies en cuanto a selección de lugar de nidificación y construcción del nido. También se examina el tamaño de puesta y el tamaño de los huevos en los nidos de avoceta y cigüeñuela en las dos localidades de estudio: Isla Mayor (Marismas del Guadalquivir) y Marismas del Odiel. A partir de las mediciones realizadas en los huevos se hallarán varios coeficientes, desconocidos aún para estas especies, como son el coeficiente de volumen, el de peso y la repetibilidad (coeficiente de repetición dentro de cada puesta). La repetibilidad, además de valorar la fiabilidad de medidas múltiples del mismo individuo, puede ser usada para establecer un límite superior del valor de la heredabilidad (Falconer 1989) y es, por tanto, un estadístico útil en genética de poblaciones y ecología. Por último se evalúa el éxito reproductivo de avocetas y cigüeñuelas en diferentes períodos, con varios tamaños de puesta, diferentes características y localización de los nidos y en colonias de varios tamaños, examinando la importancia relativa de los factores causantes de fracaso reproductivo.

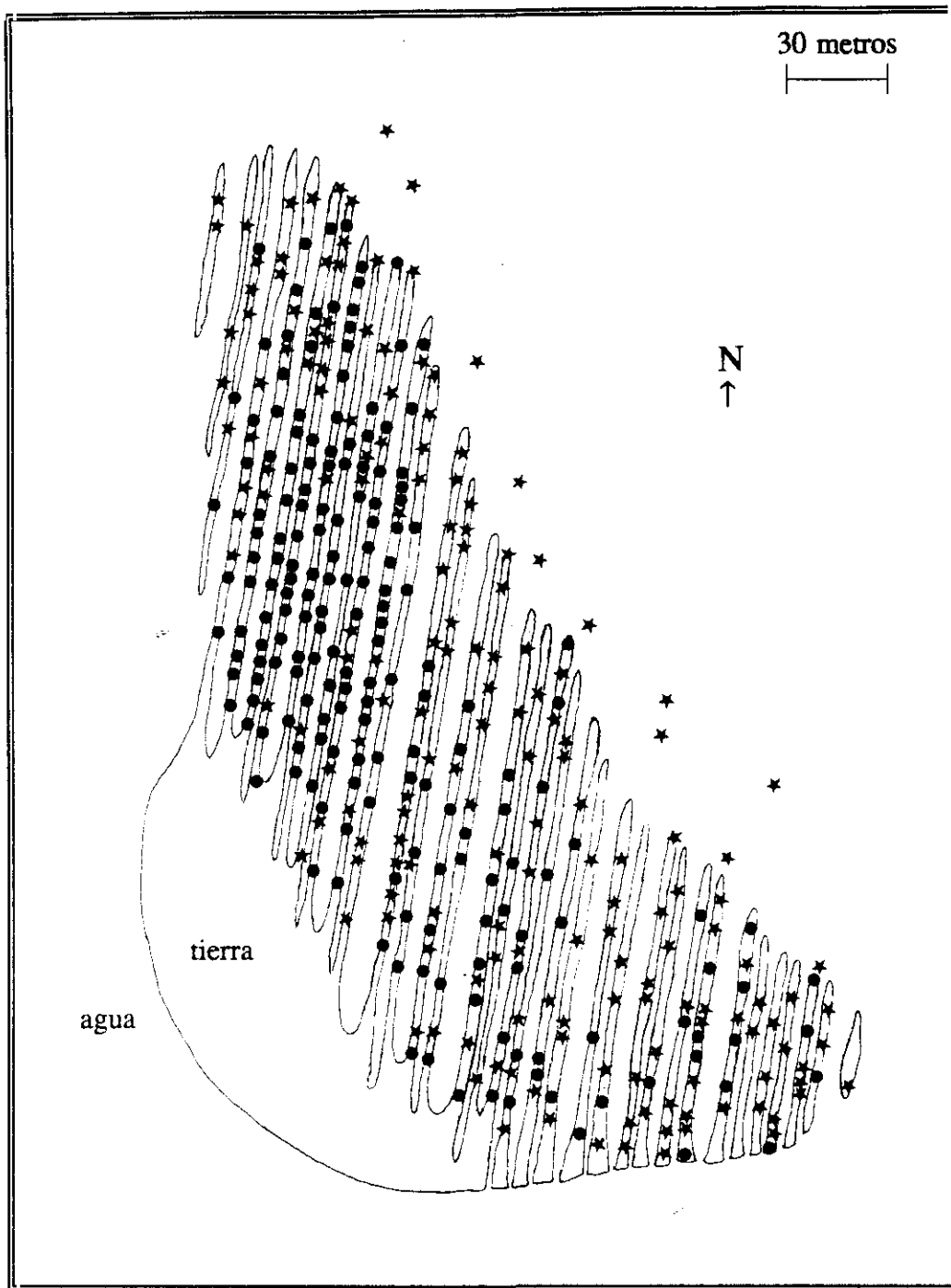
3.2. METODOS.

Para estudiar las características de los nidos de recurviróstridos se escogió una

colonia mixta de cigüeñuelas y avocetas localizada en Isla Mayor (Marismas del Guadalquivir), en una veta o islita que se encontraba en un estanque artificial de poca profundidad (gaveta)(Figura 6). El estudio fue efectuado de mayo a agosto de 1989. Los nidos fueron visitados cada diez días en cuatro ocasiones (meses de mayo y junio), con objeto de determinar su éxito reproductivo, e iban siendo marcados a medida que eran descubiertos. Los nidos eran fácilmente localizables, por lo que puede asegurarse que fue encontrada la práctica totalidad de ellos.

Una vez acabada la reproducción y habiendo abandonado todas las aves la zona de cría, se procedió a realizar las siguientes mediciones de cada nido: diámetro externo, diámetro interno, altura, distancia al agua, distancia a un refugio (se considera como tal la vegetación con altura suficiente para que pueda esconderse un pollo de pequeño tamaño), cubierta vegetal (porcentaje de superficie cubierta por vegetación en un metro cuadrado considerando el nido su centro) y distancia a tierra firme (la veta). Las distancias eran tomadas desde el borde exterior del nido. También se procedió a situar cada nido en un sistema de coordenadas para poder conocer con posterioridad su distancia a varios puntos (nido más cercano, centro de la colonia, etc.). Debe tenerse en cuenta que al realizar las mediciones con posterioridad a la fecha de cría, algunos nidos se encontraban deformados y sus medidas no correspondían exactamente a las del nido activo. Por esta razón, de algunos nidos muy alterados no se tomaron ciertas medidas. Para la medición de distancias se utilizó una cinta métrica de 30 metros de longitud y dos telémetros, uno con un rango de 0.5-30 metros y otro de 45-1500 metros. Para las comparaciones realizadas (entre avocetas y cigüeñuelas, entre nidos exitosos y fracasados, etc.) se utilizaron pruebas estadísticas de dos colas a un nivel de significación de 0.05 (Siegel 1970, Sokal y Rohlf 1969).

Para el estudio de características de los huevos se tomaron las medidas de longitud y anchura (diámetro máximo) de los huevos de un total de 33 puestas completas de avoceta y 84 de cigüeñuela, durante los años 1990 y 1991 en Isla Mayor y en el año 1991 en las Marismas del Odiel. Para ello se utilizó un calibre digital con



- ★.- Nidos de cigüeñuela.
- .- Nidos de avoceta.

Figura 6.- Colonia mixta de avocetas y cigüeñuelas en Isla Mayor (año 1989).

una precisión de 0.01 mm. Los tamaños de puesta fueron determinados en un total de 428 nidos de avoceta y 432 de cigüeñuela, incluyendo para esto datos del año 1989 en Isla Mayor a los ya anteriormente citados. No se consideran aquí nidos que fueron predados o abandonados durante el período de puesta.

Varios autores han mostrado que el volumen del huevo de un ave puede ser estimado a partir de sus dimensiones lineales (Preston 1974, Stonehouse 1963, Westerkov 1950) mediante la fórmula:

$$V = K_v \times L \times A^2,$$

donde V es el volumen, K_v una constante denominada coeficiente de volumen, L la longitud del huevo y A su anchura o diámetro máximo. Del mismo modo, el peso de un huevo fresco (recién puesto) se puede estimar mediante la siguiente fórmula:

$$P = K_p \times L \times A^2,$$

donde P es el peso, K_p el coeficiente de peso, L la longitud del huevo y A su anchura o diámetro máximo. K_p y K_v son constantes específicas de cada especie, que pueden ser determinadas empíricamente. K_v toma el valor de 0.51 (con un pequeño margen de variación del 2 %) para un gran número de especies de aves (Hoyt 1979). Las fórmulas anteriores han sido las utilizadas para obtener los coeficientes de peso y volumen en los huevos de avoceta y cigüeñuela. Para hallar el coeficiente de peso, se usaron solamente huevos recién puestos (menos de 48 horas), a los que se pesó con una Pesola 50 gramos (0.5 gramos de precisión). Para calcular el coeficiente de volumen se utilizaron huevos abandonados (por inundación u otras causas) y se procedió a determinar su volumen midiendo la diferencia de nivel al sumergirlos en agua dentro de una probeta graduada con una precisión de 0.5 mililitros. Posteriormente se han usado estos coeficientes para hallar el peso y el volumen de todos aquellos huevos para los que se disponía de sus medidas lineales.

La repetibilidad, "r", viene dada por la siguiente fórmula:

$$r = (V_g + V_a) / V_f ,$$

donde V_g es la varianza genotípica, V_a la varianza ambiental y V_f la varianza fenotípica (Falconer 1989). Para el cálculo de la repetibilidad se han seguido a Lessells y Boag (1987), Banbura y Zielinski (1990) y Hendricks (1991). La repetibilidad también viene expresada por el coeficiente de correlación intraclase (Sokal y Rohlf 1969), el cual se basa en los componentes de la varianza derivados de un análisis de la varianza de una vía (ANOVA). La repetibilidad, "r", viene dada por el cociente:

$$r = S^2_E / (S^2 + S^2_E) ,$$

donde S^2_E es el componente de la varianza entre grupos y S^2 es el componente de la varianza dentro de los grupos. Estos componentes de la varianza se calculan a partir de los cuadrados de las medias (CM) del análisis de varianza de la siguiente manera:

$$S^2 = CM_D ,$$

$$S^2_E = (CM_E - CM_D) / n_0 ,$$

donde CM_D es el cuadrado de las medias dentro de los grupos, CM_E el cuadrado de las medias entre grupos y n_0 es un coeficiente relacionado con el tamaño de muestra por grupo en el análisis de varianza. Si todos los tamaños muestrales son iguales (diseño balanceado), entonces n_0 es igual al tamaño de los grupos, "n". Si los tamaños de los grupos no son iguales, entonces n_0 es menor que la media del tamaño de los grupos. La diferencia entre los dos valores aumenta con la dispersión del tamaño de los grupos. El valor de n_0 se halla a partir de la siguiente expresión:

$$n_0 = [1 / (a - 1)] \times [\sum n_i - (\sum n_i^2 / \sum n_i)] ,$$

donde "a" es el número de grupos y n_i es el tamaño de muestra del grupo "i".

Los análisis estadísticos de las diferencias entre los coeficientes de variación (CV) se han basado en la prueba de la F_{\max} (Sokal y Rohlf 1969), calculada como el cuadrado del cociente del CV mayor entre el menor.

Durante los años 1990 y 1991 se controló el éxito reproductivo de 550 nidos de recurviróstridos. Puesto que en ocasiones una pareja podía iniciar la construcción de varios nidos antes de realizar definitivamente la puesta en uno de ellos, se incluyeron sólo aquellos nidos que se encontraban con algún huevo en su interior. Se consideraban nidos de colonias distintas aquellos que distaban entre sí más de cien metros, distancia que correspondía aproximadamente con el límite del área defendida por los adultos frente a presuntos predadores de huevos o pollos. Los nidos eran marcados en la primera visita con una estaca numerada y revisados con una periodicidad que oscilaba entre uno y cinco días. En cada visita se comprobaba el número de huevos presentes, si alguno presentaba síntomas de eclosión (cáscara resquebrajada, orificio provocado por el pollo), si algún pollo se encontraba en el nido o en sus proximidades y posibles indicios de predación (restos de cáscaras o del contenido del huevo). El éxito reproductivo aquí tratado se limita al período entre la puesta del primer huevo y la eclosión, ya que los pollos, a las pocas horas de nacer, son capaces de abandonar el nido y trasladarse a grandes distancias, especialmente cuando son molestados, como es nuestro caso en cada revisión del investigador. El efecto de estas visitas en el éxito reproductivo debería ser pequeño si se efectúan en determinadas condiciones, como se ha visto para otros limícolas (Galbraith 1987) y para garzas (Frederick y Collopy 1989). En nuestro caso, el tiempo de permanencia en las colonias nunca superaba la hora de duración y se evitaban las horas con temperaturas extremas. En ningún caso se observó la presencia de predadores que aprovecharan el abandono momentáneo de los nidos ocasionado durante nuestras visitas para preñar sobre huevos o pollos.

Se consideraron exitosos aquellos nidos en los que al menos uno de los huevos

eclosionaba. Los nidos fueron clasificados en varias categorías, dependiendo de su éxito o fracaso y del grado de certeza de que se diese uno u otro resultado. Esto es debido, como antes se comentó, a que los pollos son capaces de abandonar el nido a las pocas horas de nacer y los progenitores eliminan los restos de cáscaras inmediatamente después de la eclosión, no sabiéndose en muchos casos si la puesta ha sido predada sin dejar rastros o los pollos han nacido y abandonado el nido. Se consideraron exitosos aquellos nidos en los que:

- se comprobó el nacimiento de algún pollo;
- algún huevo presentaba indicios de eclosión (por tener un punto de la cáscara resquebrajado o totalmente perforado);
- la fecha de desaparición de la puesta coincidía con la previsible fecha de eclosión (en el caso de nidos con edad conocida) y no se hallaron indicios de predación.

Se consideraron fracasados o no exitosos aquellos nidos en los que no se daba ninguno de los casos anteriores y además:

- la puesta se encontraba parcial o totalmente sumergida;
- se hallaban restos de cáscaras o del contenido de los huevos.
- la fecha de desaparición se adelantaba notablemente a la previsible fecha de eclosión (en nidos con edad conocida).
- había indicios de abandono por parte de los adultos (huevos desperdigados, fríos, etc.).

El resto de los nidos se consideraron de éxito desconocido. Para el cálculo del éxito reproductivo se han incluido solamente los nidos con éxito conocido y las tasas de supervivencia han sido halladas por el método de Mayfield (que se explica a continuación).

Para la mayoría de las aves silvestres ninguno de los parámetros poblacionales es fácil de medir. Sin embargo, un componente de la natalidad que parece fácil de determinar es la tasa de eclosión: porcentaje de nidos de una muestra observada en los que al menos un huevo eclosiona (lo llamaremos método tradicional). Varios

investigadores (Coulson 1956, Hammond y Forward 1956, Peakall 1960) reconocieron que las tasas de eclosión calculadas de esta manera se hallaban sesgadas. Los huevos encontrados en los nidos más viejos tienen una probabilidad mayor de eclosionar que los encontrados en nidos más nuevos, ya que han sobrevivido a un período de riesgo al que los segundos aún no han sido expuestos. Para superar esta dificultad, Mayfield (1961, 1975), desarrolló un método alternativo para el cálculo de la tasa de eclosión. Todos los nidos son situados a un nivel comparable, al usarse solamente información del período en el cual cada nido está bajo observación. La duración de ese período se denomina "exposición". Cuando la fecha exacta de destrucción de un nido se desconoce, pero se sabe que ocurrió en un determinado intervalo, se asume que fue en el punto medio de dicho intervalo. Sin embargo, si la frecuencia de las visitas a los nidos es pequeña (dos veces por semana o menos, lo cual no es nuestro caso), la supervivencia esperada de un nido que no llegó a eclosionar está mucho más cerca del 40 % del período de exposición que del 50 % o punto medio (Miller y Johnson 1978, Johnson 1979). De un grupo de nidos, Mayfield calcula la exposición total en días-nido. Este número es dividido por el número de nidos que han sido destruidos mientras se hallaban bajo observación. El valor resultante, expresado como pérdidas por día-nido, es la tasa de mortalidad diaria estimada de los nidos. Para determinar la probabilidad de que un nido sobreviva durante todo el período de incubación, se debe conocer la duración de dicho período.

Para poder comparar las tasas de eclosión entre diferentes años, colonias o especies, se ha estimado la varianza del estimador de Mayfield con la siguiente fórmula (Johnson 1979):

$$\text{varianza} = (\text{exposición} - \text{pérdidas}) \times \text{pérdidas} / (\text{exposición})^3$$

y el valor de Z según la siguiente (Hensler y Nichols 1981):

$$Z = |p_1 - p_2| / (v_1 + v_2)^{1/2}$$

donde "p" es la tasa de supervivencia diaria estimada y "v" es su varianza. El valor de Z obtenido es el área bajo la función de densidad normal estándar entre la media y el punto crítico (Sokal y Rohlf 1969). En nuestro caso utilizaremos la prueba con dos colas.

Han de cumplirse una serie de requisitos para poder utilizar el método de Mayfield. En primer lugar, el tamaño de muestra ha de ser suficientemente grande. Hensler y Nichols (1981) consideran que para obtener una precisión aceptable del estimador, se precisa un tamaño de muestra de al menos 20 nidos. Klett y Johnson (1982) recomiendan en estudios diseñados para comparar tasas de eclosión entre grupos de nidos, un mínimo de 50 nidos por cada unidad que va a ser comparada, aunque considerando unos intervalos de revisión de los nidos (2-3 semanas) mucho mayores que en nuestro caso. Estrictamente, el método de Mayfield es apropiado sólo cuando la tasa diaria de mortalidad es constante (Klett y Johnson 1982). Si varía con algún hecho reconocible, como el hábitat o el período reproductivo, la técnica apropiada es un estimador de Mayfield estratificado. Consiste en aplicar el método de Mayfield a cada grupo reconocible por separado y realizar una media ponderada. Si la tasa de mortalidad diaria varía con la edad se recomienda utilizar el método de Mayfield dentro de cada grupo de edad homogéneo.

El método apropiado para estimar éxito reproductivo (método tradicional o método de Mayfield) dependerá de las circunstancias que prevalezcan en la población nidificante. En general, el método tradicional debe evitarse a no ser que los nidos, tanto los activos como los ya destruidos, tengan una probabilidad alta de ser encontrados, o si la destrucción de los nidos ocurre de una manera catastrófica (no constante)(Johnson y Shaffer 1990). En nuestro caso consideramos que el método de Mayfield se adecúa más al tipo de datos que manejamos. No obstante, presentamos también los resultados de aplicar el método tradicional para posibilitar la comparación con otros estudios en los que sólo se emplea este método.

3.3. RESULTADOS.



3.3.1. FENOLOGIA REPRODUCTIVA.

Cópulas. Las primeras cópulas de cigüeñuelas fueron observadas a mediados del mes de marzo (15-3-1989; 19-3-1990) en las Marismas del Guadalquivir. Estas fechas suponen por lo menos un mes de adelanto respecto a la puesta de los huevos, por lo que pensamos que en esta especie las cópulas desempeñan un papel importante en la formación y mantenimiento de las parejas. Estas se forman con gran antelación respecto a la fecha de inicio de la reproducción propiamente dicha. La primera cópula de avocetas fue observada a mediados de abril (11-4-1990, Isla Mayor), lo que corresponde aproximadamente al inicio de las puestas. En la avoceta transcurre poco tiempo desde el inicio de las cópulas y la puesta de los huevos. Las últimas cópulas observadas para ambas especies lo fueron a finales del mes de mayo en Isla Mayor (cigüeñuelas: 26-5-1990; avocetas: 31-5-1990), que concuerda con las últimas puestas en ambas especies.

Puestas. En la figura 7 aparece representada la cronología de puesta para los nidos de avoceta y cigüeñuela controlados en los años 1990 y 1991. Muchas de las fechas de puesta han sido estimadas restando 22 días (media del tiempo mínimo de incubación) a la fecha de eclosión. En 1989 en Isla Mayor las primeras puestas de cigüeñuela se produjeron a finales de abril (día 29) y las primeras de avoceta diez días antes. El momento con un mayor número de nidos de recurviróstridos simultáneamente activos corresponde a finales de mayo (día 25 aproximadamente). La última puesta de cigüeñuela tuvo lugar el 22 de junio y la última de avoceta el 13 del mismo mes. En el año 1990 en Isla Mayor las fechas se adelantan respecto al año anterior (salvo últimas puestas de avoceta): primeras puestas de avoceta el 12 de abril, primeras de cigüeñuela el 20, máximo número de nidos activos el 17 de mayo y últimas puestas el 1 (cigüeñuelas) y el 14 (avocetas) de junio. En el año 1991 en esta misma localidad también las fechas se adelantan respecto al año anterior: primeras puestas de avoceta

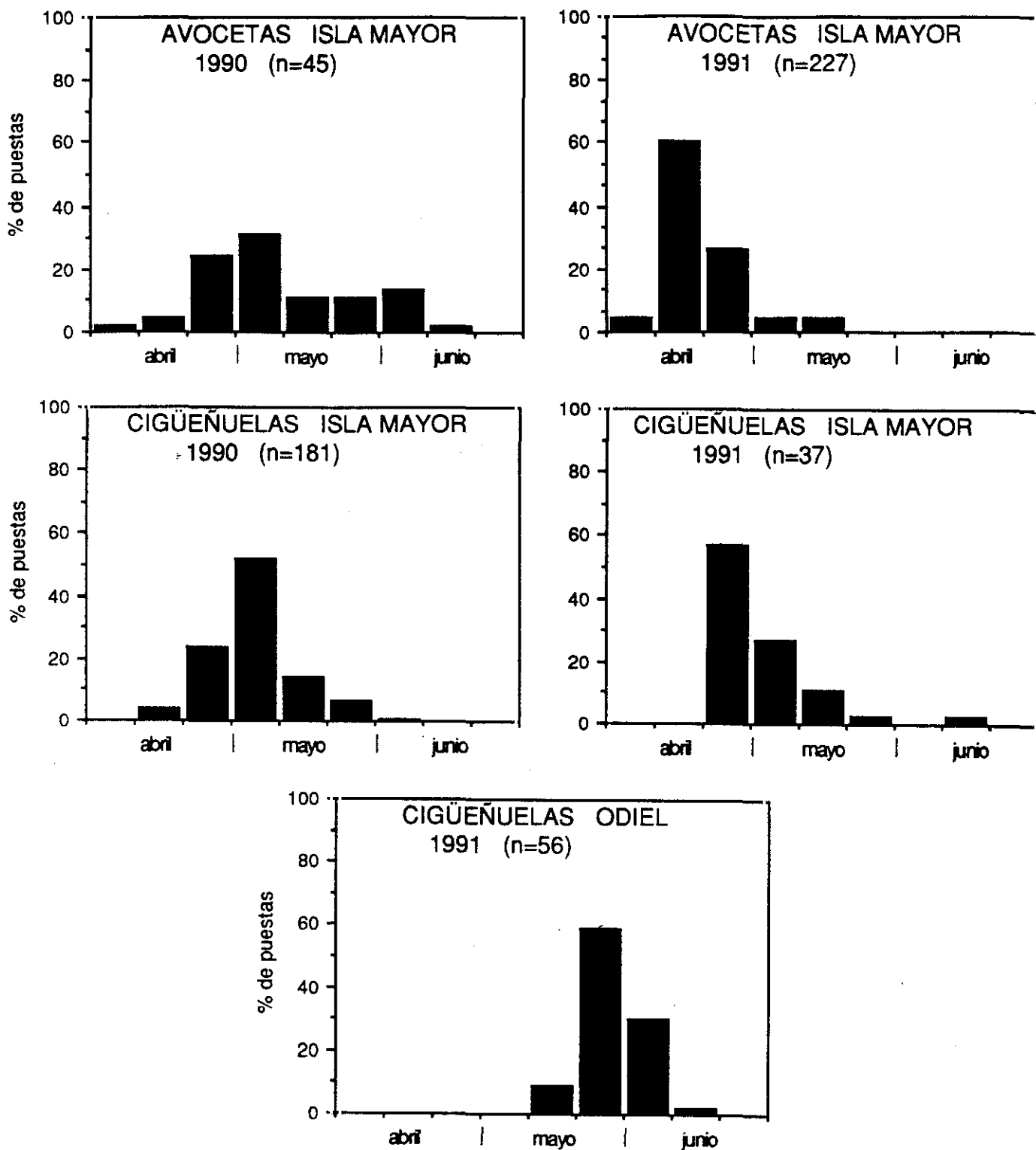


Figura 7.- Distribución de las puestas de avoceta y cigüeñuela según la fecha de inicio de las mismas. Las fechas están agrupadas en períodos de diez días.

el 9 de Abril y últimas el 17 de mayo, primeras de cigüeñuela el 17 de abril y últimas el 12 de junio, máximo número simultáneo de nidos de recurviróstridos el 8 de mayo (casi diez días antes que en el año anterior). Mención especial merecen las cigüeñuelas del Odiel (1991), cuyo comienzo reproductivo se retrasa notablemente respecto a lo observado en Isla Mayor. Las primeras puestas no se dan hasta mediados de mayo (día 13) y el máximo de nidos coincide alrededor del 10 de junio. En cambio las últimas puestas se producen a mediados de junio (día 11), fecha muy similar a la observada en Isla Mayor ese mismo año.

Eclosiones. Las fechas de eclosión de los huevos van a ser reflejo de las fechas de puesta, salvo las variaciones que se produzcan por los huevos que no llegan a eclosionar. Las primeras eclosiones de avoceta en Isla Mayor se produjeron siempre en el mes de mayo (el día 11 en 1989, el 17 en 1990 y el 1 en 1991) y las últimas a finales de junio (el día 26 en 1989, el 28 en 1990 y el 21 en 1991). Al igual que las avocetas, las cigüeñuelas en Isla Mayor presentan las primeras eclosiones durante el mes de mayo (día 21 en 1989, 12 en 1990 y 9 en 1991) y las últimas a finales de junio (día 29 en 1989, 19 en 1990 y 26 en 1991). Las cigüeñuelas del Odiel (1991), correspondiéndose con las tardías fechas de las primeras puestas, presentan las primeras eclosiones también muy tardías (4 de junio). Sin embargo, las últimas suceden en unas fechas similares a Isla Mayor (28 de junio).

3.3.2. DURACION DE LOS PERIODOS REPRODUCTIVOS.

Período de puesta. Se ha considerado período de puesta de un nido el tiempo transcurrido desde que es puesto el primer huevo hasta que es puesto el último. Para calcularlo se han tenido en cuenta solamente los nidos que habían sido encontrados por primera vez con sólo un huevo puesto y que, además, antes de ser hallados con la puesta completa se habían revisado, como máximo, dos días antes. El último huevo se considera que fue puesto en el punto medio del intervalo de tiempo en el que aparece (dos días máximo en este caso). Según este método se establece un período de puesta

ligeramente subestimado, ya que no se incluye el tiempo desde que el primer huevo es puesto hasta que se descubre por primera vez. La duración del período de puesta va a depender del tamaño de puesta y, por tanto, resulta más útil hallar el tiempo medio desde que es puesto un huevo hasta que es puesto el siguiente. Ello se realizó para cada nido, dividiendo el período de puesta entre $n-1$, donde "n" es el tamaño de puesta. La duración de este intervalo ha sido poco precisada por otros autores, estimándola en uno o dos días para ambas especies (Cramp y Simmons 1977).

Para las cigüeñuelas, el tiempo medio transcurrido entre la puesta de dos huevos consecutivos fue de 1.1 días ($DT=0.5$, $n=8$) en puestas de tres huevos y de 1.3 días ($DT=0.5$, $n=17$) en puestas de cuatro, pero al no existir diferencias significativas entre los dos tipos de puesta (prueba de la t de Student; $t=0.81$, $gl=23$, N.S.), se combinó la información proveniente de ambas, obteniéndose un resultado medio de 1.2 días ($DT=0.5$, $n=25$). Para las avocetas se dispone de pocos datos y, considerando nidos con tres y cuatro huevos, se obtuvo un tiempo medio entre huevos consecutivos de 1.4 días ($DT=0.3$, $n=8$). La diferencia hallada entre las dos especies no resultó significativa ($t=0.82$, $gl=31$, N.S.). A la hora de utilizar la duración del período de puesta (en el cálculo del éxito reproductivo, por ejemplo), se tenderá a considerarlo, por fines prácticos, como un número entero de días, que variará dependiendo del tamaño de puesta: tres días para puestas de tres huevos, cuatro días para puestas de cuatro, etc.

Período de incubación. Lo vamos a considerar como el tiempo transcurrido desde que es completada la puesta hasta que eclosiona el primer huevo. Para su cálculo se han empleado solamente nidos que produjeron la eclosión de algún pollo y que fueron revisados cada tres días como máximo, tanto en el momento de completarse la puesta como al producirse la primera eclosión. Estos hechos se registraban como acontecidos en unos intervalos de tiempo (tres días máximo) y se estableció que ocurrían en el punto medio de esos intervalos. El tiempo real de incubación de los huevos es algo mayor, ya que, según propias observaciones, las aves no empiezan a incubar con la puesta del último huevo, sino con anterioridad. En nidos de cuatro

huevos la mayoría de individuos, tanto en avocetas como en cigüeñuelas, incuban con intensidad tras la puesta del tercero y algunos incuban un tiempo considerable incluso tras la puesta del segundo (especialmente en cigüeñuelas).

La duración media del período de incubación obtenida para los nidos de cigüeñuela fue de 21.8 días (DT=1.4, n=39) y para los nidos de avoceta de 21.5 días (DT=1.6, n=10). La diferencia entre las dos especies no es significativa (prueba de la t de Student, gl=47, t=-0.68, N.S.). Para usar números enteros se considerarán 22 días como período de incubación para ambas especies.

Período de eclosión. Es el tiempo comprendido entre la eclosión del primer huevo de un nido y la eclosión del último. Nosotros hemos considerado nidos tanto de tres como de cuatro huevos, con la condición de que fuesen revisados durante las fechas de eclosión cada dos días como máximo y que eclosionaran un mínimo de tres huevos. Al igual que en los períodos anteriores, se establece que una eclosión sucede en el punto medio del intervalo de tiempo que se esté considerando. La duración media de este período para la avoceta fue de 1.4 días (DT=0.7, n=6) y para la cigüeñuela de 1.6 días (DT=0.7, n=39). La diferencia entre ambas especies no es significativa (prueba de la t de Student, gl=43, t=0.65, N.S.).

3.3.3. CARACTERISTICAS DE LOS NIDOS.

En la colonia de cría estudiada en Isla Mayor en 1989 se localizó un total de 186 nidos de cigüeñuela y 194 de avoceta. El número máximo simultáneo de nidos activos fue 179 de cigüeñuela y 183 de avoceta, lo que muestra una sincronía bastante acentuada. Otras especies que anidaron en la misma zona, aunque en un número muy bajo, fueron el chorlito patinegro (*Charadrius alexandrinus*) y el charrancito (*Sterna albifrons*).

El material vegetal que forma los nidos corresponde a la vegetación que se

encuentra en las inmediaciones de éstos, como ya apuntasen Goutner (1985) para la avoceta y Casini (1986) para ambas especies. En nuestro caso se trataba principalmente de almajo (*Arthrocnemum spp.*), aunque en la zona más cercana a la veta no era raro encontrar restos de otras especies vegetales, gramíneas principalmente. La presencia de barro era común en los nidos de cigüeñuela en contacto con el agua, no dándose en aquellos más alejados del agua y en ninguno de los nidos de avoceta. En varios nidos se hallaron conchas de moluscos gasterópodos, los cuales, más que formar parte del nido, se encontraban en su interior, compartiendo el espacio con la propia puesta.

En la tabla 2 se muestran los resultados de las medidas realizadas en los nidos de avoceta y cigüeñuela. Los nidos de cigüeñuela eran más altos y con un diámetro externo menor que los de avoceta, y se localizaban más cerca del agua y más lejos de la tierra firme (la veta). Su espaciamiento era mayor que los de avoceta, al serlo la distancia entre ellos y su distancia al centro de densidad de la colonia. En las distancias entre nidos y al centro de la colonia sólo se consideraron aquellos nidos simultáneamente activos en el momento de máxima ocupación de la colonia.

Se trató de comprobar si la distancia de los nidos al agua influía en las dimensiones de los mismos. Para ello se halló el coeficiente de correlación de Pearson entre la distancia al agua de los nidos de avoceta y cigüeñuela y sus dimensiones (altura y diámetro externo). En las cigüeñuelas, ambas correlaciones resultaron significativas, tanto con el diámetro externo ($r=-0.1984$, $n=105$, $p<0.05$) como con la altura ($r=-0.2529$, $n=100$, $p<0.05$)(Figura 8). Cuanto más alejados están los nidos de cigüeñuela del agua, menor es su altura y su diámetro externo. En las avocetas, en cambio, ninguna de las medidas estuvieron correlacionadas significativamente con la distancia al agua (correlación con la altura: $r=-0.1666$, $n=122$; correlación con el diámetro externo: $r=-0.0581$, $n=138$). Se compararon también altura y diámetro externo entre nidos en contacto con el agua y aquellos no en contacto con el agua (Figura 9). Resultaron diferencias significativas para sendas medidas según la prueba de la t de Student en los nidos de cigüeñuela (diámetro externo: $t=2.58$, $p=0.011$; altura: $t=3.25$,

Medida	Avoceta			Cigüeñuela			Test estadístico. Significación (1)
	Media ± DT	Rango	N	Media ± DT	Rango	N	
Diámetro externo(2)	22.4 ± 3.42	11-31	138	22.0 ± 2.91	11-30	105	t=3.43 p=0.0007
Diámetro interno(2)	11.6 ± 1.31	9-15	112	11.4 ± 2.01	9-25	89	t=0.80 p=0.43 (N.S.)
Altura(2)	1.96 ± 1.05	0-5	122	3.21 ± 1.79	0-8	100	t=-6.17 p<0.0001
Cubierta vegetal(3)	15.9 ± 11.7	0-60	155	18.1 ± 13.1	0-65	153	t=-1.58 p=0.11 (N.S.)
Distancia al agua(2)(4)	28.7 ± 24.1	0-130	161	6.24 ± 12.5	0-65	156	t=10.45 p<0.0001
Distancia a refugio(2)(4)(5)	22.1 ± 35.5	0-204	153	27.4 ± 46.6	0-275	151	t=-1.11 p=0.27 (N.S.)
Distancia a la veta(6)	54.6 ± 31.7	0.9-135.9	192	72.2 ± 35.1	3.4-163.1	183	t=-5.10 p<0.0001
D. al nido más próximo de la misma especie(6)(7)	7.16 ± 3.82	2.2-23.2	154	8.17 ± 3.32	1.2-23.4	164	t=-2.51 0.01<p<0.02
D. al centro de la colonia(6)(7)	64.8 ± 33.0	5.2-152.2	154	84.2 ± 38.4	6.7-149.7	164	t=-4.83 p<0.0001
D. al centro de la colonia de la misma especie(6)(7)	61.1 ± 36.7	2.7-164.6	154	83.0 ± 37.9	3.5-158.3	164	t=-5.23 p<0.001

(1).- Según la prueba de la t de Student.

(2).- En centímetros.

(3).- Tanto por ciento cubierto por vegetación de 1 m² considerando el nido su centro.

(4).- Desde el borde del nido.

(5).- Se considera refugio cualquier vegetal entre el cual pueda esconderse un pollo pequeño.

(6).- En metros.

(7).- Considerando solamente los nidos activos simultáneos en el momento de máxima ocupación de la colonia.

Tabla 2.- Dimensiones y distancias de los nidos de cigüeñuela y avoceta en una colonia mixta de Isla Mayor (año 1989). Comparación entre ambas especies.

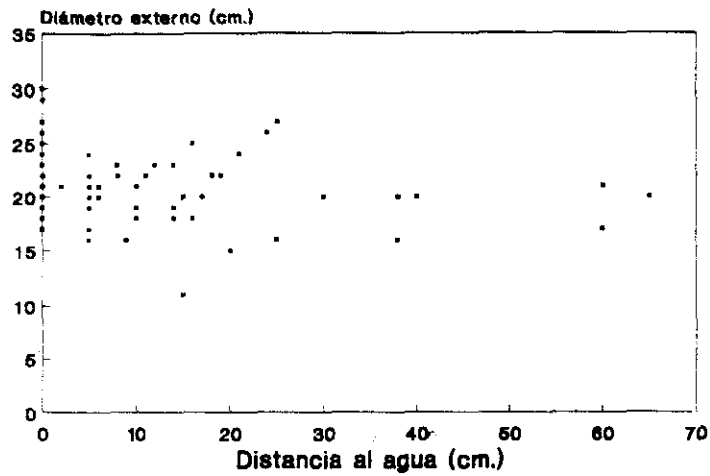
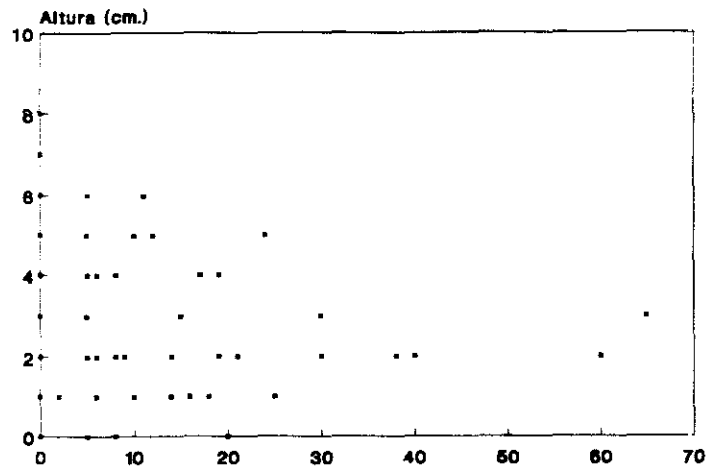
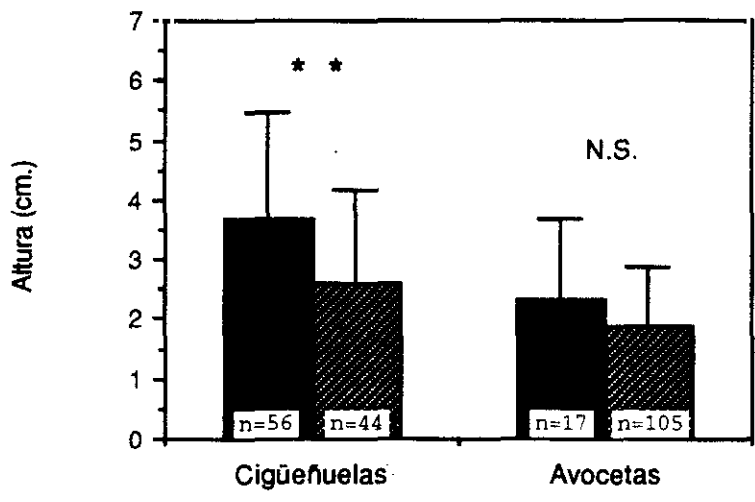


Figura 8.- Representación de la distancia al agua de los nidos de cigüeñuela frente a la altura y el diámetro externo de los mismos. Ambas correlaciones (coeficiente de correlación de Pearson; altura: $r=-0.2529$; diámetro externo: $r=-0.1984$) son significativas ($p<0.05$).



Distancia al agua

■ = 0
 ▨ > 0

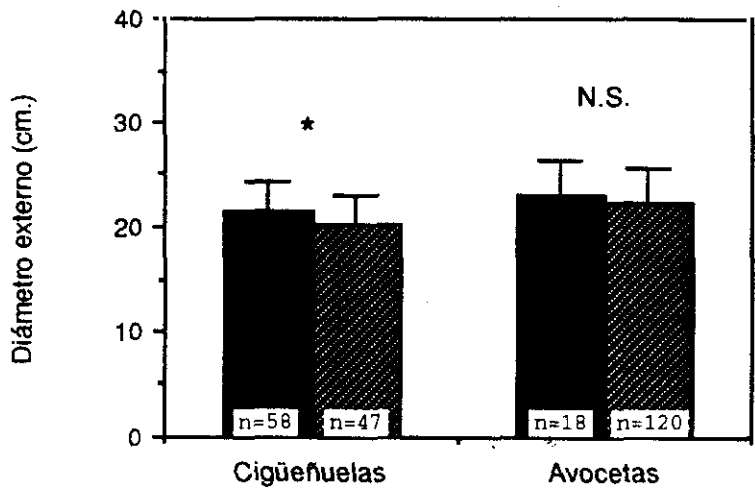


Figura 9.- Dimensiones (media \pm DT) de los nidos que se encuentran en contacto con el agua y los que no y comparación entre ellos (prueba de la t de Student), tanto en avocetas como en cigüeñuelas (N.S.=no significativo; *= $p < 0.05$; **= $p < 0.01$).

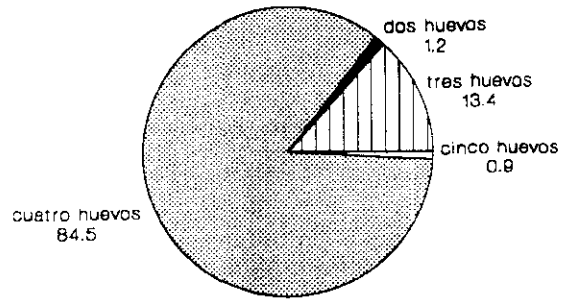
$p=0.0016$), pero no en los nidos de avoceta (diámetro externo: $t=0.91$, $p=0.37$; altura: $t=1.37$, $p=0.19$).

3.3.4. TAMAÑO DE PUESTA Y CARACTERISTICAS DE LOS HUEVOS.

Tamaño de puesta. De un total de 448 nidos de avoceta controlados se determinó el tamaño definitivo de puesta en 428 y de 501 de cigüeñuela en 432. La razón principal de no poder determinar el tamaño de puesta en algunos de ellos fue que se producía predación, inundación o abandono durante el período de puesta. Los nidos con un solo huevo no han sido considerados como puestas completas, ya que ningún nido detectado al principio del período de puesta (y que no fue abandonado) quedó con un huevo como puesta definitiva. En la figura 10 se muestra el porcentaje de nidos con los distintos tamaños de puesta en ambas especies, porcentaje que aparece desglosado por localidades y años en la figura 11. La diferencia entre las dos especies respecto a la distribución de nidos con distintos tamaños de puesta no es significativa (prueba de la G, $G=2.8$, $gl=3$, N.S.). El valor medio global del tamaño de puesta fue de 3.75 (± 0.50) en nidos de avoceta y de 3.85 (± 0.41) en nidos de cigüeñuela. El número máximo de huevos encontrado en un nido de cualquiera de las dos especies fue cinco. El número de nidos con distintos tamaños de puesta varía en los distintos años y localidades consideradas, tanto para avocetas como para cigüeñuelas (Figura 11).

No existe una relación lineal entre el tamaño y la fecha de puesta para ninguna de las dos especies en ningún año (coeficiente de correlación de Pearson, tabla 3). Sin embargo, para intentar detectar algún posible efecto de la fecha en el tamaño de puesta, los nidos de cada localidad y año se dividieron en tres grupos: tempranos (primer 25 % de los nidos), centrales (50 % de los nidos) y tardíos (último 25 % de los nidos). En algunos casos, precisamente aquellos con un tamaño de muestra mayor, se comprobó que el tamaño de puesta de los nidos estaba relacionado con el grupo de nidos que se consideraba (tempranos, centrales o tardíos). Esto ocurrió en los nidos de avoceta en 1991 y en los nidos de cigüeñuela de Isla Mayor en 1990 y del Odiel en

cigüeñuelas



avocetas

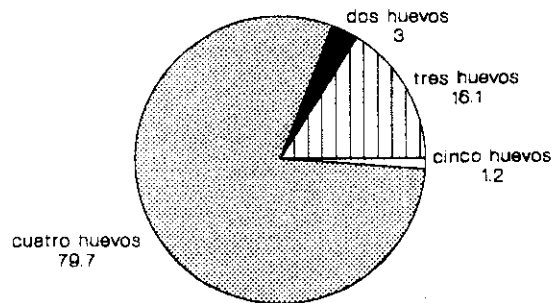


Figura 10.- Porcentaje de nidos con distintos tamaños de puesta en avocetas (n=428) y cigüeñuelas (n=432). Se incluyen nidos de Isla Mayor (años 1989, 1990 y 1991) y el Odiel (año 1991).

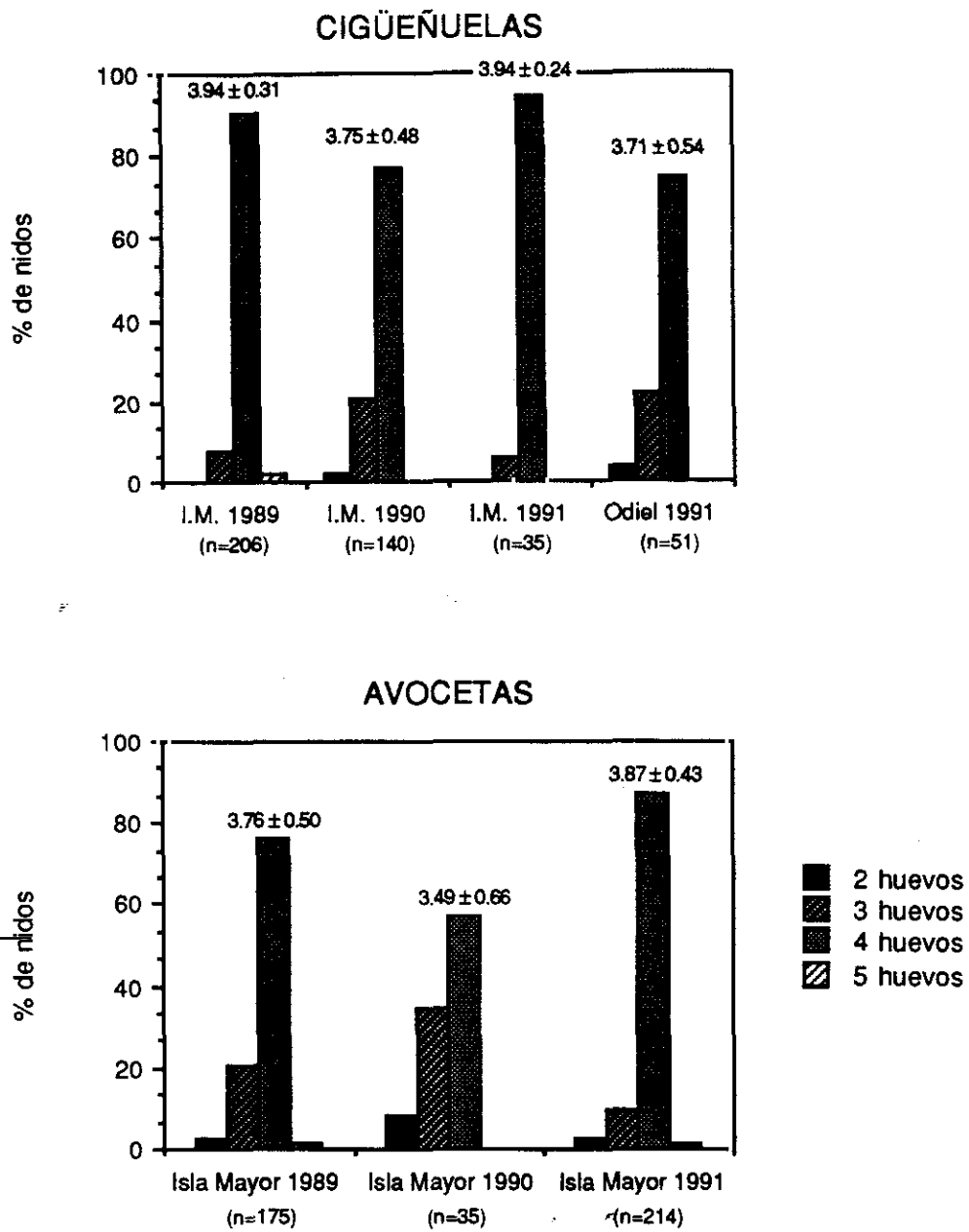


Figura 11.- Porcentaje de nidos de avoceta y cigüeñuela con distintos tamaños de puesta así como el tamaño medio de puesta (\pm desviación típica) en cada una de las localidades y años. Las distribuciones de los tamaños de puesta en los distintos años varía tanto en avocetas (prueba de la G, $G=22.6$, $gl=6$, $p<0.005$) como en cigüeñuelas ($G=31.9$, $gl=9$, $p<0.005$).

Especie	Localidad	Año	r	gl	Significación
Cigüeñuela	Isla Mayor	1990	-0.20	68	N.S.
		1991	0.00	14	
	Odiel	1991	-0.39	12	
Avoceta	Isla Mayor	1990	0.14	22	
		1991	-0.20	7	

Tabla 3.- Correlaciones entre el tamaño de puesta de cada nido y la fecha de puesta del primer huevo. "r" es el coeficiente de correlación de Pearson y "gl" los grados de libertad. Ninguna correlación resultó significativa.

1991 (prueba de la G, ver figura 12). En estos casos el tamaño medio de puesta de los nidos tardíos era menor que el de los tempranos y que el de los centrales, menos los nidos tempranos de cigüeñuela en Isla Mayor el año 1990, cuyo tamaño medio de puesta no difería significativamente de los tardíos (prueba de la t de Student, tabla 4).

Se han detectado algunas anomalías relacionadas con el número y tipo de huevos encontrados en los nidos, como el caso de dos nidos de cigüeñuela que contenían tres y cuatro huevos de cigüeñuela respectivamente y un huevo adicional de avoceta cada uno, o el caso de tres nidos de avoceta, uno con cuatro y dos con tres huevos de avoceta, que presentaban un huevo más, de menor tamaño y de una especie no determinada. Para comprobar la capacidad de aceptación de huevos extraños, en cinco nidos de cigüeñuela con puestas completas de cuatro huevos se añadió un quinto huevo de cigüeñuela que previamente había sido recolectado de nidos abandonados y en todos los casos el huevo extraño fue aceptado e incubado como los demás, a pesar de que la apariencia de color y diseño de marcas difería considerablemente de los originales. También se ha comprobado en ambas especies la capacidad de rodar huevos extraños o propios presentes en las proximidades del nido hasta conseguir introducirlos dentro del mismo, dependiendo, por supuesto, de las características del terreno y del nido. Un nido de avoceta con cuatro huevos fue encontrado un día con dos de los huevos fuera de él, seguramente debido a la huida precipitada del individuo incubador y al día siguiente los cuatro huevos se encontraban otra vez en el interior. En una ocasión un macho de cigüeñuela que iniciaba la construcción de un nido fue observado mientras hacía rodar un huevo abandonado a varios metros de distancia hasta conseguir introducirlo en el esbozo de nido.

Coeficientes de peso y volumen. Para el cálculo de los coeficientes de peso se han usado las medidas y pesos de 19 huevos de avoceta pertenecientes a 15 nidos distintos y 58 huevos de cigüeñuela de 35 nidos. El coeficiente de peso en la avoceta es 0.511 y en la cigüeñuela 0.510, no siendo significativa la diferencia entre especies (prueba de la t de Student, $t=0.38$, $gl=48$, N.S.). Para el consiguiente cálculo de pesos

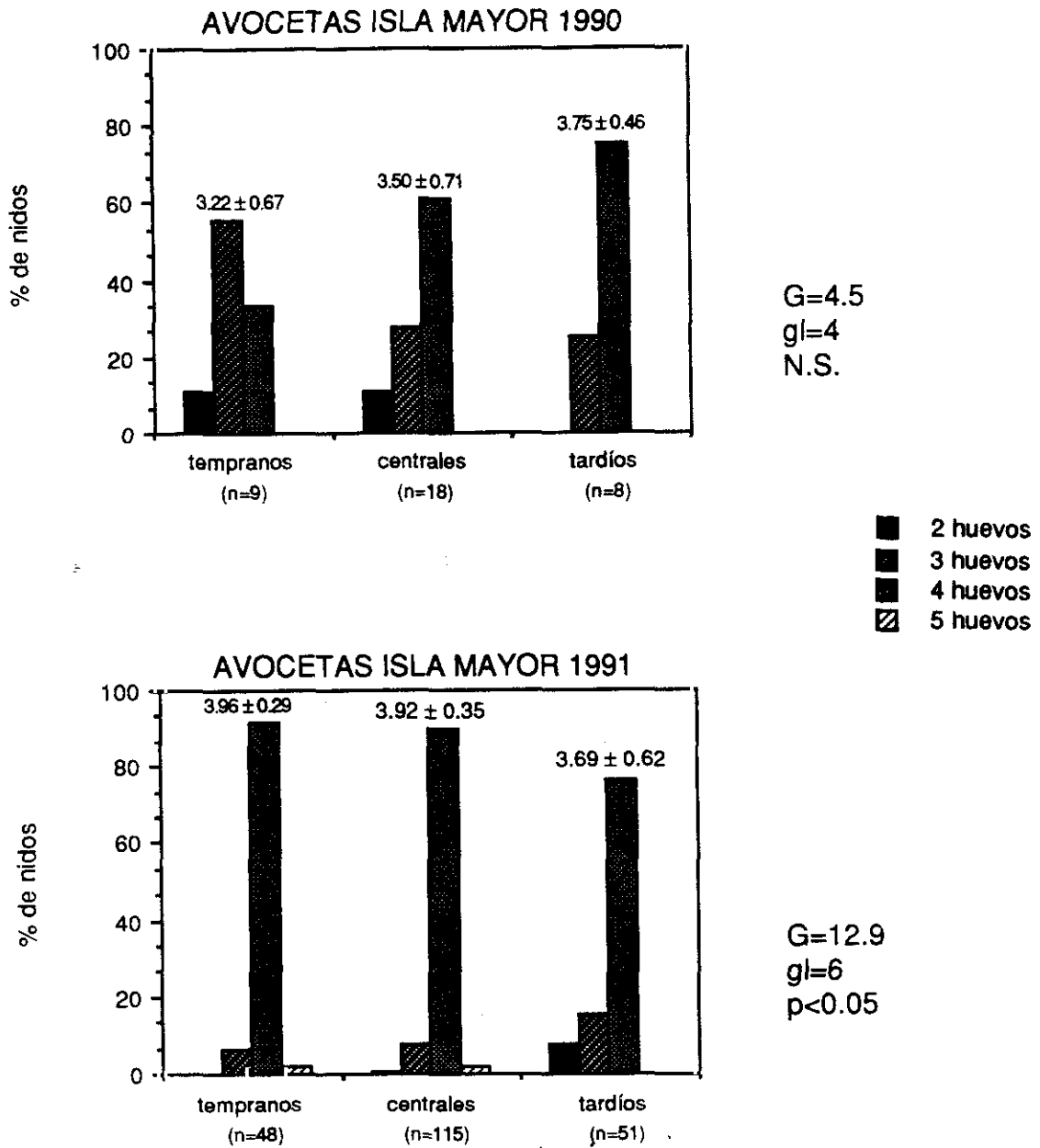


Figura 12.- Porcentaje de nidos con dos, tres, cuatro o cinco huevos en nidos tempranos (primer 25 %), centrales y tardíos (último 25 %) para avocetas y cigüeñuelas en varios años y localidades. Se expresa también el tamaño medio de puesta (\pm desviación típica). Mediante la prueba de la G se comprueba la dependencia o independencia entre la fecha (nidos tempranos, centrales o tardíos) y el tamaño de puesta (para realizar esta prueba se han utilizado cifras absolutas y no porcentajes).

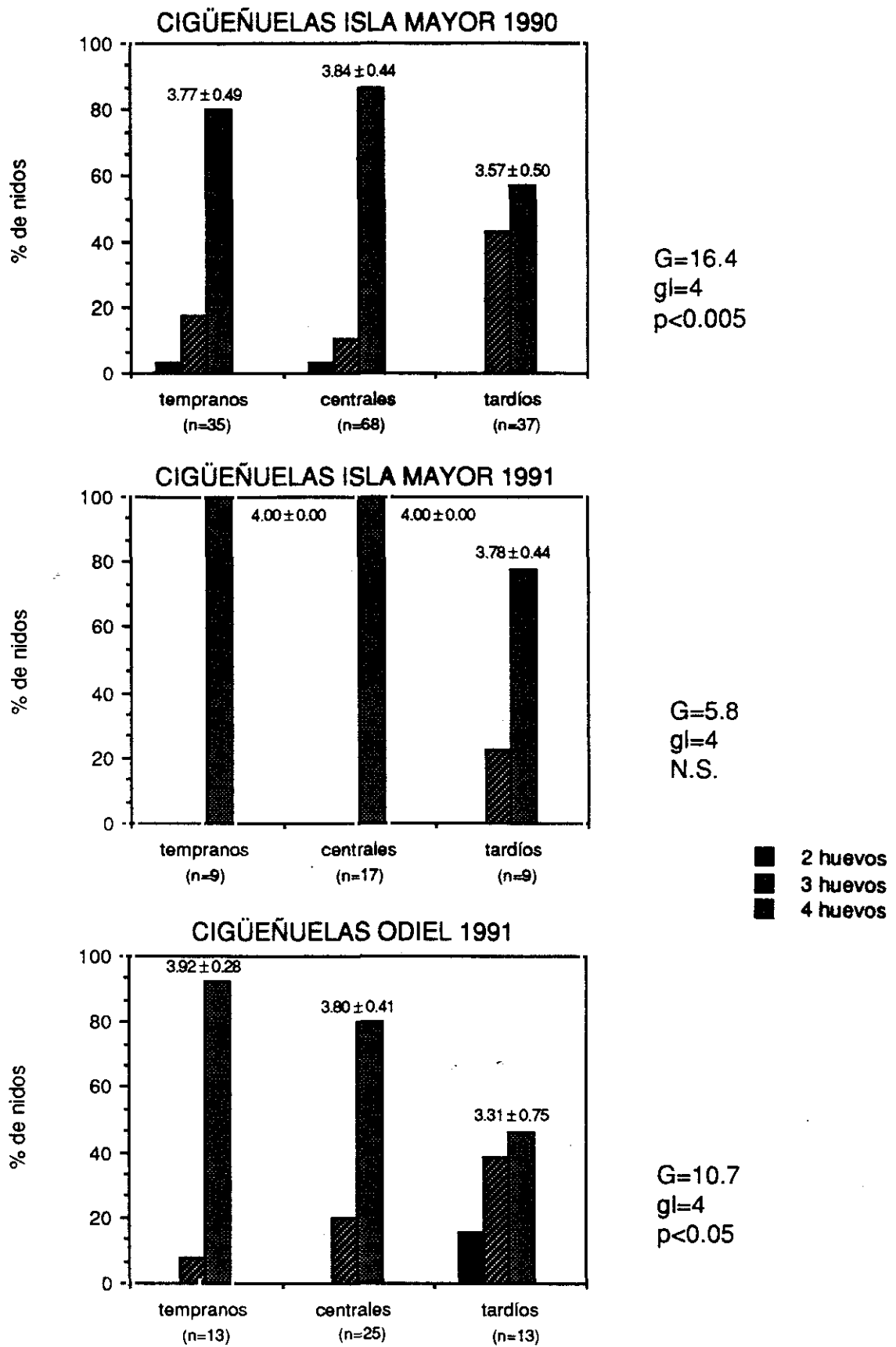


Figura 12 (continuación).

Especie	Localidad y año	Nidos comparados	t	gl	Significación
Cigüeñuela	Isla Mayor 1990	tempranos-centrales	0.74	101	N.S.
		tempranos-tardíos	1.71	70	N.S.
		centrales-tardíos	2.86	103	p<0.01
	Odiel 1991	tempranos-centrales	0.94	36	N.S.
		tempranos-tardíos	2.75	24	p<0.02
		centrales-tardíos	2.62	36	p<0.02
Avoceta	Isla Mayor 1991	tempranos-centrales	0.70	161	N.S.
		tempranos-tardíos	2.75	97	p<0.01
		centrales-tardíos	3.03	164	p<0.01

Tabla 4.- Comparación mediante la prueba de la t de Student de los tamaños medios de puesta de los nidos tempranos, centrales y tardíos en avocetas y cigüeñuelas.

a partir de longitud y anchura, se usará el valor de coeficiente de peso de 0.51 para las dos especies. Los coeficientes de volumen son 0.478 para la avoceta, obtenido a partir de las medidas de 16 huevos y 0.482 para la cigüeñuela, hallado a partir de 15 huevos. Tampoco este coeficiente es significativamente distinto entre especies (prueba de la t de Student, $t=-0.94$, $gl=29$, N.S.). El valor de coeficiente de volumen que se usará en ambas especies será de 0.48.

Dimensiones de los huevos. Las siguientes características de los huevos: longitud, anchura, volumen, peso e índice de elongación (longitud dividida por anchura), para avocetas y cigüeñuelas en cada localidad y año vienen expresadas en la tabla 5. No existen diferencias entre los huevos presentes en puestas de tres y los presentes en puestas de cuatro (prueba de la t de Student, tabla 6). Los huevos de cigüeñuela sí son significativamente menores que los de avoceta para todas las medidas consideradas (prueba de la t de Student, tabla 7). Se ha encontrado que la anchura de los huevos de avoceta (Isla Mayor 1990) aumenta a medida que avanza la estación reproductora y a su vez el índice de elongación disminuye (coeficiente de correlación de Pearson, figura 13). El resto de correlaciones entre medidas y fecha de puesta no resultaron significativas, ni para avocetas ni para cigüeñuelas. También se compararon las medidas entre nidos tempranos, centrales y tardíos, hallándose sólo diferencias significativas en las avocetas (Isla Mayor 1990) en la anchura de los huevos entre los nidos centrales (media (\pm DT)=33.67 (\pm 0.90) mm.) y los tardíos (34.64 \pm 0.77 mm.; prueba de la t de Student, $gl=18$, $t=-2.60$, $p=0.018$) y en el índice de elongación entre nidos tempranos (1.51 \pm 0.10) y tardíos (1.43 \pm 0.04; $gl=13$, $t=2.23$, $p=0.044$). Los huevos de cigüeñuela en Isla Mayor (1990) resultaron ser mayores en longitud (prueba de la t de Student, $gl=82$, $t=2.10$, $p=0.038$), anchura ($t=3.15$, $p=0.002$), peso y volumen ($t=3.60$, $p=0.0005$) a los del Odiel (1991), mientras que el índice de elongación no difería ($t=-0.20$, N.S.)(ver valores en tabla 5).

El orden de puesta sólo ha mostrado relación con el tamaño (volumen) de los huevos en los nidos de cigüeñuela con tres huevos (ANOVA; $gl=2$, 15; $F=13.63$;

Especie, localidad y año		Longitud (mm)	Anchura (mm)	Volumen (cm ³)	Peso (g)	Índice de elongación	n
Cigüeñ. Isla Mayor 1990	Rango (total huevos)	39.0-48.8	28.3-33.5	16.2-24.5	17.2-26.0	1.26-1.60	265
	Rango (media nido)	40.8-47.2	29.7-33.1	18.1-23.3	19.3-24.8	1.28-1.57	70
	Media nido (DT)	44.5 (1.4)	31.2 (0.8)	20.9 (1.2)	22.2 (1.3)	1.43 (0.06)	70
	CV (media nido)	3.26	2.46	5.74	5.74	4.14	70
Cigüeñ. Odiel 1991	Rango (total huevos)	37.9-47.3	28.1-32.7	15.0-23.3	15.9-24.7	1.26-1.62	55
	Rango (media nido)	39.3-46.1	29.1-32.1	16.3-22.0	17.3-23.4	1.34-1.56	14
	Media nido (DT)	43.6 (1.8)	30.5 (0.9)	19.5 (1.7)	20.7 (1.8)	1.43 (0.06)	14
	CV (media nido)	4.19	3.08	8.71	8.71	4.14	14
Avoceta Isla Mayor 1990	Rango (total huevos)	42.6-54.8	32.4-36.8	22.5-34.0	23.9-36.1	1.23-1.65	87
	Rango (media nido)	45.5-54.0	32.6-36.4	23.3-32.4	24.7-34.4	1.33-1.62	24
	Media nido (DT)	49.4 (2.2)	34.1 (0.9)	27.7 (2.2)	29.4 (2.3)	1.45 (0.07)	24
	CV (media nido)	4.38	2.75	7.87	7.87	4.59	24

Tabla 5.- Rangos, medias y coeficientes de variación (CV) de varias características de los huevos de avocetas y cigüeñuelas. Sólo se especifican años y localidades con más de diez puestas medidas de la misma especie.

Especie	Medida	Puestas 3 huevos	Puestas 4 huevos	t	p	Significación
Cigüeñuela	longitud (mm)	44.4 (1.7)	44.4 (1.5)	0.04	0.97	
	anchura (mm)	31.1 (0.9)	31.1 (0.8)	-0.14	0.89	
	volumen (cm ³)	20.6 (1.3)	20.6 (1.4)	-0.12	0.91	
	peso (g)	21.9 (1.4)	21.9 (1.5)	-0.12	0.91	
	índice de elongación	1.43 (0.07)	1.43 (0.05)	0.15	0.88	
Avoceta	longitud (mm)	49.8 (1.9)	49.8 (2.1)	-0.01	0.99	N.S.
	anchura (mm)	34.2 (0.7)	34.1 (1.0)	0.18	0.86	
	volumen (cm ³)	27.9 (1.7)	27.8 (2.5)	0.06	0.95	
	peso (g)	29.6 (1.6)	29.6 (2.4)	0.06	0.95	
	índice de elongación	1.46 (0.06)	1.46 (0.06)	-0.08	0.94	

Tabla 6.- Comparación mediante la prueba de la t de Student de las medidas entre huevos presentes en puestas de tres huevos y aquellos presentes en puestas de cuatro huevos, tanto en avocetas como en cigüeñuelas. Incluye medidas de puestas de avoceta realizadas el año 1991 en Isla Mayor y el Odiel. t: estadístico de la prueba de la t de Student; p: probabilidad de significación de la prueba estadística; gl: grados de libertad; n: tamaño de muestra (número de nidos). Tras las medias se indican las desviaciones típicas entre paréntesis. Ninguna diferencia en las medidas de los huevos es significativa entre puestas de tres huevos y puestas de cuatro.

Medidas	Cigüeñuelas (n=89)	Avocetas (n=33)	t	Signific.
Longitud (mm)	44.4 (1.5)	49.8 (2.0)	15.97	p<0.0001
Anchura (mm)	31.1 (0.8)	34.1 (0.9)	17.23	p<0.0001
Peso (g)	21.9 (1.5)	29.6 (2.2)	22.20	p<0.0001
Volumen (cm ³)	20.6 (1.4)	27.9 (2.0)	22.20	p<0.0001
Indice de elongación	1.43 (0.06)	1.46 (0.06)	2.80	p=0.006

Tabla 7.- Comparación mediante la prueba de la t de Student de las medidas de los huevos de avoceta y de cigüeñuela. t: estadístico de la prueba de la t de Student (con 120 grados de libertad); n: tamaño de muestra (número de nidos). Tras las medias se ha expresado la desviación típica entre paréntesis. Sólo se han usado medidas de huevos que formaban puestas completas.

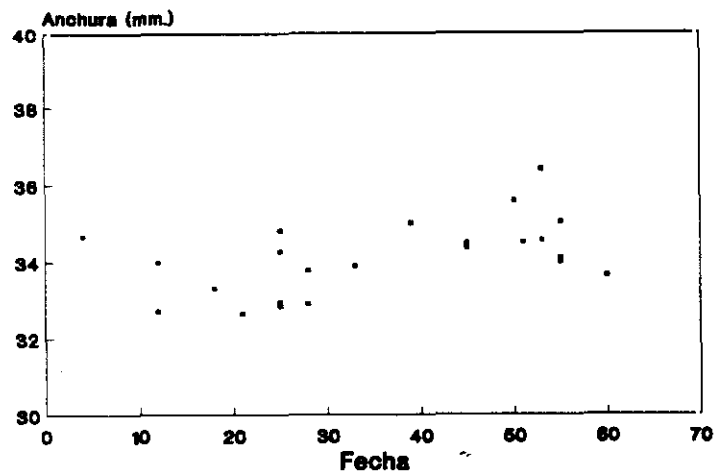
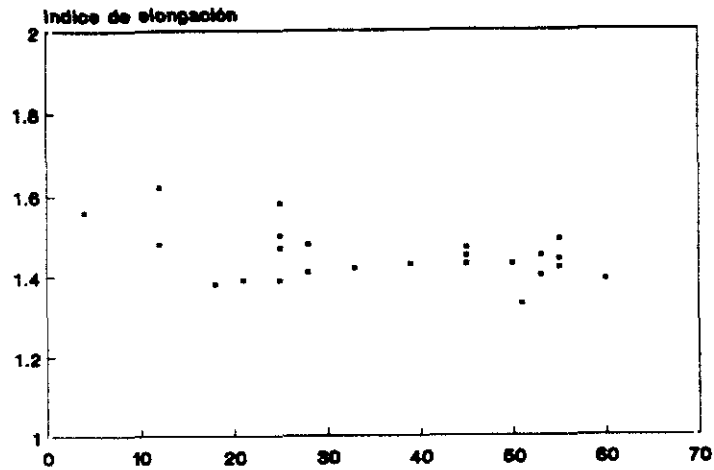


Figura 13.- Representación de la fecha de puesta del primer huevo de los nidos de avoceta en Isla Mayor (1990) frente a la anchura y al índice de elongación (media de los huevos de cada nido). Las fechas de puesta de los nidos considerados comprenden desde el día 4 (15 Abril 1990) hasta el día 60 (10 Junio 1990). Ambas correlaciones (coeficiente de correlación de Pearson), tanto respecto a la anchura ($r=0.49$) como al índice de elongación ($r=0.48$) son significativas ($p<0.05$).

$p=0.0004$). Para ello se usó el volumen estandarizado para los huevos con orden de puesta conocido restando el valor medio y dividiendo por la desviación típica de cada puesta. De esta forma se elimina el efecto de la varianza entre nidos. En estas puestas de cigüeñuela el tercer huevo (volumen estandarizado, media \pm DT: -0.91 ± 0.27) es menor que el primero (vol. est.: 0.29 ± 0.58 ; prueba de la t de Student, $gl=10$, $t=4.65$, $p=0.0009$) y que el segundo (vol. est.: 0.60 ± 0.66 ; $t=5.18$, $p=0.0004$). Entre primeros y segundos huevos no hay diferencias significativas ($t=-0.86$, N.S.). En los nidos de cigüeñuela con 4 huevos no se observa sin embargo relación entre orden de puesta y volumen (ANOVA; $gl=3$, 56 ; $F=0.40$; N.S.) (volumen estandarizado primeros huevos: -0.13 ± 1.05 ; segundos: 0.13 ± 0.88 ; terceros: 0.12 ± 0.62 ; cuartos: -0.13 ± 0.95). Aunque en los nidos de avoceta tampoco se observa esta relación, ni en nidos de 3 huevos ($gl=2$, 6 ; $F=0.61$; N.S.) ni en nidos de 4 ($gl=3$, 12 ; $F=2.73$; N.S.), los resultados han de ser evaluados con precaución al basarse en un número muy pequeño de nidos.

Los coeficientes de variación para los valores medios de los nidos comprenden desde 2.46 % (anchura en Isla Mayor) hasta 8.71 % (peso y volumen en el Odiel) en las cigüeñuelas y desde 2.75 % (longitud) hasta 7.87 % (peso y volumen) en las avocetas (Isla Mayor 1990). El volumen y el peso de los huevos son las características más variables y la anchura la menos variable de todas las examinadas. No se ha encontrado ninguna diferencia significativa en los huevos de cigüeñuela entre Isla Mayor (1990) y el Odiel (1991) para los coeficientes de variación (prueba de la F_{max} , $a=2$, $gl=14$), en longitud ($F_{max}=1.65$), anchura ($F_{max}=1.57$), peso y volumen ($F_{max}=2.30$) o índice de elongación ($F_{max}=1.00$).

Repetibilidad. Se han encontrado diferencias significativas en la variación dentro de cada puesta entre hembras de avoceta, y también entre hembras de cigüeñuela, para todas las dimensiones de los huevos en las localidades y años considerados (ANOVA de una vía, tabla 8). La repetibilidad estimada dentro de cada puesta de cigüeñuela para las dimensiones de los huevos oscilaba entre 0.59 (peso y volumen en Isla Mayor 1990) y 0.75 (peso y volumen en Odiel 1991). Para las avocetas (Isla Mayor 1990)

Especie, localidad y año		Longitud	Anchura	Volumen y peso	Indice de elongación	gl
Cigüeñuela Isla Mayor 1990	r	0.62	0.64	0.59	0.66	70, 195
	F	7.06 ***	7.81 ***	6.47 ***	8.56 ***	
Cigüeñuela Odiel 1991	r	0.69	0.72	0.75	0.64	13, 41
	F	9.72 ***	11.08 ***	12.51 ***	8.03 ***	
Avoceta Isla Mayor 1990	r	0.73	0.77	0.79	0.68	23, 63
	F	10.61 ***	12.90 ***	14.65 ***	8.65 ***	

***: $p < 0.001$

Tabla 8.- Repetibilidades (r) y valores de F (análisis de la varianza de una vía) para varias medidas de huevos de avoceta y de cigüeñuela en Isla Mayor y el Odiel.

variaba entre 0.68 (índice de elongación) y 0.79 (peso y volumen). Las medias aritméticas de las repetibilidades en la cigüeñuela son 0.65 (longitud), 0.68 (anchura), 0.67 (volumen y peso) y 0.65 (índice de elongación). Las diferencias en repetibilidad en la cigüeñuela entre Isla Mayor (1990) y el Odiel (1991) oscilan entre el 2.7 % (índice de elongación) y el 15.4 % (volumen y peso).

3.3.5. EXITO REPRODUCTIVO.

De los 550 nidos controlados en 1990 y 1991, 276 eran de avoceta y 274 de cigüeñuela. 117 nidos de avoceta (42.4 %) y 51 de cigüeñuela (18.6 %) se clasificaron como de éxito desconocido y por tanto no están incluidos en los siguientes análisis. De los nidos restantes, en la figura 14 aparecen los porcentajes de nidos exitosos y fracasados. El 35.8 % de los nidos de avoceta fracasaron, frente al 40.8 % de cigüeñuela, aunque esta diferencia no es estadísticamente significativa (prueba de la G, $G_{adj}=0.77$, g.l.=1, N.S.). La principal causa de mortalidad en ambas especies fue la predación, seguida con menor importancia por el abandono y la inundación de los nidos (Figura 14). Las dos especies no mostraron diferencias significativas en cuanto a las causas de fracaso reproductivo (prueba de la G, $G=2.96$, g.l.=2, N.S.).

Al considerar por separado los nidos de avoceta y cigüeñuela de los dos años de estudio (1990 y 1991) y de las dos localidades (Isla Mayor y Marismas del Odiel), (Tabla 9) no se encontraron diferencias significativas en la tasa de supervivencia diaria estimada de las avocetas entre años ($Z=1.03$, N.S.), ni de las cigüeñuelas entre años ($Z=0.19$, N.S.) o entre localidades ($Z=1.60$, N.S.), por lo que para el resto de cálculos combinaremos todos los datos referentes a cada especie.

Se controló el éxito reproductivo de nidos de recurviróstridos en un total de 13 colonias y en tres nidos solitarios de cigüeñuela. De las 13 colonias, 6 estaban constituídas solamente por cigüeñuelas, 4 eran mixtas con predominio de cigüeñuelas y 3 mixtas con predominio de avocetas. Se ha calculado la tasa de supervivencia diaria

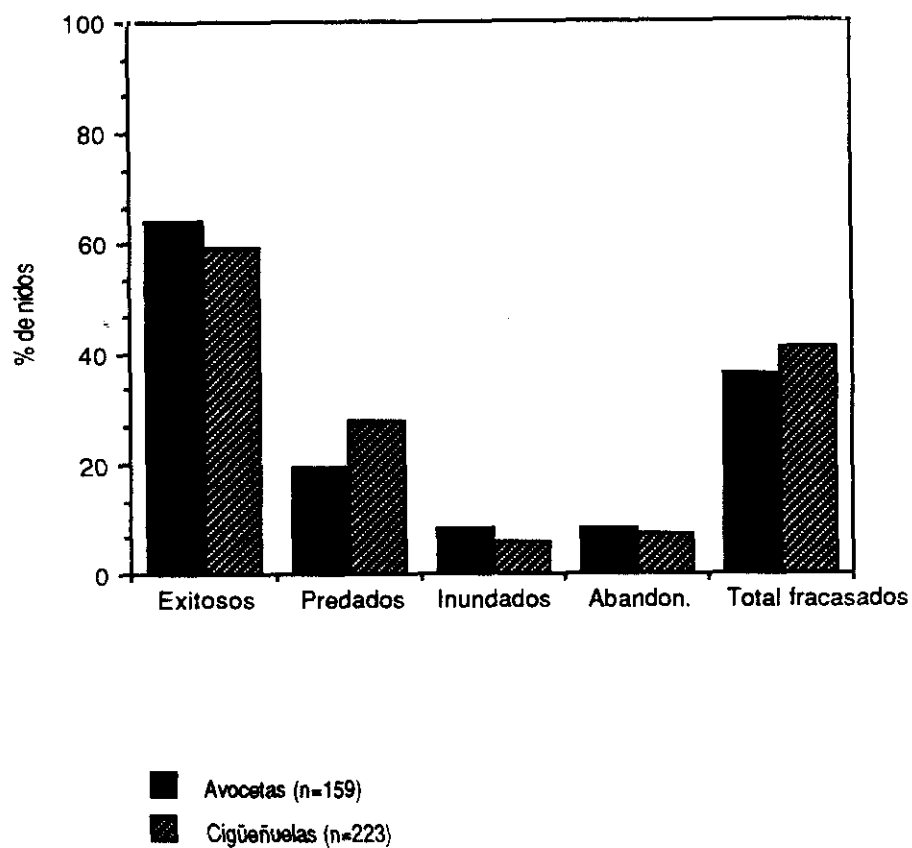


Figura 14.- Porcentaje de nidos exitosos y no exitosos en avocetas y cigüeñuelas. Se han desglosado las distintas causas de mortalidad: predación, inundación y abandono. Los fracasos reproductivos de las avocetas y las cigüeñuelas no difieren significativamente (prueba de la G, $G_{adj}=0.77$, g.l.=1, N.S.), y tampoco las causas de fracaso entre ambas especies ($G=2.96$, g.l.=2, N.S.).

	Isla Mayor 1990		Isla Mayor 1991		Odiel 1991	Global	
	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.	Cig.	Avoc.	Cig.
N	42	178	120	19	36	163	233
Días-nido	542.5	2376.5	1605	232	440.5	2162.5	3049
Nidos fracasados	18	74	39	11	9	57	94
Tasa de supervivencia diaria	0.967	0.969	0.976	0.953	0.980	0.974	0.969
Desviación típica	0.008	0.004	0.004	0.014	0.007	0.003	0.003
Éxito reproductivo (método de Mayfield)	0.422	0.444	0.535	0.289	0.594	0.508	0.444
Éxito reproductivo (método tradicional)	0.424	0.566	0.688	0.421	0.735	0.635	0.579

Tabla 9.- Tasas de supervivencia diarias de avocetas y cigüeñuelas por localidad y año. También se incluye el éxito reproductivo completo del período comprendido desde la puesta del primer huevo hasta la primera eclosión, tanto por el método de Mayfield como por el tradicional.

para ambas especies en colonias uniespecíficas y mixtas, y dentro de las mixtas, en aquellas con predominio de una u otra especie (Tabla 10). No se han encontrado diferencias significativas para dicha tasa entre nidos de cigüeñuela presentes en colonias uniespecíficas y mixtas ($Z=1.38$, N.S.), ni en aquellas colonias con predominio de avocetas o de cigüeñuelas ($Z=0.86$, N.S.). Tampoco aparece diferencia entre los nidos de avoceta presentes en colonias con predominio de una u otra especie ($Z=1.62$, N.S.).

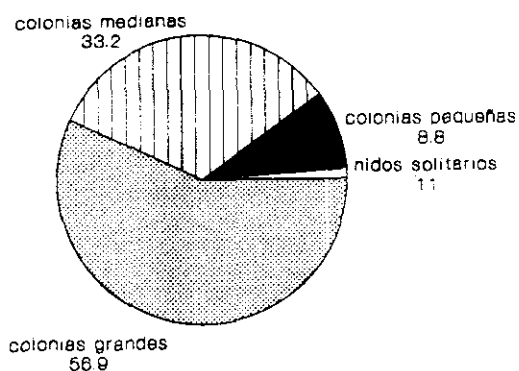
Para examinar el efecto del tamaño de la colonia sobre la supervivencia de los nidos, éstos se clasificaron según estuvieran en colonias de tamaño pequeño (2-10 nidos), mediano (11-50 nidos) o grande (más de 50 nidos). La mayoría de los nidos, tanto de avoceta (91.9 %) como de cigüeñuela (56.9 %), formaban parte de colonias de gran tamaño (Figura 15). Una proporción importante de nidos de cigüeñuela (33.2 %) se encontraba en colonias de tamaño mediano y sólo esta especie presentaba nidos en colonias pequeñas o en forma de nidos solitarios. Al comparar las dos especies respecto al número de nidos presentes en cada tipo de colonia se obtuvo una diferencia altamente significativa (prueba de la G, $G=145.6$, g.l.=3, $p<0.005$). No se encontraron diferencias significativas en las tasas de supervivencia diaria (Tabla 11) de los nidos de avoceta según estuvieran en colonias medianas o grandes ($Z=1.00$, N.S.). En los nidos de cigüeñuela la tasa de supervivencia fue significativamente mayor en colonias medianas que en grandes ($Z=2.66$, $p<0.01$), no existiendo diferencia significativa entre pequeñas y medianas ($Z=1.03$, N.S.) ni entre pequeñas y grandes ($Z=0.41$, N.S.).

Para estudiar el efecto de la fecha de puesta sobre el éxito reproductivo, se han dividido para cada localidad y año de estudio los nidos de cigüeñuela y avoceta en tres grupos: nidos tempranos (primer 25 % de los nidos), nidos intermedios (50 % de los nidos) y nidos tardíos (último 25 % de los nidos) y se ha contabilizado el número de nidos fracasados para cada uno de esos grupos. El porcentaje de nidos fracasados por cada grupo viene expresado en la tabla 12. La tendencia general es que el porcentaje de nidos fracasados aumente a medida que avanza la estación reproductora, salvo para

	Colonias uniespecíficas	Colonias mixtas con predominio de cigüeñuelas		Colonias mixtas con predominio de avocetas		Total de colonias mixtas	
	Cig.	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.
N	58	30	151	142	23	172	174
Días-nido	798.5	368	1962	1819.5	256	2187.5	2218
Nidos fracasados	19	15	62	42	11	57	73
Tasa de supervivencia diaria	0.976	0.959	0.968	0.977	0.957	0.974	0.967
Desviación típica	0.005	0.010	0.004	0.004	0.013	0.003	0.004
Exito reproductivo (método de Mayfield)	0.535	0.341	0.433	0.550	0.322	0.508	0.421
Exito reproductivo (método tradicional)	0.679	0.448	0.563	0.677	0.476	0.635	0.552

Tabla 10.- Tasas de supervivencia diaria de nidos de avoceta y cigüeñuela dependiendo del tipo de colonia en la que se hayan presentes (monoespecíficas o mixtas, con predominio de avocetas o de cigüeñuelas). También se muestra el éxito reproductivo del período considerado (desde la puesta del primer huevo hasta la primera eclosión) tanto por el método de Mayfield como por el tradicional.

cigüeñuelas



avocetas

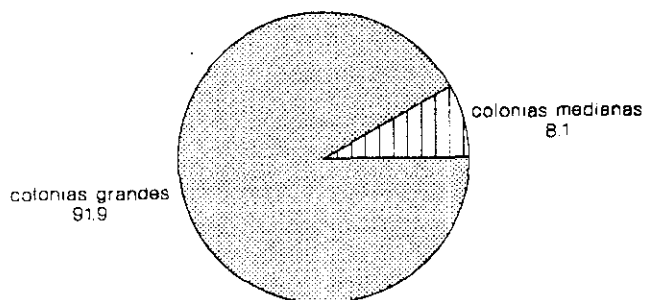


Figura 15.- Porcentaje de nidos de avoceta (n=472) y cigüeñuela (n=283) presentes como nidos solitarios y en colonias de pequeño (2-10), mediano (11-50) o gran tamaño (>50). Existe una diferencia significativa entre ambas especies (prueba de la G, $G=145.6$, g.l.=3, $p<0.005$) en el número de nidos presente en cada tipo de colonia.

	Colonias pequeñas y nidos solitarios	Colonias medianas		Colonias grandes	
	Cigüeñuelas	Avocetas	Cigüeñuelas	Avocetas	Cigüeñuelas
N	23	28	80	135	130
Días-nido	269.5	344	1265.5	1843.5	1514
Nidos fracasados	9	12	27	45	58
Tasa de supervivencia diaria	0.967	0.965	0.979	0.976	0.962
Desviación típica	0.011	0.010	0.004	0.004	0.005
Exito reproductivo (método de Mayfield)	0.421	0.400	0.579	0.535	0.369
Exito reproductivo (método tradicional)	0.571	0.381	0.675	0.674	0.523

Tabla 11.- Tasa de supervivencia diaria de avocetas y cigüeñuelas dependiendo del tamaño de las colonias. Se incluye el éxito reproductivo del período completo de permanencia de los huevos en el nido, desde la puesta del primer huevo hasta la primera eclosión, tanto por el método de Mayfield como por el tradicional.

	<u>Isla Mayor 1990</u>		<u>Isla Mayor 1991</u>		<u>Odiel 1991</u>
	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.	Cig.
% de fracasos en nidos tempranos	57.1	21.7	7.1	60.0	0.0
% de fracasos en nidos intermedios	52.4	40.0	42.1	33.3	15.4
% de fracasos en nidos tardíos	50.0	65.1	54.9	100	80
Número total de nidos	32	169	126	19	35
G (con 2 grados de libertad)	0.066	17.8	32.6	7.68	20.7
Significación	N.S.	p<0.005	p<0.005	p<0.025	p<0.005

Tabla 12.- Porcentaje de nidos fracasados según la fecha de puesta en el conjunto de la estación reproductora para cada especie, localidad y año, con la prueba de dependencia entre grupos de nidos conforme a la fecha de puesta y éxito reproductivo.

las avocetas en Isla Mayor en el año 1990. Para comprobar que realmente existe dependencia entre la fecha de puesta y el éxito reproductivo, se realizó la prueba de la G para cada especie, año y localidad (Tabla 12), resultando un valor significativo en todos los casos salvo en el anteriormente mencionado. Indagando más en el efecto de la fenología de puesta sobre el éxito reproductivo, se procedió a considerar la fecha de puesta de cada nido, no con respecto al total de nidos de esa localidad sino respecto a los nidos de la misma colonia. Se eligieron aquellas colonias en las que el número de nidos con éxito conocido de la misma especie superaba la veintena. Como en el caso anterior, los nidos de cada especie y colonia se dividieron en tres grupos (tempranos, intermedios y tardíos) y para las dos especies el porcentaje de nidos fracasados era mayor en los nidos tardíos que en los intermedios y en éstos mayor que en los tempranos, habiendo una dependencia altamente significativa (prueba de la G) entre grupo de nidos y éxito reproductivo (Tabla 13). Al separar la información por colonias, se comprueba que, aunque la distribución de fracasos por grupo de edad es similar en todas ellas, en un grupo de avocetas y en otro de cigüeñuelas la dependencia entre grupo de edad y éxito no es significativa (Tabla 13), seguramente debido al pequeño número total de nidos de esas colonias.

El intervalo de tiempo que se considera es el de permanencia de los huevos en el nido, desde que el primer huevo es puesto hasta que se produce la primera eclosión o la puesta se malogra. No obstante, en otras especies se han observado diferencias en la tasa de supervivencia según el estado reproductor, concretamente entre el período de puesta y el de incubación (Beintema y Müskens 1987). Este hecho, junto a observaciones propias realizadas en el transcurso del presente estudio, aconsejaron dividir el tiempo total en tres períodos, aplicándose el método de Mayfield en cada uno de ellos por separado, pudiendo compararse las tasas de supervivencia diaria. Los tres períodos son:

- Desde que es puesto el primer huevo hasta que es puesto el segundo. Consideraremos que dura un día. Lo llamaremos período con un huevo.
- Desde que es puesto el segundo huevo hasta que es completada la puesta. Dura

	Isla Mayor 1990	Isla Mayor 1990		Isla Mayor 1991	Odiel 1991	Global	
	Cig.	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.
% de fracasos en nidos tempranos	0.0	40.0	34.8	6.7	0.0	10.0	21.6
% de fracasos en nidos intermedios	25.0	36.4	45.5	22.2	16.7	26.3	36.8
% de fracasos en nidos tardíos	33.3	75.0	80.8	57.1	77.8	60.0	73.2
Número total de nidos	22	24	93	114	31	138	146
G (con 2 grados de libertad)	2.45	3.12	12.8	29.2	17.0	30.6	23.9
Significación	N.S.	N.S.	p<0.005	p<0.005	p<0.005	p<0.005	p<0.005

Tabla 13.- Porcentaje de nidos fracasados en varios grupos de nidos según la fecha estandarizada de puesta dentro de cada colonia. También se muestra el global para ambas especies y la prueba de dependencia entre los grupos de nidos y el éxito reproductivo.

dos o tres días aproximadamente, dependiendo del tamaño de puesta. Lo llamaremos período de puesta.

- Desde que es completada la puesta hasta que se produce la primera eclosión. Consideramos que dura 22 días. Lo llamaremos período de incubación.

En la tabla 14 se ha expresado la tasa de supervivencia de ambas especies en cada uno de los períodos y en la tabla 15 aparece el valor de Z y la significación al compararlas entre sí. La tasa de supervivencia diaria es significativamente menor en el período con un huevo que en cualquiera de los otros dos en ambas especies. Esta tasa es significativamente menor en el período de puesta que en el de incubación para las cigüeñuelas, aunque no llega a alcanzar el nivel de significación para el caso de las avocetas. Por último, no existen diferencias significativas como resultado de comparar entre las dos especies las tasas de supervivencia de los períodos determinados: con un huevo ($Z=0.84$, N.S.), puesta ($Z=0.74$, N.S.) e incubación ($Z=0.19$, N.S.).

Dentro del período de incubación se ha desglosado la tasa de supervivencia diaria para los nidos con tres y con cuatro huevos (Tabla 16), para examinar el efecto del tamaño de puesta en el éxito reproductivo. Se ha visto que no existe una diferencia significativa en la supervivencia entre los nidos con tres huevos y con cuatro en el período de incubación, ni para las avocetas ($Z=1.14$, N.S.) ni para las cigüeñuelas ($Z=0.27$, N.S.).

A partir de estas tasas de supervivencia podemos calcular el éxito reproductivo medio de unos hipotéticos nidos de avoceta y de cigüeñuela, multiplicando las tasas diarias entre sí tantas veces como días dure cada período. El período con un huevo lo consideraremos de un día, el de incubación de 22 días y el de puesta de 2.72 días para las avocetas y de 2.76 para las cigüeñuelas. Estos valores del período de puesta se han obtenido haciendo una media del valor estimado de la duración de este período para los nidos de avoceta y de cigüeñuela que han sido utilizados para la obtención de las tasas de supervivencia del período de incubación. En los nidos de avoceta se han contabilizado 6 con dos huevos, 24 con tres, 112 con cuatro y 2 con cinco. En las



	Un huevo		Puesta		Incubación	
	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.	Avoc.	Cig.
N	35	68	47	83	144	184
Días-nido	45	97.5	183.5	146	1959	2803.5
Nidos fracasados	13	35	9	10	35	48
Tasa de supervivencia diaria	0.711	0.641	0.951	0.932	0.982	0.983
Desviación típica	0.068	0.049	0.016	0.021	0.003	0.002

Tabla 14.- Tasa diaria de supervivencia de nidos de avoceta y cigüeñuela en cada uno de los períodos establecidos (un huevo, puesta e incubación) dentro del tiempo de permanencia de los huevos en el nido.

Especie	Períodos comparados	Z	Significación
Avocetas	Un huevo - Puesta	3.45	p<0.001
	Un huevo - Incubación	4.01	p<0.001
	Puesta - Incubación	1.93	N.S.
Cigüeñuelas	Un huevo - Puesta	5.49	p<0.001
	Un huevo - Incubación	7.03	p<0.001
	Puesta - Incubación	2.44	p<0.05

Tabla 15.- Valor de la prueba de la Z y significación al comparar la tasa de supervivencia diaria entre varios períodos del tiempo de permanencia de los huevos en los nidos, tanto en avocetas como en cigüeñuelas.

	Nidos con tres huevos (Período de incubación)		Nidos con cuatro huevos (período de incubación)	
	Avocetas	Cigüeñuelas	Avocetas	Cigüeñuelas
N	24	32	112	148
Días-nido	288	496.5	1548	2260.5
Nidos fracasados	8	9	25	37
Tasa de supervivencia diaria	0.972	0.982	0.984	0.984
Desviación típica	0.010	0.006	0.003	0.003

Tabla 16.- Tasa de supervivencia diaria durante el período de incubación de nidos de avoceta y cigüeñuela, con tres y con cuatro huevos.

cigüeñuelas han sido 4 con dos huevos, 32 con tres y 148 con cuatro. En los nidos con cinco huevos consideramos que el período de puesta dura cuatro días, en los nidos con cuatro tres días, con tres dos días y con dos huevos este período es inexistente. Éxito reproductivo:

$$\text{Avocetas: } 0.711 \times (0.951)^{2.72} \times (0.982)^{22} = 0.416$$

$$\text{Cigüeñuelas: } 0.641 \times (0.932)^{2.76} \times (0.983)^{22} = 0.362$$

Hasta ahora hemos considerado solamente proporción de nidos exitosos, pero para afinar más aún en la medida del éxito reproductivo, podemos considerar las pérdidas parciales de huevos producidas en esos nidos exitosos y de esta forma dar una tasa de supervivencia no referida a nidos sino a huevos que sobreviven hasta el momento de la eclosión. En los nidos de avoceta se produjo la pérdida de 9 huevos en un total de 5665.5 días-huevo de nidos exitosos, lo que supone una tasa de supervivencia diaria de 0.998 y un éxito reproductivo en el total del período de incubación de 0.966. En los nidos de cigüeñuela se produjo la pérdida de 5 huevos en un total de 8665 días-huevo de nidos exitosos, con una tasa de supervivencia diaria de 0.999 y un éxito reproductivo aplicado a todo el período de incubación de 0.987. También podemos hallar la probabilidad de que un huevo que haya llegado hasta el momento de la eclosión, realmente eclosione. El cálculo exacto de huevos no eclosionados se hace difícil en cuanto cabe la posibilidad de que huevos de este tipo fueran predados antes de hacerse posible su comprobación. En cualquier caso, los huevos que aquí se aluden como no eclosionados, se tiene la certeza de que no lo hicieron. De un total de 376 huevos de avoceta que llegaron hasta el momento de la eclosión, sólo 336 lo hicieron (89.4 %) y de un total de 497 de cigüeñuela, sólo 469 (94.4 %). Si la probabilidad de que un nido sea exitoso la multiplicamos por la probabilidad de que un huevo de esos nidos llegue hasta el momento de la eclosión y por la probabilidad de que uno de esos huevos que ha llegado hasta el momento de la eclosión realmente eclosione, obtenemos la probabilidad de que un huevo en el momento de la puesta llegue a eclosionar. Este valor es, según la especie:

Avocetas: $0.416 \times 0.966 \times 0.894 = 0.359$

Cigüeñuelas: $0.362 \times 0.987 \times 0.944 = 0.337$

Por último, añadir que el efecto de las características de los nidos (tanto de construcción como de ubicación) sobre el éxito reproductivo se ha estudiado utilizando los datos recogidos en Isla Mayor en 1989. El éxito o fracaso fue determinado en pocos casos, debido al largo intervalo entre las visitas y a que los pollos son capaces de abandonar el nido a las pocas horas de nacer, siendo muy difíciles de encontrar entre la vegetación. Además, los adultos hacen desaparecer las cáscaras poco después de la eclosión. Esto se unía al hecho de que se desconocía la fecha de puesta para la mayoría de los nidos. Las distintas categorías de éxito y el número de nidos englobado en cada una aparecen en la tabla 17. Los resultados obtenidos muestran que para los nidos de avoceta, los nidos exitosos se encuentran significativamente más alejados del agua que los inundados y tienen menor altura y están más lejos de la veta que los predados (Tabla 18). Para los nidos de cigüeñuela (Tabla 19) no existen diferencias significativas en ninguna de las medidas tomadas.

3.4. DISCUSION.

Nuestras observaciones sobre la cronología de las cópulas no coinciden con las efectuadas por otros autores para estas especies. Tinarelli (1990) afirma que las cigüeñuelas en Italia comienzan a copular ocho o diez días antes de la puesta de los huevos, lo que representa un margen de tiempo mucho más breve que el encontrado por nosotros. Por su parte, Sueur (1984) en su estudio sobre la reproducción de la avoceta en el Marquenterre (Francia), describe el período en el que se producen cópulas desde principios de marzo hasta principios de junio. Las primeras cópulas se adelantan en un mes a las primeras puestas, lo que coincide con nuestras observaciones realizadas en cigüeñuelas.

Exito	Avoceta		Cigüeñuela	
	N	% (1)	N	% (1)
Exitoso(2)	21	10.9 (28.8)	9	4.9 (31.0)
Inundado	38	19.8 (52.1)	15	8.2 (51.7)
Predado	14	7.3 (19.2)	5	2.7 (17.2)
Desconocido	119	62.0	153	83.7
Abandonado(3)	0	0	1	0.5

(1).- Entre paréntesis, tanto por ciento respecto a los nidos con éxito conocido.

(2).- Se considera exitoso aquel nido en el que eclosiona al menos uno de los huevos.

(3).- Por inferencia del investigador.

Tabla 17.- Exito reproductivo en una colonia mixta de avoceta y cigüeñuela en Isla Mayor, año 1989.

Medida	Exitosos	Inund.	Comparación exitosos-inundados(1)	Predados	Comparación exitosos-predados(1)
	Media \pm DT (n)	Media \pm DT (n)		Media \pm DT (n)	
Diámetro externo(2)	22.4 \pm 1.97 (16)	20.8 \pm 4.17 (11)	U=94.5 p=0.74 (N.S.)	24.5 \pm 4.95 (11)	U=54.5 p=0.096 (N.S.)
Diámetro interno(2)	11.4 \pm 0.87 (13)	10.9 \pm 0.83 (8)	U=68.5 p=0.21 (N.S.)	11.9 \pm 0.99 (10)	U=48.5 p=0.28 (N.S.)
Altura(2)	1.27 \pm 0.59 (15)	1.40 \pm 0.97 (10)	U=72 p=0.83 (N.S.)	2.20 \pm 0.92 (10)	U=29 p=0.0044
Cubierta vegetal(3)	15.9 \pm 11.8 (19)	14.7 \pm 15.8 (18)	U=198 p=0.41 (N.S.)	11.8 \pm 8.39 (11)	U=113.5 p=0.69 (N.S.)
Distancia al agua(2)(4)	30.0 \pm 14.7 (20)	11.5 \pm 19.1 (22)	U=362 p=0.0003	30.4 \pm 24.8 (11)	U=112.5 p=0.92 (N.S.)
Distancia a refugio(2)(4)(5)	34.8 \pm 63.9 (18)	34.2 \pm 56.1 (18)	U=152.5 p=0.75 (N.S.)	23.7 \pm 23.5 (11)	U=81.5 p=0.41 (N.S.)
Distancia a la veta(6)	56.3 \pm 27.4 (21)	71.1 \pm 28.7 (38)	U=282.5 p=0.065 (N.S.)	38.8 \pm 33.5 (14)	U=211 p=0.031
D. al nido más próximo de la misma especie(6)(7)	7.73 \pm 43.3 (16)	8.26 \pm 4.23 (30)	U=207 p=0.45 (N.S.)	7.31 \pm 3.74 (11)	U=84.5 p=0.86 (N.S.)
D. al centro de la colonia(6)(7)	73.6 \pm 47.0 (16)	68.0 \pm 32.7 (30)	U=264 p=0.58 (N.S.)	55.5 \pm 20.8 (11)	U=114 p=0.20 (N.S.)
D. al centro de la colonia de nidos de la misma especie(6)(7)	76.2 \pm 39.0 (16)	65.9 \pm 31.1 (30)	U=255 p=0.73 (N.S.)	51.0 \pm 25.4 (11)	U=108 p=0.32 (N.S.)

(1).- Según la prueba U de Mann-Whitney.

(2).- En centímetros.

(3).- Tanto por ciento cubierto de vegetación de 1 m² considerando el nido su centro.

(4).- Desde el borde del nido.

(5).- Se considera refugio cualquier vegetal entre el cual pueda esconderse un pollo pequeño.

(6).- En metros.

(7).- Considerando solamente los nidos activos simultáneos en el momento de máxima ocupación de la colonia

Tabla 18.- Medidas y distancias de los nidos de avoceta exitosos y no exitosos (inundados y predados). Comparación entre ellos.

Medida	Exitosos	Inundad.	Comparac.	Predad.	Comparación
	Media \pm DT (n)	Media \pm DT (n)	exitosos- inundados(1)	Media \pm DT (n)	exitosos- predados(1)
Diámetro externo(2)	19.7 \pm 1.97 (6)	23.0 \pm 2.94 (4)	U=5 p=0.13 (N.S.)	22.0 \pm 2.16 (4)	U=4 p=0.085 (N.S.)
Diámetro interno(2)	11.0 \pm 1.15 (4)	12.0 \pm 0.81 (4)	U=4 p=0.22 (N.S.)	11.5 \pm 1.73 (4)	U=6 p=0.53 (N.S.)
Altura(2)	3.60 \pm 2.07 (5)	3.50 \pm 3.70 (4)	U=11 p=0.80 (N.S.)	4.25 \pm 0.95 (4)	U=8.5 p=0.71 (N.S.)
Cubierta vegetal(3)	18.7 \pm 5.17 (8)	9.38 \pm 10.8 (8)	U=50.5 p=0.05 (N.S.)	16.3 \pm 12.5 (4)	U=17.5 p=0.79 (N.S.)
Distancia al agua(2)(4)	9.37 \pm 20.8 (8)	2.67 \pm 8.00 (9)	U=45 p=0.24 (N.S.)	1.25 \pm 2.50 (4)	U=19 p=0.54 (N.S.)
Distancia a refugio(2)(4)(5)	10.4 \pm 9.32 (8)	49.4 \pm 45.1 (8)	U=18 p=0.13 (N.S.)	48.8 \pm 76.0 (4)	U=13 p=0.59 (N.S.)
Distancia a la veta(6)	76.3 \pm 16.4 (9)	80.5 \pm 26.6 (15)	U=61 p=0.70 (N.S.)	62.5 \pm 38.1 (5)	U=28 p=0.46 (N.S.)
D. al nido más próximo de la misma especie(6)(7)	7.09 \pm 1.95 (7)	6.88 \pm 2.21 (12)	U=47 p=0.67 (N.S.)	7.96 \pm 1.91 (5)	U=12.5 p=0.42 (N.S.)
D. al centro de la colonia(6)(7)	65.7 \pm 38.8 (7)	82.0 \pm 40.9 (12)	U=35 p=0.55 (N.S.)	68.6 \pm 38.5 (5)	U=16 p=0.81 (N.S.)
D. al centro de la colonia de nidos de la misma especie(6)(7)	72.3 \pm 34.8 (7)	81.2 \pm 39.5 (12)	U=34 p=0.50 (N.S.)	67.2 \pm 37.1 (5)	U=20 p=0.68 (N.S.)

(1).- Según la prueba U de Mann-Whitney.

(2).- En centímetros.

(3).- Tanto por ciento cubierto de vegetación de 1 m² considerando el nido su centro.

(4).- Desde el borde del nido.

(5).- Se considera refugio cualquier vegetal entre el cual pueda esconderse un pollo pequeño.

(6).- En metros.

(7).- Considerando solamente los nidos activos simultáneos en el momento de máxima ocupación de la colonia.

Tabla 19.- Medidas y distancias de los nidos de cigüeñuela exitosos y no exitosos (predados e inundados). Comparación entre ellos.

Las fechas de puesta de recurviróstridos descritas por otros autores en Europa no difieren sustancialmente de las encontradas por nosotros en el sur de España, salvo algunas de las últimas puestas de avoceta, más tardías que en nuestro caso. La variación entre años es grande, dependiendo seguramente de cambios climáticos y niveles de agua. En el caso de la cigüeñuela en Italia (Tinarelli 1990), el período de puestas dura aproximadamente desde el 20 de abril hasta el 20 de junio y en Iberia (Cramp y Simmons 1977) desde mediados de abril hasta principios de junio. En las avocetas, las primeras puestas se dan a principios de abril en Francia (Sueur 1984, Yesou 1985) y Mar del Norte (Cramp y Simmons 1977) y a mediados de abril en Grecia (Goutner 1985). Las últimas ocurren a finales de junio en Francia y Mar del Norte y a principios de julio en Grecia (ver autores antes citados). En Grecia, el máximo número de puestas de avoceta se produce a principios de mayo (Goutner 1985), que coincide con nuestros datos de 1990 pero no con los de 1991 (Figura 7). En otros países europeos las primeras eclosiones ocurren también en mayo para ambas especies, pero las últimas varían, siendo normalmente en julio: cigüeñuelas en Italia a mediados de julio (Tinarelli 1990) y en Iberia a finales de junio (Cramp y Simmons 1977), avocetas en Francia (Sueur 1984) y en Grecia (Goutner 1985) a principios de julio y en el Mar del Norte (Cramp y Simmons 1977) a mediados de julio.

La información recogida por otros autores respecto a la duración de los períodos reproductivos se refiere al tiempo de incubación real de los huevos que, por lo dicho anteriormente en cuanto al momento de inicio de la incubación, añadirá uno o dos días al período que aquí hemos considerado. Para la cigüeñuela, Seriot (1989) y Cramp y Simmons (1977) coinciden en afirmar que el tiempo de incubación dura entre 22 y 25 días. Para la avoceta y basándose en datos de 67 nidos, Goutner (1985) indica que la incubación dura 23 ó 24 días, con un rango entre 22 y 27. Cramp y Simmons (1977), también para la avoceta, consideran la incubación de 23 a 25 días de duración, con un rango entre 20 y 28. Estos últimos autores también expresan datos de C. J. Cadbury sobre la avoceta, mostrando una incubación de 23.4 días ($DT=1.2$, $n=230$). La única referencia sobre el período de eclosión en estas especies es la encontrada en Cramp y

Simmons (1977), donde se indica que en las cigüeñuelas la eclosión es sincrónica y en las avocetas ligeramente asincrónica, aunque sin expresar el tiempo exacto. Atribuimos la diferencia apuntada por estos autores entre las dos especies a un pobre conocimiento de la biología reproductiva de la cigüeñuela.

Las diferencias encontradas entre los nidos de avoceta y de cigüeñuela en una misma colonia, parecen indicarnos que las dos especies construyen nidos adaptados a circunstancias diferentes. Las cigüeñuelas eligen sitios más cercanos al agua y sus nidos están contruidos de forma apropiada a estos lugares: mayor altura para separar la puesta del agua y empleo de barro en la construcción que les confiere mayor consistencia y protege del oleaje. Las avocetas, en cambio, eligen para anidar sitios más alejados del agua, más cercanos a la tierra firme y por tanto su forma es menos compacta, más baja y nunca utilizan barro para la construcción. Las cigüeñuelas muestran estar mejor adaptadas para anidar cerca del agua, ya que las dimensiones de sus nidos difieren dependiendo de la distancia a ésta: los nidos son más altos y más anchos cuanto más cerca están del agua, previniendo los posibles cambios de nivel. Esta capacidad de las cigüeñuelas había sido ya apuntada por otros autores, como Casini (1986) y Tinarelli (1990). Los nidos de avoceta no muestran una relación entre su distancia al agua y sus dimensiones, indicando una menor plasticidad por su parte en la construcción de los nidos y, por tanto, peor adaptación para anidar cerca del agua.

Comparando los datos con aquellos encontrados en la bibliografía vemos que las dimensiones de los nidos de recurviróstridos, especialmente los de cigüeñuela, varían mucho dependiendo de la localidad, el año, etc. En un seguimiento de cinco años de las cigüeñuelas en Italia (Tinarelli 1990) se obtuvieron medidas de 368 nidos de 11-55 centímetros para el diámetro externo. Las medias (\pm DT) de dicha medida para cada localidad y año oscilan entre 14 (\pm 1.96) y 34.7 (\pm 15.7) centímetros. La altura de 66 nidos de cigüeñuela fue medida por Casini (1986) en la laguna de Cervia (Italia), obteniendo valores entre 2 y 15 centímetros. Los rangos tanto para diámetro

externo como para la altura de los nidos, son menores en nuestro caso, al tratarse de una sola colonia, con unas características más homogéneas para todos los nidos. Los datos disponibles para la avoceta muestran diferencias respecto a la altura con los obtenidos en la colonia estudiada. Para 54 nidos de avoceta (Casini 1986) se observan unos rangos de 18-35 centímetros de diámetro externo (media \pm DT; 26.8 ± 5.24) y 2-13 de altura (media \pm DT; 5.6 ± 2.73). Como puede verse, la altura es mayor que en los nidos de avoceta de nuestra colonia: la media es mayor que nuestro valor máximo. Además, Tinarelli describe la existencia, aunque con carácter escaso, de nidos de avoceta con barro presente como material de construcción, lo cual nunca fue encontrado en nuestro caso.

Respecto a la organización espacial de la colonia, cabe destacar el carácter colonial más marcado en las avocetas. La distancia al nido más próximo de la misma especie y la distancia al centro de la colonia son menores en esta especie, y ello indica un mayor agrupamiento de los nidos. Los nidos de avoceta tienen una distribución más central y los de cigüeñuela más periférica dentro de la colonia. El mayor carácter colonial de las avocetas se refleja también en la bibliografía consultada, ya que la distancia al nido más próximo en estas colonias es en algunos casos similar y en otros mucho menor que en las colonias de cigüeñuela. Para la cigüeñuela en Grecia (Goutner 1989) se dan valores medios (\pm DT) de distancia al nido más próximo de 30.5 (\pm 30.2) metros, siendo de 10.7 (\pm 5.9) en las zonas de mayor densidad, y en Italia (Tinarelli 1990) oscila entre 4.1 (\pm 1.8) y 41 (\pm 29.6) metros. Para dos colonias de avocetas en Italia (Casini 1986) se obtuvieron valores de 4.7 (\pm 2.7) y 13.7 (\pm 9.7) metros, y para cinco colonias de avoceta en Grecia (Goutner 1985), entre 4.1 (\pm 1.7) y 13.3 (\pm 11.3) metros. Todos los autores coinciden en explicar el mayor o menor agrupamiento de las colonias por el grado de seguridad del sitio de nidificación, en concreto por el acceso de potenciales predadores terrestres. En el caso de la colonia estudiada el agrupamiento es alto, considerando los datos anteriores, y podría estar motivado por su aislamiento respecto a predadores terrestres, salvo una pequeña población de ratas (*Rattus spp.*) presente en la veta. De todas formas hay que tener en cuenta que el agrupamiento está

también mediado por otros factores, como interacciones agresivas inter e intraespecíficas, protección frente a predadores aéreos, etc.

Tanto avocetas como cigüeñuelas presentan un tamaño de puesta de cuatro huevos en la mayoría de los casos, siendo frecuentes también los nidos con tres huevos. Los nidos con menos huevos son poco habituales y en su mayor parte debe tratarse del resultado de predaciones parciales sobre puestas de mayor tamaño. Sin embargo puestas con un huevo son consideradas por algunos autores como puestas completas y tenidas en cuenta para la obtención de tamaños medios de puesta. Para ambas especies se dispone de datos de tamaños de puesta provenientes de varios países europeos (Tabla 20). Una diferencia acusada de nuestros datos respecto a los de otros autores es la inexistencia de puestas mayores de cinco huevos. Son puestas atribuidas normalmente a más de una hembra poniendo en un mismo nido y en nuestro estudio no se registró ni un solo caso. Se han encontrado puestas de este tipo tanto en cigüeñuelas (Casini 1986, Every 1974, Seriot 1989, Tinarelli 1990, Vaucher 1954) como en avocetas (Casini 1986). El número máximo de huevos encontrado en un nido de avoceta ha sido siete (Casini 1986) y en un nido de cigüeñuela nueve (Tinarelli 1990). Se ha de resaltar que no se trata en estos casos de hechos aislados, sino que nidadas con más de cinco huevos aparecen con cierta frecuencia. Por ejemplo, Tinarelli (1990), sobre un total de 984 nidos de cigüeñuela, muestra un 6.9 % de nidos con más de cinco huevos. En una especie próxima como es la avoceta americana (*Recurvirostra americana*) se ha encontrado una relación positiva entre el número de puestas mayores de cinco huevos y la densidad de nidos (Giroux 1985).

Varios de los resultados parecen indicar que avocetas y cigüeñuelas no han sido seleccionadas para evitar el parasitismo de puesta en sus nidos. Observaciones en condiciones naturales muestran la existencia de puestas mixtas, es decir, con huevos de varias especies, siendo incubadas con normalidad tanto por avocetas como por cigüeñuelas. Además, esa idea se vio apoyada por la aceptación de huevos extraños introducidos experimentalmente en nidos de cigüeñuela. La existencia de puestas

Especie	Lugar	Media	DT	n	Período	Fuente
Cigüeñuela	Dombes, Francia	3.53	0.78	13	1953	Vaucher, 1954
	Languedoc- Rosellón, Francia	3.75	0.81	36	1985	Seriot, 1989
		3.91	0.79	45	1986	
	Fuente de Piedra, España	3.51	1.04	47	1967	Studer-Thiersch y Studer-Thiersch, 1968
	Cervia, Italia	3.93	1.29	57	1983-85	Casini, 1986
	Orbetello, Italia	3.20	1.24	57	1975-77	Bologna et al., 1978
Italia	3.78	1.22	984	1983-88	Tinarelli, 1990	
Avoceta		3.64	0.68	97	1980	Goutner, 1985
		3.76	0.64	95	1981	
	Evros, Grecia	3.85	0.43	72	1982	
		3.94	0.30	52	1983	Kallas, 1974 (en Cramp y Simmons, 1977)
	Estonia	3.90	0.30	31	?	
	Cervia, Italia	3.94	1.47	79	1983-85	
	Fuente de Piedra, España	3.50	1.00	28	1967	Studer-Thiersch y Studer-Tiersch, 1968

Tabla 20.- Tamaño medio de puesta de avocetas y cigüeñuelas de acuerdo a diferentes autores. En todos los casos se han considerado también las puesta de menos de tres huevos y las mayores de cinco.

mixtas ya fue observada por González-Kirchner y González-Kirchner (1989) al encontrar tres nidos con tres huevos de cigüeñuela y un cuarto de apariencia y dimensiones diferentes, planteando los autores la hipótesis de parasitismo interespecífico de incubación. Cabe suponer que la existencia de estos casos de parasitismo de puesta (tanto inter como intraespecífico) es esporádica y en cualquier caso de bajo coste para las aves afectadas, lo que ha evitado el desarrollo de mecanismos para detectar y expulsar huevos que no son los propios.

Nuestros resultados muestran una tendencia a que los nidos tardíos tengan un tamaño de puesta menor a los tempranos y centrales. Quizá muchas de estas puestas tardías fuesen puestas de reposición, ya que no se tiene noticia de segundas puestas en estas especies, aunque, debido al bajo número de aves marcadas, dicho extremo no ha podido ser confirmado. Las puestas de reposición en otras especies de aves con puesta única sí que han mostrado tamaños de puesta menores que las puestas originales (Coulson y White 1961, Klomp 1970), aunque existen excepciones (Owen 1960).

El coeficiente de volumen es una función de la forma del huevo (Hoyt 1979). Sin embargo, parece existir tanta variabilidad intraespecífica como interespecífica en dicho coeficiente. Esto apoya la idea de algunos autores de que el volumen del huevo de cualquier ave puede ser estimado a partir de sus dimensiones lineares usando un único valor del coeficiente de volumen. Este valor medio, calculado por Hoyt (1979) y otras fuentes, es de 0.51 y para una serie de 115 especies de aves mostró un error menor al dos por ciento. En nuestro caso, sin embargo, se obtuvo un valor de coeficiente de volumen de 0.48 para avocetas y cigüeñuelas. El volumen, calculado con un coeficiente u otro, muestra una diferencia en torno al seis por ciento, sensiblemente mayor al margen hallado por Hoyt. En cuanto al coeficiente de peso, es una función tanto de la forma como de la densidad del huevo. La variabilidad interespecífica en el coeficiente de peso refleja, por tanto, la variabilidad interespecífica en ambos parámetros. Como consecuencia de ello, la variabilidad interespecífica en el coeficiente de peso es mayor que en el coeficiente de volumen y, probablemente, es más correcto

usar un coeficiente de peso adecuado para cada especie a la hora de calcular el peso de los huevos recién puestos a partir de las dimensiones lineares.

En ambas especies las dimensiones de los huevos no parecen estar muy claramente relacionadas con el tamaño de puesta, la localidad o la fecha. La única diferencia notable es que los huevos de cigüeñuela en el Odiel son más pequeños que los de Isla Mayor, pero encontrar una explicación al respecto es difícil, al no controlarse gran cantidad de factores, como la abundancia de alimento, edad y condición física de las hembras, etcétera, en el momento de formación y puesta de los huevos. En las avocetas de Isla Mayor (1990) la anchura de los huevos aumenta al avanzar la estación reproductora, aunque esto no conlleva una variación significativa del volumen o peso de los mismos, por lo que no creemos que sea reflejo de su valor adaptativo, sino que pueda tener otras causas (anatómicas, por ejemplo). En las cigüeñuelas, sin embargo, no se detectó ninguna relación entre fecha y tamaño de los huevos. Al estudiar el éxito reproductivo de los nidos de avoceta y cigüeñuela se encontró que la tasa diaria de éxito era mucho menor cuando había sólo un huevo en el nido que después, por lo que el primer huevo puesto, además de estar más días expuesto, lo está en momentos de mayor riesgo que el resto de los huevos. Cabría pensar que estas especies pudiesen compensar esta situación invirtiendo menos en el primer huevo, ya que es el de más dudoso éxito, pero se ha visto que no es así, ya que el primer huevo no es significativamente menor (según el volumen) a los demás en ninguna de las dos especies. La única relación encontrada entre volumen del huevo y orden de puesta se refiere a los nidos de cigüeñuela con tres huevos, donde el tercero es menor a los dos primeros. Este hecho podría estar motivado por un stress fisiológico que, quizás, hubiese ya motivado un tamaño de puesta más restringido, pero conviene tomar el resultado con reservas por estar extraído de sólo seis nidos. En la tabla 21 aparecen las medidas (longitud y anchura) de huevos de avoceta y cigüeñuela según varios autores en algunos países europeos. Las medias y rangos que presentan se refieren al total de huevos y no a las medias de cada puesta.

Espece	Lugar	Longitud media (DT)	Rango longitud	Anchura media (DT)	Rango anchura	n	Fuente
Cigüeña.	Italia	44.4 (1.7)	39.3-50.1	31.1 (1.1)	26.3-36.2	806	Tinarelli, 1990
	Fuente de Piedra, España	43.5 (1.8)	?	30.6 (0.8)	?	165	Studer-Thiersch y Studer-Thiersch, 1968
	?	44 (?)	39-48	31 (?)	28-32	100	Schönwetter, 1967 (en Cramp y Simmons, 1977)
Avoceta	Cervia, Italia	50.8 (2.3)	42.0-58.2	35.0 (0.8)	33.0-37.4	80	Casini, 1986
	Estonia	50 (?)	46-56	35 (?)	33-36	330	Kallas, 1974 (en Cramp y Simmons, 1977)
	Fuente de Piedra, España	49.1 (1.9)	?	33.9 (1.0)	?	93	Studer-Tiersch y Studer-Tiersch, 1968

Tabla 21.- Longitud y anchura de huevos de avoceta y cigüeñuela de acuerdo a diferentes autores. Todas las medidas vienen expresadas en milímetros. "n" se refiere a número de huevos (no se especifica a cuantos nidos pertenecen).

Las características más estrechamente relacionadas con el éxito reproductivo tienden a presentar heredabilidades bajas (Falconer 1989) y, por tanto, podría esperarse que tuviesen poca variabilidad respecto a las variaciones ambientales. Preston (1968, 1969) observó que la anchura tendía a ser el parámetro más constante de los huevos en 500 taxones de aves, con coeficientes de variación (CV) de alrededor del tres por ciento. En el caso de avocetas y cigüeñuelas los valores de CVs de la anchura de los huevos (2.46-3.08 %) son similares a los encontrados por Preston para otras aves, siendo menores que los respectivos CVs de las longitudes (Tabla 5). Las variaciones en la anchura de los huevos afectan mucho más al volumen de los mismos que una misma variación de la longitud y será un carácter bajo mayor presión selectiva, teniendo en cuenta que el volumen del huevo es un factor importante para el tamaño del pollo y la probabilidad de supervivencia del volantón (Howe 1976, Slagsvold et al. 1984). Sin embargo, los CVs para el volumen de los huevos tendían a ser relativamente grandes (5.74-8.71 %) y variaban más entre años y localidades que otras características (tabla 5). Quizá la variación en la anchura de los huevos esté más limitada por otros factores propios de la hembra, como el diámetro del oviducto, que por variables externas ambientales o génicas actuando directamente sobre el tamaño del huevo.

La repetibilidad para los parámetros de los huevos de avocetas y cigüeñuelas son de moderados a grandes (0.59-0.79), valores similares a los encontrados para otras aves (Hendricks 1991, Moss y Watson 1982, Ojanen et al. 1979). Desafortunadamente, el componente genético de la variación es inseparable del efecto general del ambiente y, por ello, el valor de la repetibilidad sólo puede ser tratado como una primera indicación de la variación genética, o como un límite superior de la correspondiente (y desconocida) heredabilidad. Por tanto, el hecho de que los valores de repetibilidad aquí registrados sean relativamente altos nos proporciona poca información respecto a la heredabilidad de las dimensiones de los huevos de avocetas y cigüeñuelas. Si, por el contrario, los valores de repetibilidad hubiesen sido bajos, podríamos concluir que la heredabilidad era baja.

Se hace difícil la comparación de los datos sobre éxito reproductivo obtenidos en el presente estudio con los de otros investigadores debido a la disparidad de métodos utilizados. En unos casos se considera el éxito de eclosión y en otros no y, además, en muy pocos casos es usado el método de Mayfield. Para la avoceta, disponemos de los datos de Casini (1986) en Italia, con un éxito de eclosión entre 68 y 87 % para tres años consecutivos, aunque con un número total de nidos muy pequeño (entre 8 y 12 cada año). Mayor fue el número de nidos de avoceta estudiado por Goutner (1985) en Grecia durante dos años (totales de 366 y 517 huevos cada año). El éxito de eclosión fue muchísimo menor (19 y 20 %) y las causas principales de mortalidad de los huevos fueron la predación (por córvidos mayoritariamente), la inundación de los nidos y el pisoteo de la puesta por ganado. Ambos autores usan el método tradicional y consideran el porcentaje de huevos eclosionados respecto al total de huevos. En lo que se refiere a la cigüeñuela, se dispone de pocos datos de éxito de eclosión de otros autores siendo más frecuentemente presentados el número de volantones por pareja reproductora (Tinarelli 1990). No obstante, Seriot (1989) muestra el éxito de eclosión de cigüeñuelas en el sur de Francia, situándolo en un 86.6 % (mucho mayor que el 33.7 % obtenido en este estudio). El método de Mayfield ha sido usado para estimar el éxito reproductivo en varias especies de limícolas (Baines 1990, Berg 1991, Byrkjedal 1987, Gaines y Ryan 1988), pero en pocos casos para estimar el éxito reproductivo de recurviróstridos. Sin embargo, éste es el caso del estudio realizado por Pierce (1986) sobre el éxito reproductivo de las dos especies de cigüeñuelas presentes en Nueva Zelanda. La probabilidad que obtuvo de que un nido sobreviviera hasta que algún huevo eclosionara fue de 0.349 para el *Himantopus h. leucocephalus* (valor muy parecido al obtenido en nuestro estudio para la cigüeñuela europea) y de 0.155 para el *Himantopus novaezealandiae*. La principal causa de fracaso reproductivo fue la predación por mamíferos. Por su parte, Beintema y Müskens (1987) muestran tasas de supervivencia halladas por el método de Mayfield de varias especies de aves en Holanda, incluyendo datos para la avoceta. Separan la tasa de supervivencia diaria durante el período de puesta (0.958, con desviación típica de 0.018) y durante el período de incubación (0.995, con desviación típica de 0.002). Estas tasas de

supervivencia son significativamente mayores que las obtenidas en nuestro estudio, tanto en el período de incubación ($Z=3.72$, $p<0.001$), como en el de puesta ($Z=2.02$, $p<0.05$). Se ha comparado con el global de nuestro período de un huevo y el de puesta, que muestra una tasa de supervivencia diaria de 0.904 con una desviación típica de 0.020).

En los nidos de avoceta y cigüeñuela cuyo éxito de eclosión ha sido aquí estimado, las causas de fracasos reproductivos han sido catalogados en tres grupos: predación, inundación y abandono. También hubo una proporción considerable de nidos cuyo éxito se desconoce. La causa más importante de fracaso fue la predación (Figura 14). No se tiene certeza de la especie concreta de predador que afectó a cada nido, pero por los restos de cáscaras encontrados con los bordes mordidos, las ratas (*Rattus spp.*) aparecieron como los principales causantes de mortalidad. Además, fueron vistas ratas en las vetas adyacentes a las colonias de cría, siendo fácil el acceso para estos animales capaces de atravesar nadando cortos espacios de agua. Otros mamíferos posibles predadores de huevos que habitaban en las zonas de cría eran zorros (*Vulpes vulpes*), perros (*Canis familiaris*) y erizos (*Erinaceus spp.*), pero no se comprobó su predación sobre puestas de recurviróstridos. La predación provocada por aves resultó de menor importancia, según las observaciones. El acoso que ejercen los adultos reproductores sobre los posibles predadores aéreos resulta efectivo, especialmente cuando es ejercido por varias aves al unísono. Los casos observados de predación sobre huevos por aves (milano negro *Milvus migrans* y gaviota sombría *Larus fuscus*) sucedieron sobre nidos solitarios. Otros posibles predadores aéreos presentes fueron milanos reales (*Milvus milvus*) en Isla Mayor y urracas (*Pica pica*) en el Odiel. Mención especial merece en el Odiel un ejemplar de cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*) especializado en la captura de pollos recién nacidos, tanto de recurviróstridos como de otras especies que se hallaban criando en la misma zona (Charrancito *Sterna albifrons* y chorlitejo patinegro *Charadrius alexandrinus*), que provocó el prácticamente total fracaso reproductor de dichas especies en la zona.

La inundación de los nidos es un factor habitual de fracaso reproductivo en estas aves, a menudo el más importante (Goutner 1985, Tinarelli 1990), como ocurrió en Isla Mayor el año 1989 (estos datos se muestran diferenciados de los demás por la baja frecuencia de visitas a los nidos). En nuestro caso, el nivel de agua de las zonas inundadas era controlado artificialmente, aunque afectado también por las condiciones climatológicas. El aumento del nivel en el período de incubación puede producir la inundación de los nidos, con la consiguiente muerte por hipotermia de los embriones. Al estar situados los nidos normalmente muy cerca del agua y a poca altura, aumentos de incluso pocos centímetros pueden afectarles. Para evitar estas pérdidas en zonas manejadas por el hombre sería aconsejable no subir el nivel del agua durante la época de permanencia de los huevos en los nidos, es decir, durante los meses de abril, mayo y junio. Por otra parte, no sólo es importante el mantenimiento del nivel, sino también que éste sea el adecuado para que las aves tengan disponibles aquellas zonas más propicias para la cría.

Dentro del grupo de nidos abandonados, pueden tener cabida varias causas de fracaso reproductor no bien determinadas, ya que en la mayoría de los casos se desconoce la causa del abandono. Bien pudiera ser por interferencias humanas (incluidas las del propio investigador), de predadores o por inundación temporal y no determinada de la puesta. En algunos casos, después de abandonada la puesta, era predada, aunque si se llegó a determinar con claridad su anterior abandono, era ésta la causa de fracaso que se consideró. Las aves son más tendentes a abandonar la puesta en estadíos tempranos, especialmente cuando un solo huevo ha sido depositado en el nido (el 37 % de los nidos abandonados lo fueron en ese momento).

La fecha de puesta ha resultado tener un efecto importante en el éxito reproductivo. En general, los nidos más tempranos en la estación reproductora son los que presentan mayores posibilidades de ser exitosos, mientras que los más tardíos presentan una probabilidad mayor de fracasar. Este efecto se repite al considerar la fecha de puesta relativa dentro de la colonia. Son los nidos más tempranos de cada

colonia los más exitosos y los últimos los menos. Este fenómeno puede verse motivado por la variación en el tiempo del número y tipo de predadores, de la disponibilidad de alimento, de la disponibilidad de sitios adecuados de cría, etcétera. Fue imposible determinar si existían segundas puestas y puestas de reposición y por tanto su posible incidencia en el aumento del fracaso reproductivo a lo largo del tiempo.

Resulta patente tras los resultados obtenidos que la tasa de supervivencia diaria no es constante a lo largo de todo el período en el que los huevos están en el nido. En ambas especies esta tasa es menor en la fase anterior a que la puesta sea completada que después. Y el momento en el que la mortalidad es máxima es el comienzo de la fase de puesta, desde que es depositado el primer huevo hasta que es depositado el segundo. Muy probablemente esto es debido a que si el sitio es fácilmente localizable y accesible para los predadores, lo prederán muy pronto y, de no ser así, la probabilidad de que lo preden un día u otro será muy parecida. También puede influir el hecho de que con solamente un huevo en el nido, los adultos desertan más fácilmente la puesta ante eventuales molestias o contratiempos que en etapas más avanzadas de la reproducción. Esta diferencia de mortalidad entre el período de puesta y el de incubación ha sido ya destacada en otras especies de limícolas, como el avefría (*Vanellus vanellus*), aguja colinegra (*Limosa limosa*), ostrero (*Haematopus ostralegus*) y archibebe común (*Tringa totanus*) (Beintema y Müskens 1987).

Son muchos y variados los factores que influyen en la colonialidad de cría de las aves (Perrins y Birkhead 1983, Wittenberger y Hunt 1985) y uno de los factores cuyo efecto en el éxito reproductivo está bien documentado es el tamaño de las colonias (Hunt et al. 1986). En el caso de las colonias de recurviróstridos aquí estudiadas los resultados no son muy concluyentes. Los nidos de avoceta no presentan un éxito diferente en las colonias de mediano y de gran tamaño. Respecto a los nidos de cigüeñuela, presentan una mortalidad mayor en las colonias grandes que en las medianas, siendo en las colonias pequeñas intermedia entre los valores anteriores y no significativamente distinto a ninguno de los dos. Esto podría indicar que existe un

óptimo de tamaño de colonia donde la mortalidad es menor. Este tamaño óptimo dependerá de cada localidad, la abundancia de cada tipo de predador, la fisionomía del terreno, los niveles de agua existentes, etc.

Respecto a la diferencia de los valores de éxito reproductivo obtenidos mediante el método tradicional y el método de Mayfield, cabe destacar que el primero sobreestima el éxito reproductivo de una manera importante. Las diferencias mostradas en el presente estudio son notables, y deben ser tenidas en cuenta en estudios, por ejemplo, de viabilidad de poblaciones, donde diferencias de esta índole pueden hacer que el cálculo del número de pollos producidos en una población difiera considerablemente de la realidad. Por último, indicar que se hace preciso un mayor conocimiento del éxito reproductivo y las causas de mortalidad de los recurviróstridos durante el período de pollos, en el cual, según algunos indicios (Hill 1988), podría producirse un importante número de fracasos reproductivos.

Tanto la distancia al agua como el agrupamiento de los nidos serán, presumiblemente, dos características importantes que afectarán al éxito reproductivo. Cuanto más cercano esté el nido del agua y más lejos de la tierra firme, más protegido estará de los predadores terrestres y más expuesto a las inundaciones motivadas por un aumento en el nivel del agua. En el caso de la colonia mixta de Isla Mayor (año 1989), los nidos de cigüeñuela se hallaban más protegidos frente a la predación por ratas que habitaban en la veta, al encontrarse más lejos de ésta que los nidos de avoceta. A su vez, a pesar de estar más cerca del agua, las cigüeñuelas presentan mecanismos para defenderse de las inundaciones, siempre que éstas no sean muy repentinas y pronunciadas. Tales mecanismos consisten en construir los nidos más altos cuanto más cerca estén del agua, emplear barro en la construcción o elevar la altura de los nidos a medida que aumenta el nivel del agua (este último fenómeno no fue cuantificado). El agrupamiento de los nidos es un buen medio de protección frente a predadores aéreos, que son hostigados por los miembros de la colonia cuando se acercan a ésta. Cuanto más periférica sea la posición de un nido, más accesible será a estos

predadores. En la colonia estudiada los nidos de avoceta estaban más agrupados y ocupaban posiciones más próximas al centro de densidad que los de cigüeñuela, siendo, por tanto, menos accesibles.

En esta colonia, la distancia al agua de los nidos de avoceta exitosos fue mayor que en los nidos inundados, pero también hay que tener en cuenta que su distancia a la veta fue mayor que en los nidos predados. Ello indicaría que la situación idónea en la colonia va a depender de varios factores, dos de los cuales se han identificado. Cada ubicación dentro de la colonia presentaría unas ventajas y unos inconvenientes (por ejemplo, más cerca del agua más riesgo de inundación, más cerca de tierra firme más riesgo de predación) y unos nidos u otros tendrán más éxito dependiendo del factor de fracaso reproductivo que esté incidiendo con más fuerza en cada caso concreto. Para el hecho de que los nidos de avoceta predados tuviesen una altura mayor que los exitosos no hemos acertado a encontrar una explicación. En las cigüeñuelas no han aparecido diferencias entre nidos exitosos y no exitosos, pero estos resultados han de ser evaluados con precaución, debido a que los tamaños de muestra son muy pequeños.

Capítulo 4. INVERSION PARENTAL.



4.1. INTRODUCCION.

Trivers (1972) definió la inversión parental como cualquier inversión por parte de un progenitor en un individuo de su descendencia de forma que aumente la probabilidad de supervivencia del mismo con un coste en la capacidad del progenitor para invertir en otros descendientes. Sugirió que la diferente inversión de cada sexo en su descendencia estaba condicionada por la diferente contribución gamética inicial de los sexos. Por ejemplo, él propuso que en una especie monógama se esperaría que cada sexo contribuyera con una inversión parental parecida, con una tendencia de las hembras a invertir más debido al mayor coste energético de la producción de su gameto (el huevo).

La mayoría de las especies de aves son monógamas y este sistema de cría está asociado con la participación de ambos sexos en el cuidado parental (Silver et al. 1985). Algunos estudios han mostrado que el cuidado parental es similar para ambos sexos (Grundel 1987, Nol 1986, Purdy y Miller 1988), mientras que otros demuestran que los machos contribuyen más (Burger 1980, Dulude et al. 1987). Además, es evidente que en muchas especies se da una especialización de cada sexo en un tipo de actividad (Jönsson y Alerstam 1990). Dado que los gametos de las hembras son energéticamente más costosos, incluso si los machos contribuyen más al cuidado parental que las hembras, la inversión parental de las hembras puede ser igual o mayor a la de los machos. Otro factor a tener en cuenta es que si bien la hembra invierte en la descendencia (huevos y pollos), el macho tiene que invertir también en asegurar que la hembra no es inseminada por ningún otro macho (Burger 1981).

Varios autores han estudiado el comportamiento reproductivo de los

recurviróstridos, tanto en las especies norteamericanas (*Recurvirostra americana*, *Himantopus h. mexicanus*) como en las europeas (*Recurvirostra avosetta*, *Himantopus h. himantopus*). Para la avoceta europea podemos destacar los trabajos de Makkink (1936) y Olney (1970) y para la cigüeñuela europea los de Goriup (1982). En cuanto a las especies norteamericanas, ambas han sido estudiadas desde el punto de vista comportamental por Hamilton (1975) y Sordalh (1980 a, 1986). A pesar de estos trabajos, algunas de las pautas de comportamiento no han sido descritas con suficiente precisión, especialmente para las especies europeas, a las que en ocasiones se les atribuye el mismo comportamiento que a las especies americanas, sin que exista comprobación al respecto. En algunos aspectos nuestras observaciones disienten o amplían los conocimientos que hasta ahora se tenían del comportamiento reproductivo de las dos especies de recurviróstridos europeas. Sólo estos aspectos explicaremos a continuación, remitiéndonos a los autores antes citados para las demás actividades aquí no detalladas. Se tratará la construcción del nido y las interacciones agresivas intraespecíficas en grupo. Las cópulas serán tratadas en el capítulo referente al sistema de emparejamiento (capítulo 5). Otro objetivo de este estudio es documentar el tiempo dedicado a distintas actividades por machos y hembras de cigüeñuela durante la reproducción. El hecho de que ni en la cigüeñuela ni en otras especies de recurviróstridos los adultos reproductores ceben a los pollos o a la pareja (Hamilton 1975, James 1991, observación personal) hace de estas especies sujetos adecuados para comparar la inversión parental de cada sexo.

4.2. METODOS.

El estudio se llevó a cabo en Isla Mayor (Marismas del Guadalquivir, Sevilla) en el año 1990 y en las Marismas del Odiel (Huelva) el año 1991. En ambas localidades las observaciones fueron realizadas desde el interior de casetas de madera situadas al efecto en las proximidades de las colonias de cría. Las casetas se situaron a cierta altura sobre los nidos para aumentar la visibilidad, lo que se consiguió

elevándola sobre andamios metálicos en Isla Mayor y aprovechando una elevación del terreno en el Odiel. El observador no era visible para las aves, que desarrollaban sus actividades de una manera normal, no influenciadas por su presencia. Todas las observaciones fueron efectuadas durante el período diurno y los instrumentos ópticos utilizados consistieron en un telescopio (zoom, 15-45x) y unos prismáticos (8x30). Para la determinación de actividades se controlaron casi exclusivamente individuos de cigüeñuela.

Se han utilizado dos métodos de muestreo del comportamiento: el focal o continuo y el instantáneo o a intervalos (Altmann 1974). Cada tipo de método proporciona una información distinta y es adecuado para obtener un determinado tipo de datos. En general, con el método focal se pueden registrar correctamente tanto estados como sucesos, mientras que el instantáneo es más adecuado para estados (Altmann 1974). Por ejemplo, se requiere la observación continua para estudios donde son importantes las comparaciones de frecuencias de aparición de un comportamiento determinado o la duración del comportamiento. Es más aconsejable el método de observación continua que a intervalos cuando las categorías comportamentales utilizadas tienen una duración media menor del doble de la longitud del intervalo considerado o su frecuencia es muy baja (Tacha et al. 1985).

Se han separado los registros de actividades según fuesen realizados en el nido y sus proximidades o fuera de él. En el primer caso lo que se controla es una zona y las actividades de las aves que allí se hallan. Lo más adecuado en este caso es utilizar el método de muestreo instantáneo, ya que un punto concreto es fácil de localizar en cualquier momento que se desee. Sin embargo, para controlar la actividad de individuos alejados del nido, ese método es inviable: muchos de los individuos no habían sido marcados y eran muy difíciles de reconocer si estaban alejados de sus nidos y, además, era costoso localizarlos en un momento preciso. Por este motivo, para registrar la actividad de las cigüeñuelas fuera de los nidos se utilizó el método de muestreo focal.

Para el registro de actividades fuera de los nidos se realizaron observaciones focales de diez minutos de duración en la mayoría de los casos y siempre de más de tres minutos. Los individuos, siempre que no estuvieran incubando, eran elegidos al azar y a cualquier hora del día. De cada ave se determinaba su identidad (por el patrón de manchas de cabeza y cuello en el caso de las cigüeñuelas, por portar anillas o por su asociación a un nido o a su pareja), sexo y período reproductor en el que se encontraba (prepuesta, puesta, incubación o con pollos). Se registraba en una grabadora el tiempo que ese individuo dedicaba a cada una de las actividades consideradas y posteriormente se hallaba el porcentaje de tiempo de cada actividad respecto al tiempo total que ese individuo había sido controlado. Todas las actividades fueron reducidas a nueve categorías de comportamiento: (1) alimentación (consiste normalmente en la captura de presas mientras el ave se va desplazando); (2) descanso (tanto dormidas como simplemente quietas); (3) mantenimiento (incluye acicalarse el plumaje, arrascarse y bañarse); (4) locomoción (volar, correr y andar, sin una finalidad conocida); (5) alerta (postura de cuello estirado, movimientos verticales de cabeza y cuello, observación de predadores lejanos); (6) agresiones (participación en interacciones agresivas tanto inter como intraespecíficas); (7) cópulas (incluyendo los prolegómenos a la misma); (8) construcción del nido (incluye la acomodación del terreno y la recogida y colocación de material); y (9) cubrimiento de los pollos (bajo el cuerpo o bajo las alas, en postura tumbada o apoyada sobre los tarsos protegiéndolos de las inclemencias meteorológicas). También se determinó el número de cópulas y de acciones agresivas (ante individuos de la misma especie, ante predadores y ante otras especies) para cada individuo durante el tiempo de observación. Hay que añadir que los individuos controlados fuera de los nidos se encontraban en la zona de la colonia de cría, ya que en cada localidad todos los controles se realizaban desde un único punto de observación.

Para el registro de actividades en los nidos, se empleó el método de muestreo instantáneo. La recogida de datos consistió en observaciones momentáneas cada quince minutos de los nidos bajo control. Se determinaba qué individuo(s) (macho, hembra

o ambos) se encontraba en ese momento en el nido o a menos de cuatro metros del mismo y la actividad que desarrollaba. Se determinaron cinco períodos reproductivos: puesta, incubación temprana, incubación central, incubación tardía y período con algún huevo ya eclosionado. Las observaciones se realizaron solamente durante el día, desde las seis de la mañana hasta las siete de la tarde (hora solar). Todas las actividades se agruparon en cinco categorías: (1) ausente; (2) incubación; (3) vigilancia; (4) construcción del nido; y (5) presencia sin dedicación al nido. La categoría (5) incluye actividades como alimentarse, dormir, arreglarse el plumaje, etc. Se ha separado de la categoría ausente porque el estar en la cercanía del nido supone ya cierta atención a él. Las categorías (3) y (4) suponen que el ave está en las proximidades del nido aunque no incubando. Para el análisis de estos datos se ha empleado el porcentaje de observaciones que cada individuo dedicaba a cada categoría de comportamiento respecto al total de observaciones de dicho individuo.

Se hicieron pocas observaciones de avocetas, debido principalmente a la dificultad para reconocer individuos y para identificar su sexo. Para conocer las actividades realizadas por cada sexo se procedió a observar a los individuos a partir del momento en el que eran partícipes en una cópula, siendo así posible identificar su sexo por el papel ejercido en la misma. La observación era continuada, sin perder de vista al individuo para no confundirlo con otros, y todo el tiempo posible, hasta que el ave desaparecía del campo visual. El tiempo mínimo que se consideró fue de tres minutos por individuo. Todas las observaciones de este tipo fueron realizadas en el período de prepuesta. Puesto que las actividades que siguen a una cópula podrían estar condicionadas por la misma, se utilizó también este método con individuos de cigüeñuela, para que fuera posible la comparación entre las dos especies de recurviróstridos.

Los test estadísticos utilizados para comparar los patrones de actividad (entre sexos, entre períodos, etc.) han sido tests no paramétricos. Estos tests son: la prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon cuando se comparan dos muestras

relacionadas, la prueba U de Mann-Whitney cuando se comparan dos muestras independientes (prueba de dos colas) y el análisis de varianza de una clasificación por rangos de Kruskal-Wallis cuando se trata de comparar entre sí más de dos muestras independientes (Siegel 1970). En todos los análisis se consideran significativos los valores probabilísticos menores a 0.05.

4.3. RESULTADOS.

4.3.1. ACTIVIDADES DESARROLLADAS EN EL NIDO O SUS PROXIMIDADES.

Se tuvieron bajo control 13 nidos de cigüeñuela en Isla Mayor y 14 nidos en las Marismas del Odiel. En esta segunda localidad las observaciones comenzaron cuando ya todos los nidos se hallaban en el período de incubación. Los machos y las hembras comparten casi todas las tareas relacionadas con el cuidado parental, aunque, como veremos más adelante, no siempre con la misma dedicación, pudiendo variar ésta dependiendo del período que se considere. Se siguió como criterio para incluir una pareja en el análisis de los datos que el número mínimo de observaciones por nido en cada período fuese de 20, lo que, al efectuarse cada cuarto de hora, corresponde a cinco horas de observación (se refiere tanto a períodos del ciclo reproductivo como a períodos horarios).

Período de puesta. Comprende desde que es puesto el primer huevo hasta que se completa la puesta. Sólo se dispone de datos para los nidos de Isla Mayor. En la tabla 22 aparece expresado el porcentaje de tiempo que dedica a cada actividad cada uno de los sexos, así como la comparación entre ambos sexos mediante la prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon. El resultado más destacado es que la hembra incuba menos y está mucho más tiempo ausente del nido que el macho en este período. Otras diferencias importantes son que el macho dedica más tiempo a la vigilancia y a permanecer cerca del nido sin atenderlo.

Actividad	Machos (n=11)	Hembras (n=11)	Z	Significación
Incubación	40.3 ± 5.6	14.3 ± 8.1	-2.9	p=0.0033
Construcción del nido	7.1 ± 6.7	2.5 ± 3.6	-1.7	N.S.
Vigilancia	2.1 ± 2.4	0.8 ± 1.5	-2.0	p=0.043
Presencia sin dedicación al nido	10.5 ± 4.8	6.6 ± 4.2	-2.2	p=0.028
Ausencia	40.0 ± 9.1	75.7 ± 9.2	-2.9	p=0.0033

Tabla 22.- Porcentaje de tiempo (media ± desviación típica) dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela durante el período de puesta en la colonia de Isla Mayor. Comparación entre sexos para cada una de las actividades (prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon).

Actividad	Machos (n=13)	Hembras (n=13)	Z	Significación
Incubación	45.0 ± 12.9	39.7 ± 10.2	-1.3	N.S.
Construcción del nido	2.5 ± 3.0	2.1 ± 3.5	-0.7	N.S.
Vigilancia	0.4 ± 0.6	0.1 ± 0.3	-1.3	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	1.7 ± 1.2	1.5 ± 1.6	-1.1	N.S.
Ausencia	50.5 ± 13.3	56.6 ± 9.3	-1.3	N.S.

Tabla 23.- Porcentaje de tiempo (media ± desviación típica) dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela durante el período de incubación temprana en la colonia de Isla Mayor. Comparación entre sexos para cada una de las actividades (prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon).

Período de incubación temprana. Dura una semana a partir del día en que se completa la puesta. Como en el período anterior, sólo se tienen datos de los nidos de Isla Mayor. No se han encontrado diferencias significativas entre machos y hembras para ninguna de las categorías de comportamiento consideradas (Tabla 23).

Período de incubación central. Comprende desde el séptimo día a partir del final de la puesta hasta el décimocuarto. Se dispone de datos para las dos colonias (así como en los dos períodos siguientes). Los resultados aparecen en la tabla 24. En el Odiel no existe ninguna diferencia significativa entre los sexos en el tiempo dedicado a cada una de las categorías de comportamiento. En Isla Mayor la única diferencia significativa es que los machos dedican más tiempo a vigilar en las proximidades del nido que las hembras, aunque el tiempo que dedican a esta actividad es prácticamente insignificante (menos del 0.5 %).

Período de incubación tardía. Comprende desde el decimocuarto día a partir del final de la puesta hasta que algún huevo eclosiona (duración aproximada de una semana, ver sección 3.3.2). Al igual que en el período anterior, en el Odiel no existe ninguna diferencia significativa entre los sexos en el tiempo dedicado a cada una de las categorías de comportamiento. En Isla Mayor los machos están más tiempo ausentes del nido o sus cercanías que las hembras, pero no existen diferencias significativas para el resto de actividades (tabla 25).

Período con algún huevo eclosionado. Es el período de tiempo desde que el primer huevo de la puesta eclosiona hasta que los pollos abandonan el nido. En este período no se ha detectado ninguna diferencia significativa entre machos y hembras de cigüeñuela para ninguna de las actividades consideradas (tabla 26).

Comparación entre períodos. En primer lugar se trató de averiguar si el tiempo dedicado a cada categoría de comportamiento variaba dependiendo de los distintos períodos reproductivos establecidos. Para ello se aplicó el análisis de varianza de una

I S L A M A Y O R

Actividad	Machos (n=13)	Hembras (n=13)	Z	Significación
Incubación	44.1 ± 6.3	44.2 ± 6.4	-0.04	N.S.
Construcción del nido	2.1 ± 2.4	1.8 ± 2.2	-0.7	N.S.
Vigilancia	0.4 ± 0.5	0.1 ± 0.2	-2.0	p=0.043
Presencia sin dedicación al nido	0.8 ± 0.6	0.8 ± 1.0	0	N.S.
Ausencia	52.6 ± 6.2	53.2 ± 7.1	-0.1	N.S.

O D I E L

Actividad	Machos (n=8)	Hembras (n=8)	Z	Significación
Incubación	42.3 ± 10.0	48.4 ± 7.7	-1.0	N.S.
Construcción del nido	0	0.1 ± 0.4	-1.0	N.S.
Vigilancia	0	0.1 ± 0.4	-1.0	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	0.2 ± 0.6	0.2 ± 0.7	-0.4	N.S.
Ausencia	57.5 ± 9.9	51.0 ± 7.8	-1.0	N.S.

Tabla 24.- Porcentaje de tiempo (media ± desviación típica) dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela durante el período de incubación central en las colonias de Isla Mayor y el Odiel. Comparación entre sexos para cada una de las actividades (prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon).

I S L A M A Y O R

Actividad	Machos (n=13)	Hembras (n=13)	Z	Significación
Incubación	39.1 ± 12.2	47.6 ± 11.2	-1.8	N.S.
Construcción del nido	1.0 ± 1.6	1.4 ± 1.8	-1.0	N.S.
Vigilancia	0.6 ± 1.2	0.3 ± 0.6	-0.8	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	1.1 ± 1.4	0.8 ± 1.0	-0.4	N.S.
Ausencia	58.1 ± 12.7	49.3 ± 10.5	-2.1	p=0.039

O D I E L

Actividad	Machos (n=14)	Hembras (n=14)	Z	Significación
Incubación	48.9 ± 9.8	45.3 ± 10.5	-0.5	N.S.
Construcción del nido	0.2 ± 0.6	0.2 ± 0.5	0	N.S.
Vigilancia	0	0.1 ± 0.3	-1.0	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	0	0.2 ± 0.6	-1.3	N.S.
Ausencia	50.9 ± 9.8	54.2 ± 10.3	-0.5	N.S.

Tabla 25.- Porcentaje de tiempo (media ± desviación típica) dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela durante el período de incubación tardía en las colonias de Isla Mayor y el Odiel. Comparación entre sexos para cada una de las actividades (prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon).

I S L A M A Y O R

Actividad	Machos (n=5)	Hembras (n=5)	Z	Significación
Incubación	26.0 ± 20.4	35.7 ± 22.9	-1.2	N.S.
Construcción del nido	0	2.5 ± 5.6	-1.0	N.S.
Vigilancia	0	1.5 ± 3.3	-1.0	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	3.2 ± 5.4	2.5 ± 5.6	-1.0	N.S.
Ausencia	70.7 ± 23.6	57.8 ± 30.9	-1.5	N.S.

O D I E L

Actividad	Machos (n=5)	Hembras (n=5)	Z	Significación
Incubación	43.1 ± 10.5	45.0 ± 14.8	-0.1	N.S.
Construcción del nido	0	0	0	-
Vigilancia	0	0.7 ± 1.6	-1.0	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	1.9 ± 3.2	1.4 ± 3.2	-1.3	N.S.
Ausencia	55.1 ± 12.5	52.8 ± 14.3	-0.1	N.S.

Tabla 26.- Porcentaje de tiempo (media ± desviación típica) dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela durante el período con algún huevo eclosionado en las colonias de Isla Mayor y el Odiel. Comparación entre sexos para cada una de las actividades (prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon).

clasificación por rangos de Kruskal-Wallis para cada sexo en cada colonia, comparando los cinco períodos en Isla Mayor y sólo los tres de los que se dispone de datos en el Odiel. El resultado (Tabla 27) muestra que en Isla Mayor existen diferencias entre períodos para todas las actividades en el caso de los machos y para el tiempo de incubación, ausencia y presencia sin dedicación al nido en el caso de las hembras. En el Odiel, sin embargo, y muy probablemente debido a la ausencia de datos en los dos primeros períodos, las hembras no muestran variación entre períodos para ninguna actividad y los machos solamente para el tiempo que se hallan en las proximidades del nido sin dedicarse a él.

Para conocer más concretamente las diferencias existentes entre períodos se procedió a compararlos dos a dos para aquellas actividades en las que se detectó una diferencia general. En el Odiel los machos estuvieron más tiempo en las proximidades del nido sin prestarle dedicación durante el período con algún huevo eclosionado que durante la incubación tardía (prueba U de Mann-Whitney, $U=21$, $n_1=14$, $n_2=5$, $p=0.015$). En Isla Mayor, los resultados de comparar los períodos dos a dos aparecen reflejados en la tabla 28. Para las hembras las diferencias estriban en el período de puesta. Están más tiempo ausentes del nido durante ese período que en los períodos de incubación y menos tiempo incubando que en todos los demás períodos. También durante la puesta el tiempo que están cerca del nido sin invertir en él es mayor que en todos los demás períodos. Con respecto a los machos, a medida que pasa el tiempo están menos en el nido o sus inmediaciones (en el estado de puesta están más que en el período de incubación central y los períodos posteriores, y en la incubación temprana más que en la tardía o que en el período con algún pollo) y pasan a incubar menos en los últimos períodos respecto a los iniciales de la incubación (en el período con pollos menos que en la incubación temprana y central y en la incubación tardía menos que en la temprana). El tiempo empleado por los machos en relación con la construcción del nido es mayor durante la puesta que en cualquier período posterior y en la incubación temprana y central mayor que en el período con algún pollo. El tiempo dedicado a la vigilancia es mayor en el período de puesta que en el resto (salvo

Colonia	Actividad	Sexo	H	Significación
ISLA MAYOR	Incubación	Machos	9.84	p=0.043
		Hembras	27.21	p<0.0001
	Construcción del nido	Machos	15.54	p=0.0037
		Hembras	1.37	N.S.
	Vigilancia	Machos	10.96	p=0.027
		Hembras	3.95	N.S.
	Presencia sin dedicación al nido	Machos	23.98	p=0.0001
		Hembras	22.92	p=0.0001
	Ausencia	Machos	21.58	p=0.0002
		Hembras	24.97	p=0.0001
ODIEL	Incubación	Machos	2.00	N.S.
		Hembras	0.49	N.S.
	Construcción del nido	Machos	0.93	N.S.
		Hembras	0.77	N.S.
	Vigilancia	Machos	-	-
		Hembras	0.74	N.S.
	Presencia sin dedicación al nido	Machos	6.16	p=0.046
		Hembras	0.26	N.S.
	Ausencia	Machos	1.63	N.S.
		Hembras	0.25	N.S.

g. de libertad=4
n₁=11
n₂=13
n₃=13
n₄=13
n₅=5

g. de libertad=2
n₁=8
n₂=14
n₃=5

Tabla 27.- Comparación entre períodos (prueba de Kruskal-Wallis) para cada una de las actividades realizadas en las colonias de Isla Mayor y el Odiel por machos y hembras de cigüeñuela en sus nidos.

Períodos comparados		Incubación		Constr. del nido	Vigil.	Presencia sin dedicación al nido		Ausencia	
		M	H	M	M	M	H	M	H
puesta vs inc. temprana	U	38	0	106.5	108.5	135	130.5	43	139
	p	N.S.	<0.0001	0.040	0.022	0.0002	0.0006	N.S.	0.0001
puesta vs inc. central	U	46	0	109.5	108.5	142.5	139	14	143
	p	N.S.	<0.0001	0.027	0.026	<0.0001	0.0001	0.0009	<0.0001
puesta vs inc. tardía	U	69	0	122	103	138.5	139	8	143
	p	N.S.	<0.0001	0.0026	N.S.	0.0001	0.0001	0.0002	<0.0001
puesta vs algún pollo	U	38	10	52.5	47.5	45	46	2.5	37
	p	N.S.	0.047	0.0036	0.015	0.047	0.035	0.0046	N.S.
inc. temprana vs inc. central	U	108	49	89	75	127.5	106	52.5	110.5
	p	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	0.026	N.S.	N.S.	N.S.
inc. temprana vs inc. tardía	U	124	47	104	80.5	106	105	40	122.5
	p	0.043	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	0.023	N.S.
inc. temprana vs algún pollo	U	55	40	50	42.5	34.5	44	10	27
	p	0.027	N.S.	0.0496	N.S.	N.S.	N.S.	0.027	N.S.
inc. central vs inc. tardía	U	103	72.5	106	88.5	85.5	82.5	60	98
	p	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
inc. central vs algún pollo	U	53.5	39	52.5	47.5	34.5	38	16	25
	p	0.038	N.S.	0.030	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
inc. tardía vs algún pollo	U	47	41	45	42.5	31	38	27	24
	p	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

Tabla 28.- Comparación entre períodos, tomados de dos en dos, de las actividades desarrolladas por machos y hembras de cigüeñuela en la colonia de Isla Mayor. Sólo se han indicado aquellas actividades en las que existía diferencia significativa entre períodos tomados conjuntamente. Puesta, n=11; incubación temprana, n=13; incubación central, n=13; incubación tardía, n=13; algún huevo eclosionado, n=5. (M=machos; H=hembras; U=valor de la prueba de Mann-Whitney; p=probabilidad de significación de la prueba U de Mann-Whitney).

la incubación tardía, aunque la diferencia entre ambos períodos roza la significación: $U=113$, $n_1=11$, $n_2=13$, $p=0.051$). Respecto al tiempo que los machos se encuentran cerca del nido sin dedicarse a él, es mayor durante la puesta que en cualquier período posterior y en la incubación temprana mayor que en la central.

Comparación entre colonias. Las dos colonias fueron comparadas en los períodos de incubación central, tardía y de eclosión. Los resultados más destacados son que en ninguno de los períodos existen diferencias en el tiempo que las aves incuban ni en el que están ausentes del nido (ni en machos ni en hembras), y que en el último período, con algún huevo eclosionado, no existen diferencias significativas para ninguna actividad en ningún sexo (Tabla 29). Por lo demás, los machos de cigüeñuela en Isla Mayor están más tiempo cerca del nido, sin incubar (tanto vigilando, como recogiendo material para el nido, como inmersos en otras actividades), que en el Odiel durante la incubación central y tardía. Las hembras dedican más tiempo a la construcción del nido durante la incubación central en Isla Mayor que en el Odiel. En el resto de categorías de comportamiento no existen diferencias significativas.

Influencia de la hora del día. El período de observación diurna, de seis de la mañana a siete de la tarde (hora solar), fue dividido en cinco subperíodos que llamaremos: 1 (de 6:00 a 9:00), 2 (de 9:01 a 11:30), 3 (de 11:31 a 14:00), 4 (de 14:01 a 16:30) y 5 (de 16:31 a 19:00). En las figuras 16 (Isla Mayor) y 17 (Odiel) se encuentran representados los porcentajes medios de tiempo que dedican a cada actividad machos y hembras en cada uno de los períodos horarios. El período 4 en el Odiel no se considera por insuficiencia de datos. En Isla Mayor no existen diferencias significativas entre períodos horarios para ninguna actividad, ni en machos ni en hembras, mientras que en el Odiel, sí existen diferencias en el tiempo que los machos se hallan ausentes del nido y en el tiempo que tanto machos como hembras se encuentran incubando (Tabla 30). Se compararon por parejas los períodos horarios en el Odiel para aquellas actividades en las que se habían detectado diferencias significativas (Tabla 31) y se encontró que los machos estaban menos tiempo ausentes

Actividad	Sexo	Incubación central (n ₁ =13, n ₂ =8)		Incubación tardía (n ₁ =13, n ₂ =14)		Período con algún huevo eclosionado (n ₁ =5, n ₂ =5)	
		U	Signific.	U	Signific.	U	Signific.
Incubación	Machos	61	N.S.	53	N.S.	7	N.S.
	Hembras	35	N.S.	94.5	N.S.	9	N.S.
Construcción del nido	Machos	84	p=0.008	121	p=0.046	-	-
	Hembras	83	p=0.015	123.5	N.S.	15	N.S.
Vigilancia	Machos	76	p=0.029	119	p=0.028	-	-
	Hembras	49	N.S.	105	N.S.	13	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	Machos	81.5	p=0.023	140	p=0.002	13.5	N.S.
	Hembras	69.5	N.S.	122.5	N.S.	13	N.S.
Ausencia	Machos	37	N.S.	120.5	N.S.	15.5	N.S.
	Hembras	64	N.S.	73.5	N.S.	15	N.S.

Tabla 29.- Comparación entre las colonias de Isla Mayor y el Odiel, mediante la prueba U de Mann-Whitney, del tiempo dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela para cada uno de los períodos de los que se dispone de datos en ambas colonias: incubación central, incubación tardía y período con algún huevo eclosionado.

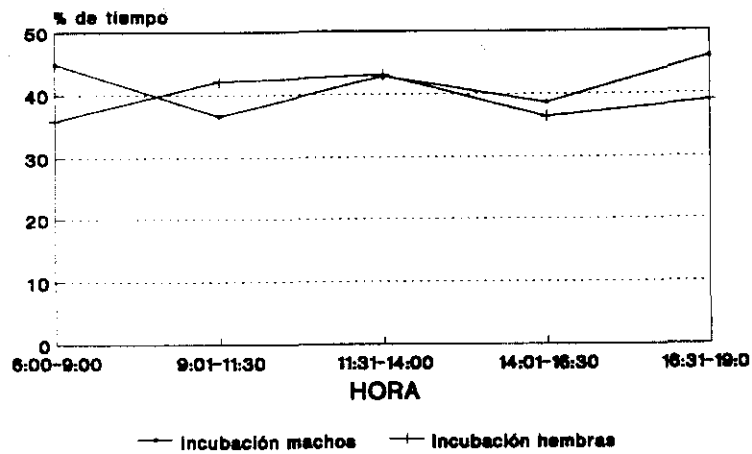
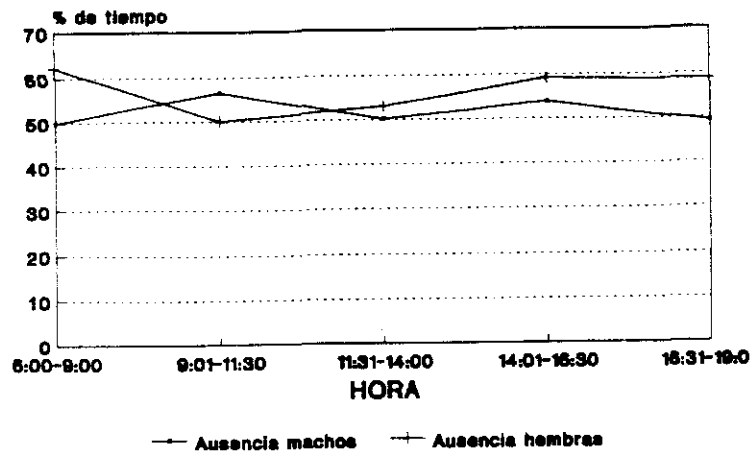


Figura 16.- Porcentaje de tiempo dedicado a cada una de las actividades en el nido (incubación, construcción del nido, vigilancia, presencia sin dedicación al nido y ausencia) por machos y hembras de cigüeñuela en cada uno de los períodos horarios en la colonia de Isla Mayor. No se realiza comparación entre sexos al no existir diferencias significativas entre períodos horarios ni para machos ni para hembras (tabla 9).

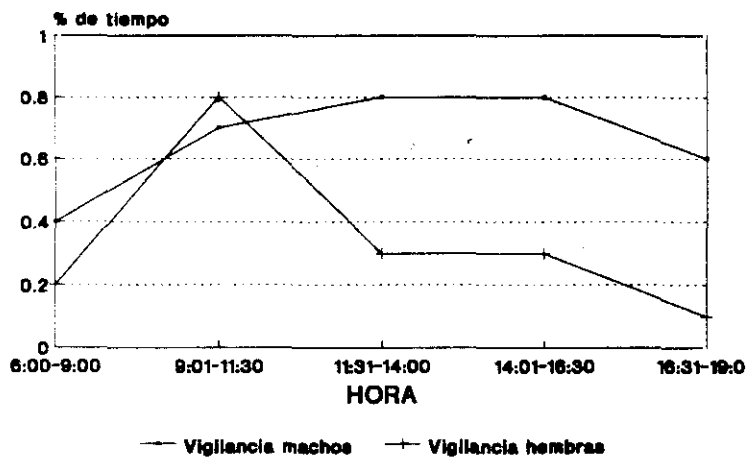
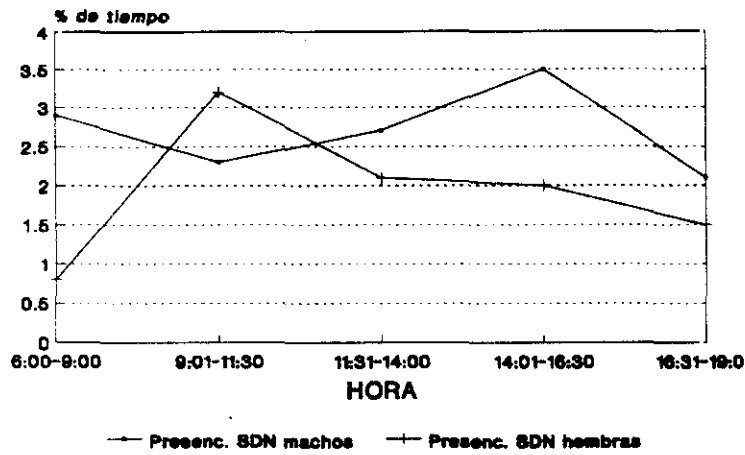
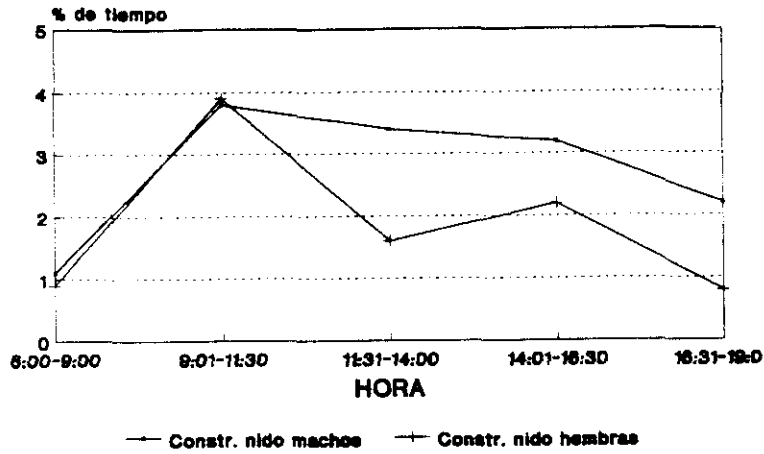


Figura 16 (continuación).

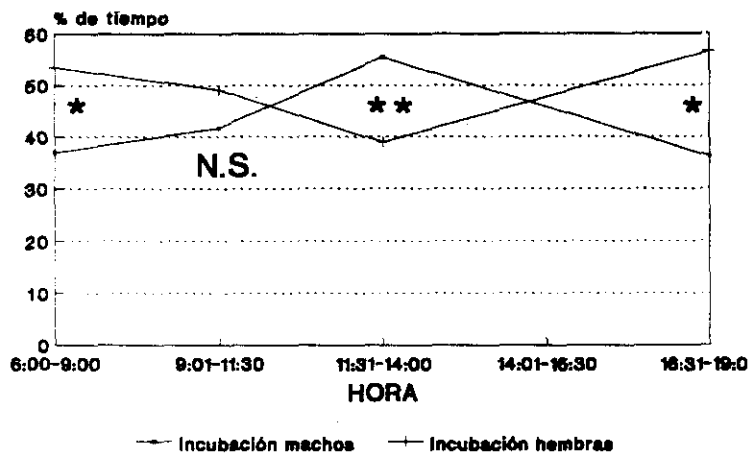
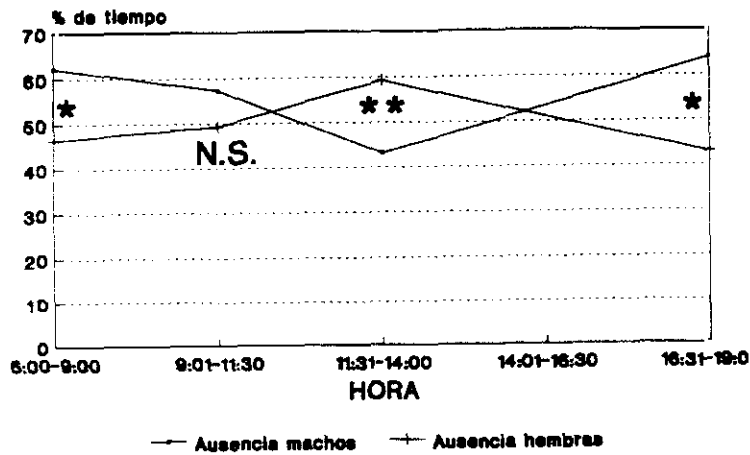


Figura 17.- Porcentaje de tiempo dedicado a cada una de las actividades en el nido (incubación, construcción del nido, vigilancia, presencia sin dedicación al nido y ausencia) por machos y hembras de cigüeñuela en cada uno de los períodos horarios en la colonia del Odiel. El período horario de 14:01 a 16:30 no se considera por insuficiencia de datos. Se expresa también el resultado de comparar entre sexos el porcentaje de tiempo dedicado a cada actividad. Prueba U de Mann-Whitney; N.S.(no significativa), *($p < 0.05$), **($p < 0.01$). Los tamaños de muestra son, para cada período horario y por orden: $n_1 = n_2 = 8$, $n_3 = n_4 = 13$, $n_5 = n_6 = 13$, $n_7 = n_8 = 11$.

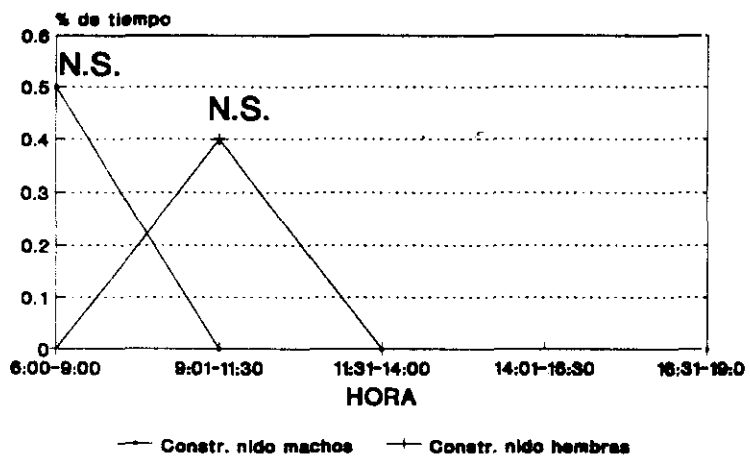
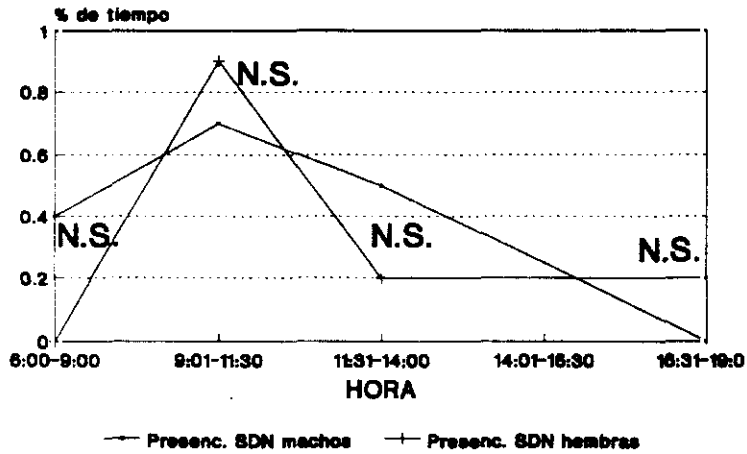
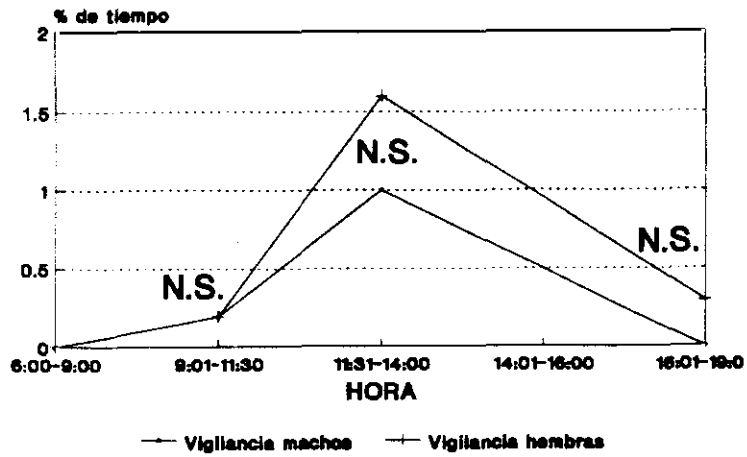


Figura 17 (continuación).

Actividad	I S L A M A Y O R				O D I E L			
	grados de libertad=4 $n_1=n_2=n_3=n_4=n_5=13$				grados de libertad=3 $n_1=8, n_2=n_3=13, n_4=11$			
	Machos		Hembras		Machos		Hembras	
H	Sign.	H	Sign.	H	Signif.	H	Signif.	
Incubación	6.86	N.S.	4.51	N.S.	9.16	$p=0.027$	9.40	$p=0.024$
Construcción del nido	6.04	N.S.	8.35	N.S.	4.63	N.S.	2.46	N.S.
Vigilancia	2.21	N.S.	8.29	N.S.	1.50	N.S.	0.71	N.S.
Presencia sin dedicación al nido	2.60	N.S.	7.09	N.S.	1.75	N.S.	1.61	N.S.
Ausencia	2.99	N.S.	7.00	N.S.	11.54	$p=0.0091$	7.55	N.S.

Tabla 30.- Comparación entre los períodos horarios (prueba de Kruskal-Wallis) del tiempo dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela en las colonias de Isla Mayor y el Odiel. En la colonia del Odiel no se ha considerado el período 4 (de 14:00 a 16:30, hora solar) por carecer de datos suficientes.

Períodos horarios comparados	Incubación				Ausencia	
	Machos		Hembras		Machos	
	U	Signific.	U	Signific.	U	Signific.
1 - 2	39.5	N.S.	64.5	N.S.	68	N.S.
1 - 3	19	p=0.017	81	p=0.036	87	p=0.011
1 - 5	52	N.S.	39	N.S.	34	N.S.
2 - 3	47	N.S.	117.5	N.S.	125	p=0.038
2 - 5	90	N.S.	45.5	N.S.	49	N.S.
3 - 5	113.5	p=0.015	25	p=0.0070	23	p=0.0049

Tabla 31.- Comparación entre períodos horarios, tomados de dos en dos, de las actividades desarrolladas por machos y hembras de cigüeñuela en la colonia del Odiel. Sólo se han indicado aquellas actividades en las que existían diferencias significativas entre períodos horarios tomados conjuntamente. Período 1 (n=8), de 6:00 a 9:00 h.s.; período 2 (n=13), de 9:00 a 11:30 h.s.; período 3 (n=13), de 11:30 a 14:00 h.s.; período 5 (n=11), de 16:30 a 19:00 h.s. U es el valor de la prueba de Mann-Whitney.

del nido durante el mediodía (período 3) que en cualquier otro período. Respecto a la incubación, los machos incuban más al mediodía que en los períodos 1 y 5, siendo al contrario en las hembras, que incuban más en los períodos 1 y 5 que en el 3. Estos resultados concuerdan perfectamente con los obtenidos al comparar entre sí los sexos en el Odiel (Figura 17): las hembras incuban más que los machos y están menos tiempo ausentes del nido que éstos en los períodos 1 y 5, mientras que incuban menos y están más tiempo ausentes que los machos en el período 3.

4.3.2. ACTIVIDADES DESARROLLADAS FUERA DEL NIDO.

En el apartado de métodos se detalló cuales eran estas actividades. Podemos ver en la figura 18 el porcentaje de tiempo dedicado a cada una de las actividades por machos y hembras de cigüeñuela en los cuatro períodos reproductivos considerados: prepuesta, puesta, incubación y período con pollos. Asimismo, en la figura 19 se encuentra representada la frecuencia de las agresiones. Estas se han clasificado, según el receptor de la agresión, en: dirigidas a un individuo de la misma especie, a un potencial predador de huevos o pollos (milanos, gaviotas, etc.) o a otras especies.

Se ha comparado entre sexos el tiempo dedicado a cada una de las actividades en cada período (Figura 18) así como la frecuencia de agresiones (Figura 19), con el siguiente resultado: a) Prepuesta. En este período los individuos controlados se encontraban ya emparejados y cada pareja mantenía y defendía un territorio de alimentación, que no correspondió con el territorio de cría. Los machos en este período dedicaron más tiempo a la construcción del nido (media \pm DT, 15.7 ± 20.4 %) y a las interacciones agresivas (1.9 ± 2.2 %) que las hembras (0.9 ± 1.7 y 1.1 ± 3.5 % respectivamente). También los machos emplearon más tiempo en moverse (11.8 ± 14.5 %) que las hembras (4.2 ± 10.5 %), lo cual parece expresar su mayor actividad. b) Puesta. El período de puesta de los huevos se caracteriza porque las hembras dedican más tiempo a alimentarse (68.6 ± 24.0 %) que los machos (25.6 ± 30.4 %), mientras que éstos intervienen más en la construcción del nido (40.8 ± 47.2 % versus 0.7 ± 1.6

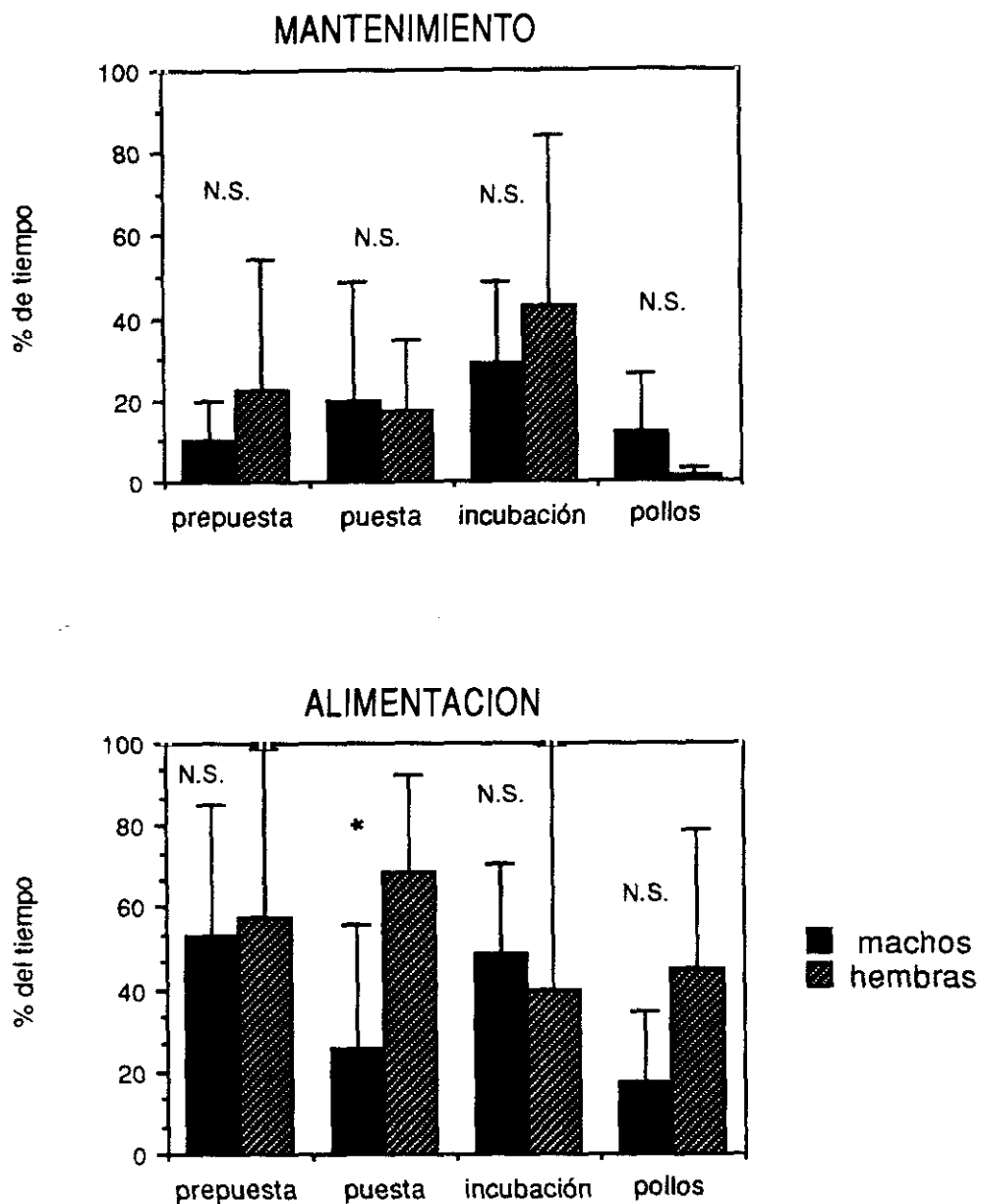


Figura 18.- Porcentaje de tiempo (media \pm DT) dedicado a cada una de las actividades realizadas fuera del nido por machos y hembras de cigüeñuela en cada uno de los períodos considerados (prepuesta, puesta, incubación y período con pollos). Se expresa también el resultado de comparar entre sexos el porcentaje de tiempo dedicado a cada actividad. Prueba U de Mann-Whitney; N.S.(no significativa), *($p < 0.05$), **($p < 0.01$). Los tamaños de muestra son: prepuesta, $n_1=10$, $n_2=17$; puesta, $n_1=8$, $n_2=6$; incubación, $n_1=7$, $n_2=6$; período con pollos, $n_1=7$, $n_2=6$.

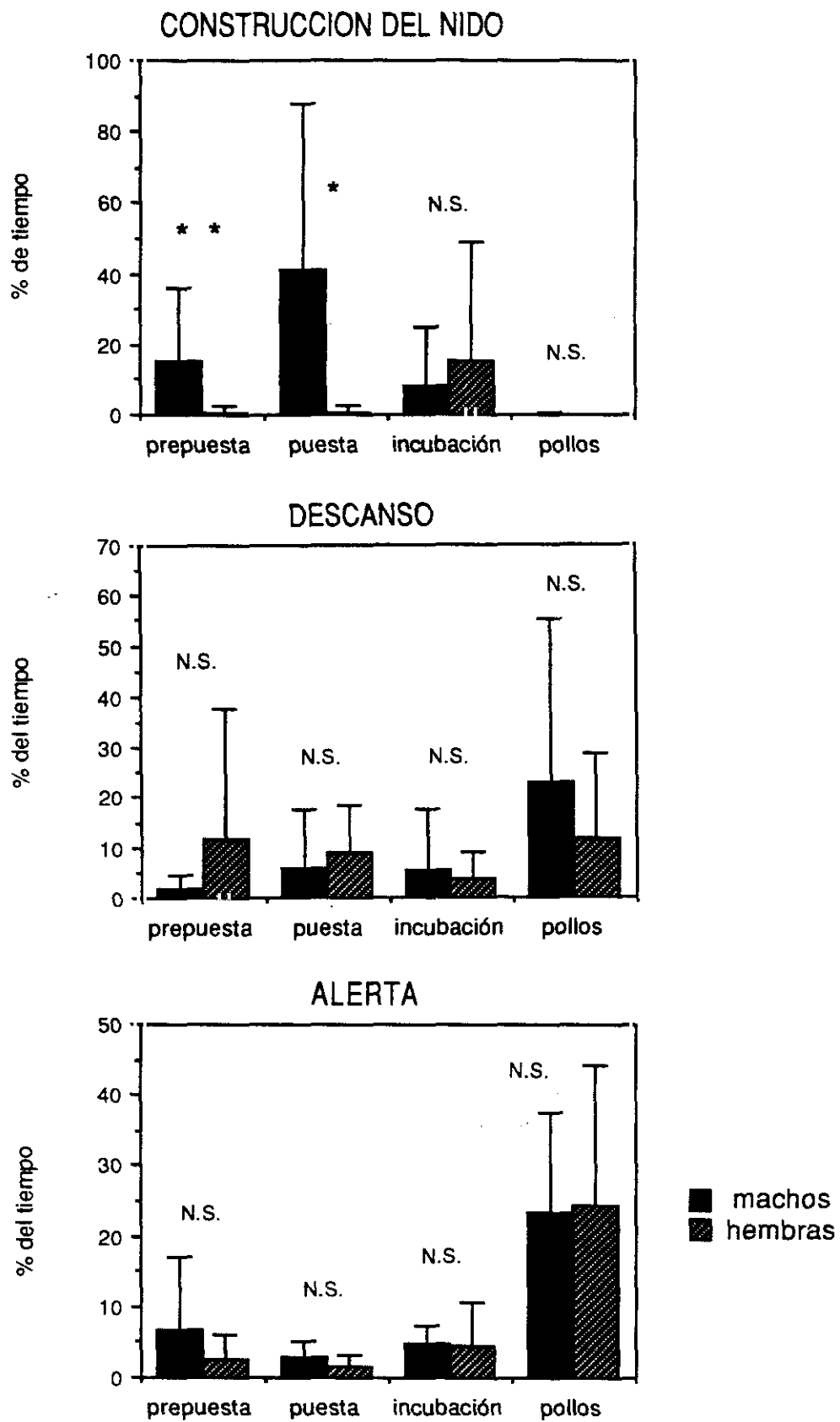
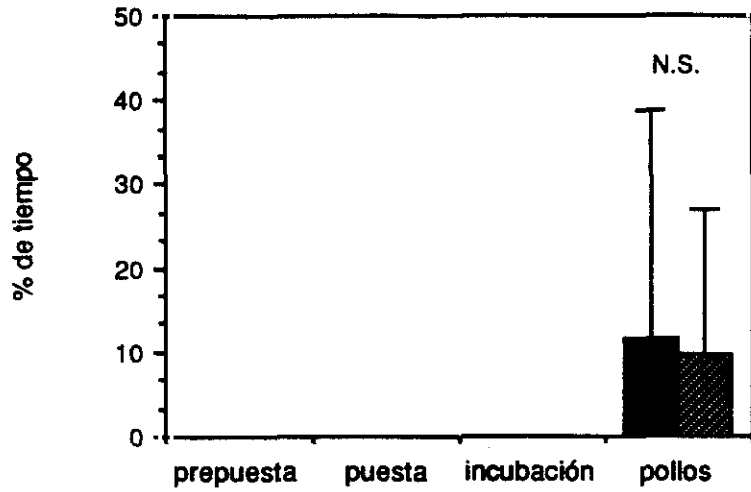
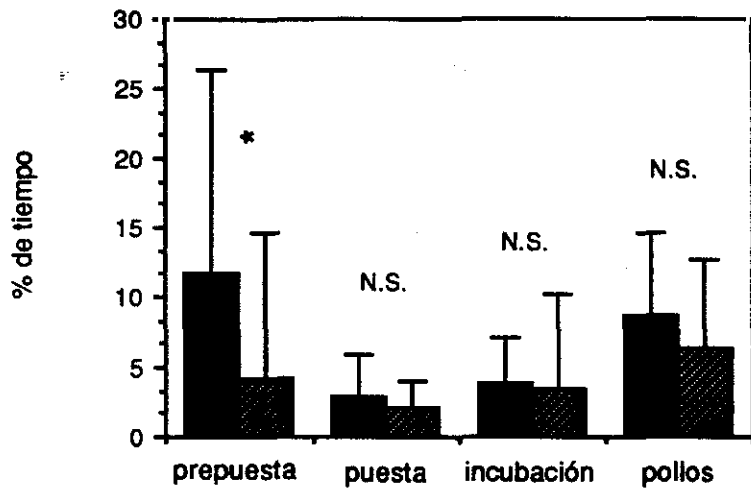


Figura 18 (continuación).

CUBRIMIENTO DE POLLOS



LOCOMOCION



AGRESIONES

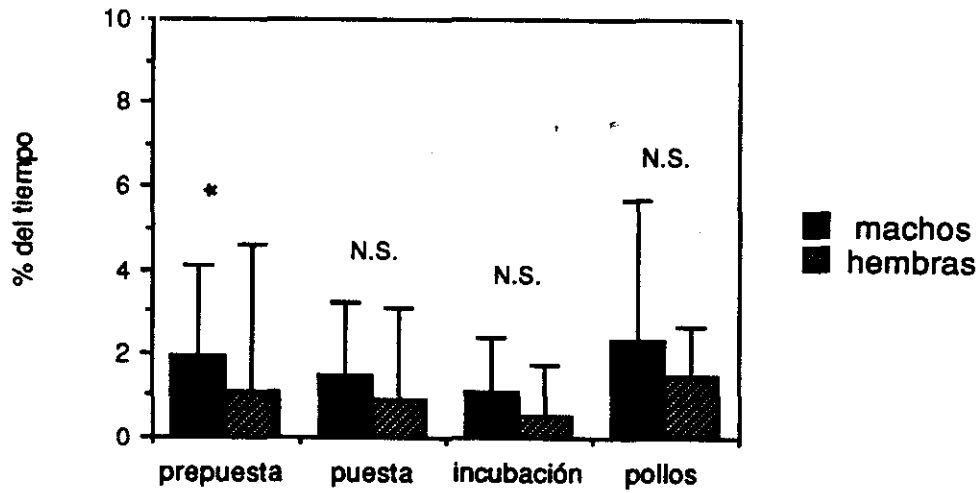


Figura 18 (continuación).

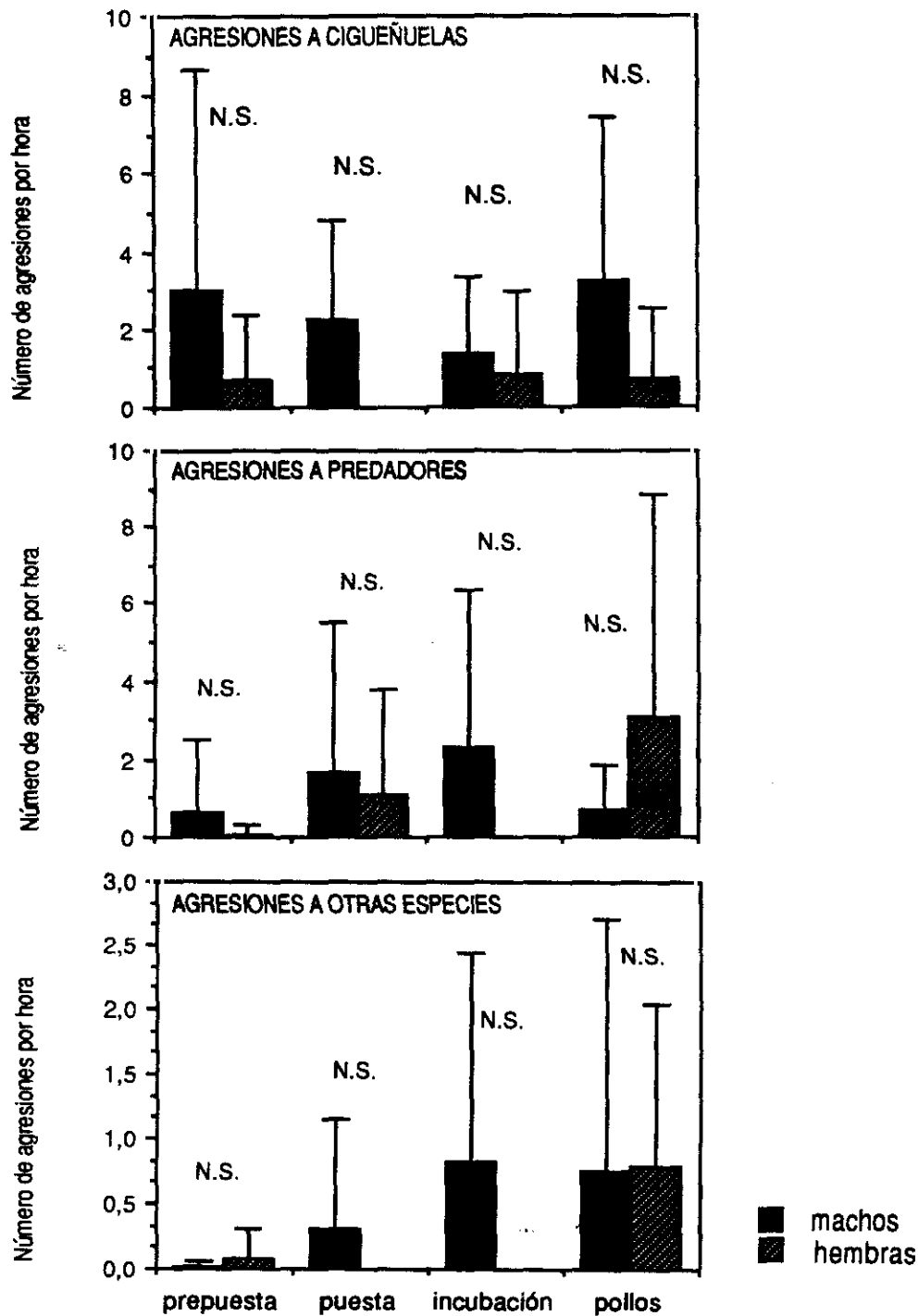


Figura 19.- Frecuencia de agresiones protagonizadas por machos y hembras de cigüeñuela en cada uno de los períodos reproductivos considerados. Se especifican las agresiones dirigidas a individuos de la misma especie, a posibles predadores de huevos o pollos y a individuos de otras especies. Se expresa también el resultado de comparar entre sexos el porcentaje de tiempo dedicado a cada actividad. Prueba U de Mann-Whitney; N.S.(no significativa). Los tamaños de muestra son: prepuesta, $n_1=10$, $n_2=17$; puesta, $n_1=8$, $n_2=6$; incubación, $n_1=7$, $n_2=6$; período con pollos, $n_1=7$, $n_2=6$.

‰). c) Incubación. En este período no se aprecia ninguna diferencia significativa entre los sexos para ninguna de las categorías de comportamiento consideradas. d) Período con pollos. En las familias de cigüeñuela controladas, los pollos (de menos de dos semanas de edad) habían abandonado el nido y desarrollaban su actividad por los alrededores. Tampoco en este período se hallaron diferencias significativas entre los progenitores machos y hembras en cuanto a la ocupación de su tiempo.

Respecto a la actividad registrada para individuos de avoceta, indicar que los valores absolutos hallados estarán fuertemente sesgados para algunas de las actividades debido al método empleado y, por ello, habrá que tomarlos con precaución. Sí tiene más valor, sin embargo, la comparación entre sexos y también con los valores hallados para cigüeñuelas en las mismas condiciones. Como ya se ha indicado antes, se refieren solamente al período de prepuesta. No existe diferencia significativa entre machos y hembras de cigüeñuela en el tiempo dedicado a ninguna de las actividades (prueba U de Mann-Whitney, $n_1=8$, $n_2=9$). Sin embargo, los machos de avoceta están más tiempo en estado de alerta que las hembras (prueba U de Mann-Whitney, $U=304.5$, $n_1=22$, $n_2=19$, $p=0.012$) y también agreden en mayor número de ocasiones a individuos de otras especies ($U=256.5$, $p=0.029$). Refiriéndonos a los machos, los de avoceta están más tiempo en estado de alerta que los de cigüeñuela (Tabla 32). Las hembras de cigüeñuela, por su parte, están más tiempo construyendo el nido y agreden con mayor frecuencia a otras especies que las de avoceta (Tabla 32).

4.3.3. DESCRIPCION DE LA CONSTRUCCION DEL NIDO.

La observación por otros autores de la construcción de nidos de recurviróstridos se limita en gran medida a la avoceta europea (Makkink 1936) y americana (Hamilton 1975), siendo muy escasa la información sobre cigüeñuelas. Ningún autor describe completamente la construcción del nido tal como nosotros la hemos observado, coincidiendo nuestras observaciones sólo parcialmente con cada uno de ellos. Según nuestra experiencia, avocetas y cigüeñuelas construyen el nido de manera idéntica,

Actividades	MACHOS				HEMBRAS			
	avoc. (n=22)	cig. (n=8)	U	p	avoc. (n=19)	cig. (n=9)	U	p
Alimentación	66.2 ± 21.7	73.8 ± 31.9	60	N.S.	65.0 ± 38.5	76.8 ± 32.0	68	N.S.
Descanso	1.6 ± 3.5	9.5 ± 21.3	60.5	N.S.	13.0 ± 29.1	0.4 ± 1.1	105.5	N.S.
Mantenimiento	11.4 ± 14.4	6.2 ± 6.0	92	N.S.	14.0 ± 20.6	11.3 ± 25.7	110.5	N.S.
Locomoción	6.8 ± 9.3	4.7 ± 6.6	98	N.S.	3.0 ± 3.6	2.5 ± 5.1	100	N.S.
Alerta	8.1 ± 8.5	2.5 ± 4.9	131.5	0.038	2.5 ± 4.4	3.5 ± 6.0	84.5	N.S.
Interacciones agresivas	3.3 ± 5.2	0.3 ± 0.7	126	N.S.	1.5 ± 3.1	0.8 ± 1.2	80.5	N.S.
Construcción del nido	2.5 ± 7.0	3.1 ± 4.8	70.5	N.S.	0	4.7 ± 8.4	57	0.009
Nº de agresiones a individuos de la misma especie	8.4 ± 13.2	2.2 ± 3.1	101.5	N.S.	4.0 ± 11.8	3.2 ± 7.7	83.5	N.S.
Nº de agresiones a otras especies	4.0 ± 13.0	0	108	N.S.	0	1.3 ± 2.5	66.5	0.036

Tabla 32.- Comparación entre especies del porcentaje de tiempo (viene expresada la media ± desviación típica) dedicado a cada una de las categorías de comportamiento y de la frecuencia de agresiones (número de agresiones por hora). Son actividades desarrolladas en el período de prepuesta y en todos los casos después de una cópula. (U= valor de la prueba U de Mann-Whitney; p= probabilidad de significación).

siendo por tanto la descripción que hacemos válida para ambas especies. Merece la pena incidir en el hecho de que varios autores (Cramp y Simmons 1977, Hamilton 1975, Makkink 1936) describen una serie de "displays" de nidificación, que son pautas de comportamiento bastante estereotipadas que las aves pueden realizar no sólo durante la construcción del nido sino también en momentos anteriores (mientras se busca y elige un lugar para nidificar) y posteriores (relevo en la incubación). Se dice que estos "displays" son comportamientos relacionados con la construcción del nido, y de hecho es así, aunque no acaban completamente de explicar cómo ésta se realiza.

El proceso se inicia con la elección de un lugar concreto para construir el nido. De 39 observaciones realizadas en cigüeñuela, en el 72 % de ellas fue el macho el que protagonizó dicha elección. El ave, con las patas algo flexionadas, baja la cabeza casi hasta el suelo, apuntando con el pico hacia abajo o sensiblemente hacia delante. El resultado es el acercamiento del otro miembro de la pareja, que adopta la misma posición y apunta con el pico el punto sobre el suelo que señalaba el primer individuo. En un 43 % de los casos las aves en la postura antes descrita prosiguen con la construcción del nido en el punto elegido, pero es más frecuente (57 %) que abandonen esta postura y prosigan con las actividades normales (alimentarse, acicalarse el plumaje, etc.). Descripciones de este comportamiento se han realizado para la cigüeñuela (Cramp y Simmons 1977) y la avoceta (Cramp y Simmons 1977, Makkink 1936) europeas. Ese comportamiento se ha observado también con antelación al comienzo de las puestas y en lugares donde posteriormente ningún ave crió. De hecho, de las observaciones antes mencionadas, ninguna se produjo en un punto donde posteriormente se llegara a realizar una puesta.

En las ocasiones en que la elección del sitio de nidificación se continúa con la construcción propiamente dicha, ésta comienza con un horadamiento del terreno que suele conseguir una concavidad de muy poca profundidad, aunque ello dependerá de las características del sustrato. Para efectuar esta ligera excavación, el ave se tumba sobre el suelo, apoyando el peso sobre el pecho y la parte anterior de las alas plegadas

y con la parte posterior hacia arriba, formando la cola un ángulo de 45° respecto al suelo. Esta postura deja espacio y libertad a las patas para poder excavar bajo el cuerpo. Algunos autores difieren sobre la zona del cuerpo que el ave usa para formar la concavidad del terreno. Makkink (1936), estudiando la avoceta europea, afirma que se usa la parte anterior del ala, pero Hamilton (1975), basándose en observaciones sobre avocetas americanas, le contradice afirmando que el papel protagonista de la excavación lo asume el pecho. Por último Gibson (1971), también estudiando la avoceta americana, indica que se excava con las patas, observación que es compartida por nosotros para las avocetas y cigüeñuelas europeas. El hecho de que una pareja comience la construcción de un nido no implica que ese vaya a ser el lugar donde depositen los huevos. Son varios los nidos que se inician antes de que uno de ellos sea elegido como definitivo.

Al mismo tiempo de la elección y excavación del lugar donde se realizará la puesta (aquí se exponen en orden, aunque realmente se intercalan ambas actividades) se efectúan unas pautas características que consisten en coger con el pico fragmentos de vegetación y arrojarlos a cierta distancia. Esto se efectúa en cualquier inicio de construcción de nido, vaya a ser definitivo o no, y también en los períodos de puesta e incubación de los huevos, sobre todo al principio (ver sección 4.3.1). Las aves lo efectúan en las inmediaciones del nido, normalmente andando pero en ocasiones quietas. Los fragmentos recogidos (normalmente de vegetación, pero también pueden ser tierra, piedras, plumas, huesos, etc.) son arrojados hacia atrás, por encima del hombro. La mayoría de las veces, la orientación del individuo mientras efectúa ésto es contraria al nido, por lo que los fragmentos de vegetación son acercados al mismo. Este comportamiento es descrito para las especies europeas de recurviróstridos (Cramp y Simmons 1977, Makkink 1936) y americanas (Hamilton 1975). Goutner (1985) para la avoceta europea y Gibson (1971) para la americana muestran que el material que compone el nido es el que se encuentra fácilmente disponible en sus inmediaciones. Sin embargo, ningún autor comenta cómo este material pasa a formar parte del nido. Es el ave que se encuentra incubando o poniendo los huevos la que se encarga, desde

su posición tumbada sobre el nido, de coger el material que se encuentra disperso en un pequeño radio a su alrededor (al que puede acceder estirando el cuello sin levantarse) y colocarlo en el nido, bien bajo su pecho o a los lados, bajo las alas. Por tanto, el acúmulo de material en el nido no comienza hasta la puesta del primer huevo o un poco antes. En la tabla 33 viene reflejada la proporción de tiempo que machos y hembras de cigüeñuela dedican a añadir material al nido mientras se hallan incubando. En ocasiones las aves también pueden tumbarse en el nido y colocar material en él con anterioridad al comienzo de la puesta, pero en todos los casos observados ésta se encontraba muy próxima (menos de un día). El nido va aumentando de volumen mientras avanza la puesta y puede seguir haciéndolo durante todo el período de incubación, dependiendo de la proximidad del agua y sus fluctuaciones de nivel, de la consistencia del terreno, etc. Este comportamiento ha sido descrito para los recurviróstridos americanos (Hamilton 1975) pero se cita que ocurre de una manera ocasional, cuando realmente ésta es la única manera, según nuestras observaciones, en que las aves incorporan el material al nido.

4.3.4. INTERACCIONES AGRESIVAS INTERESPECIFICAS EN GRUPO.

Este fenómeno social agresivo ha sido ampliamente descrito para la avoceta europea (Makkink 1936, Olney 1970) y un poco menos exhaustivamente para la avoceta y cigüeñuela americanas (Hamilton 1975). A la cigüeñuela europea se le han atribuido las mismas características que a la americana (Cramp y Simmons 1977). Vamos a describir brevemente en qué consisten estas interacciones tal como han sido descritas para la avoceta europea. El primer hecho distinguible es el acercamiento de varios individuos para formar un grupo. Este agrupamiento no es debido al azar, sino que es un encuentro deliberado en el que las aves forman una especie de círculo, con las cabezas dirigidas hacia el centro del mismo y agachadas hasta casi tocar el agua con el pico. Algunos comportamientos comunes en este estado son el picoteo del agua o el suelo, movimientos verticales de cabeza y cuello, coger pequeños objetos y arrojarlos hacia los lados, agacharse hasta quedar en una posición tumbada y adoptar

		n	% respecto al tiempo de incubación		% respecto al tiempo total	
			Media	DT	Media	DT
Puesta	hembras	11	28.7	12.8	4.4	3.5
	machos	11	27.5	13.8	10.7	4.6
Incubación temprana	hembras	13	9.9	6.6	3.7	2.4
	machos	13	15.0	11.5	5.7	2.4
Incubación central	hembras	13	14.7	8.3	6.6	4.1
	machos	13	12.7	8.1	5.5	3.4
Incubación tardía	hembras	13	9.1	8.4	4.5	4.4
	machos	13	10.1	9.5	4.4	4.2
Algún huevo eclosionado	hembras	5	6.8	9.5	2.5	3.6
	machos	5	0.0	0.0	0.0	0.0

Tabla 33.- Porcentaje de tiempo dedicado a aportar material al nido mientras se incubaba la puesta por machos y hembras de cigüeñuela en la colonia de Isla Mayor (1990). Se refleja proporción respecto al tiempo de incubación y respecto al tiempo total.

la postura de un ave durmiendo, es decir, con el pico bajo una de las alas. Esto va acompañado de la emisión de sonidos característicos. El número de individuos en un grupo suele variar entre 3 y 15, y muchos de ellos son parejas, que tienden a mantenerse juntas y copular antes o después del agrupamiento. Un hecho fundamental de estos agrupamientos es que casi siempre desembocan en interacciones agresivas, con unos individuos atacando a otros mediante cortas carreritas. Alas, pico y patas son usados en los ataques. Tras éstos los individuos se reagrupan o se dispersan. El significado de estos agrupamientos parece ser la "puesta a prueba" y el fortalecimiento de los lazos de la pareja. Nuestras observaciones realizadas sobre avocetas coinciden plenamente con las descritas por Makkink (1936) y Olney (1970), oscilando el número de integrantes de los agrupamientos entre tres y cuatro individuos (para un total de 8 interacciones agresivas en grupo). En el caso de las cigüeñuelas, se observaron 27 interacciones, de las cuales 5 (19 %) no llegaron a desembocar en pelea, sino que el grupo se disolvió pacíficamente. El número de cigüeñuelas implicadas osciló entre 3 y 8, correspondiendo la mayoría de los casos (74 %) al agrupamiento de dos parejas.

Hamilton (1975) describe los agrupamientos de avocetas y cigüeñuelas americanas, resaltando las diferencias entre las dos especies y comentando unas características para los agrupamientos de cigüeñuela americana totalmente distintas a las observadas por nosotros para las europeas. En primer lugar afirma que estos agrupamientos de cigüeñuela se producen a finales del invierno, antes del comienzo de la estación reproductiva, a diferencia de los de avoceta, que ocurren en la época de nidificación. Nosotros los hemos observado desde finales del invierno, cuando muchas parejas estaban ya formadas, hasta mediados de mayo, cuando la mayoría de aves se hallaban incubando y algunas comenzaban la puesta de los huevos. En consecuencia, no se pueden desligar los agrupamientos de cigüeñuela con su reproducción, pues acontecen desde que se forman las parejas hasta la puesta de los huevos. Relacionada con lo anterior está la afirmación de Hamilton de que las cigüeñuelas implicadas no se hallan emparejadas. En nuestro caso casi siempre eran parejas quienes estaban implicadas. Sólomente el 3 % de individuos participantes en estas interacciones (de un

total de 116 observados) no se encontraban en ese momento con su pareja. También explica que el agrupamiento no se realiza de manera circular sino que se aprecia más bien una tendencia de los individuos a dirigir la cabeza en una misma dirección. No lo corroboramos, ya que, en nuestras observaciones, la mayoría de individuos presentaban la parte anterior hacia el centro del grupo, al igual que las avocetas, aunque su postura era variada (pico apuntando al suelo, cuello estirado hacia arriba, etc.). La explicación que puede encontrarse a la observación de Hamilton es que cuando unas aves se retiran del encuentro al ser expulsadas por otras, todas en ese momento miran hacia la dirección de fuga de las primeras.

Otra diferencia consiste en la existencia de posturas ritualizadas cuando las aves se encuentran unas frente a otras. Atendiendo a Hamilton, en la cigüeñuela americana no existe y, en cambio, nosotros hemos observado una gran variedad de estos comportamientos, muy similares a los realizados por las avocetas. Entre las pautas observadas destacan: postura apuntando con el pico al suelo, picoteo del agua o de algún objeto real o imaginario (con el ave quieta o andando), arrojar objetos hacia ambos lados como hacen en la construcción del nido, postura muy estirada con el cuello también estirado hacia arriba, movimientos verticales rápidos del cuello hacia arriba y abajo, postura agachada hasta casi tocar el suelo con el pecho, postura tumbada típica de las aves incubando y, por último, postura de ave durmiendo, con el pico bajo una de las alas.

La última diferencia es que en las avocetas americanas no hay vuelos relacionados con las agrupaciones y en las cigüeñuelas sí. Respecto a este último punto, decir que en las avocetas europeas sí se han citado interacciones aéreas con fines atacantes relacionadas con estos eventos (Makkink 1936, Olney 1970). En los agrupamientos de cigüeñuelas europeas hemos observado que el vuelo es mucho más usado que en las avocetas. Las aves, a menudo, no atacan andando o mediante una carrerita, sino que con un corto vuelo se avalanzan sobre el adversario. A veces, tras alzar el vuelo, el ave no completa el ataque, sino que se cierne por un momento, con

las patas colgantes y mirando hacia abajo, y se posa otra vez junto a las otras aves del grupo. También son frecuentes los casos en los que dos aves se enzarzan en el aire, con las patas dirigidas al contrario e intentando agredirse. Tras todo esto concluiremos diciendo que las observaciones realizadas por Hamilton en cigüeñuelas, o eran muy escasas, o no debían ser interacciones agresivas en grupo plenamente desarrolladas. La diferencia de fechas y, sobre todo, de comportamiento de las aves, hace que las interacciones observadas por nosotros en cigüeñuelas europeas no se parezcan a las descritas para la cigüeñuela americana y sí mucho más a las de avoceta, tanto europea como americana.

4.4. DISCUSION.

Durante el período de prepuesta investigado, las cigüeñuelas se encontraban ya emparejadas y cada pareja defendía un territorio donde pasaban la mayor parte del tiempo alimentándose. El territorio era defendido por ambos sexos, aunque en mayor medida por el macho, principalmente contra la intrusión de individuos de la misma especie. En este período empiezan las primeras contribuciones a la construcción del nido, la mayoría de las veces simples amagos en sitios que no van a ser finalmente elegidos. La forma de construcción aparece detallada en la sección 4.3.3 y es el macho de la pareja el que contribuye en mayor medida. Esta mayor contribución del macho en la construcción del nido también ha sido observada para otras especies de recurviróstridos como la cigüeñuela americana (*Himantopus h. mexicanus*), por Sordahl (1980a) y la avoceta americana (*Recurvirostra americana*) por Gibson (1978). Otra actividad a la que el macho dedica más tiempo que la hembra es la locomoción, que incluye andar, correr y volar, y que está seguramente relacionada con la mayor actividad del macho y su mayor implicación en la defensa del territorio y de la hembra. También en la avoceta en este período los resultados muestran una mayor contribución de los machos en el tiempo de vigilancia, con características posturas de alerta, y en el número de agresiones a individuos de otras especies. En el reparto de actividades

entre los sexos, parece lógico pensar que los machos sean más eficientes en las tareas relacionadas con la defensa, debido sobre todo a su mayor tamaño (Cramp y Simmons 1977). Además, tendrán mayor interés en mantener alejados a otros machos para evitar las posibles fertilizaciones extrapareja, ya que, como se describe en la sección 5.3.2, se han registrado para la cigüeñuela algunos casos de cópulas extrapareja.

En el período de puesta, los resultados obtenidos muestran una división de tareas entre los sexos: el macho dedica más tiempo a la incubación mientras que la hembra ocupa más tiempo en alimentarse, correspondiéndose con el gasto "extra" que le supone la puesta de los huevos. Esta diferencia en el tiempo de alimentación no fue detectada para la cigüeñuela americana (*Himantopus h. mexicanus*) por James (1991), aunque él no estudió separadamente el período de puesta y el de incubación. Grant (1982), para la misma especie, muestra un resultado en tiempos de incubación durante la puesta similar al nuestro, con los machos incubando más tiempo que las hembras. En cuanto a la construcción del nido y la vigilancia, los resultados difieren dependiendo del método de muestreo del comportamiento empleado. El método focal muestra a los machos con una mayor dedicación a la construcción del nido, no apareciendo diferencias significativas en el tiempo de vigilancia. En cambio, con el muestreo instantáneo los machos vigilan más que las hembras y no hay diferencia significativa en el tiempo dedicado a la construcción del nido. En cualquier caso lo podríamos considerar como un indicio de una mayor dedicación de los machos al nido. Esta división de actividades parece mostrar un compromiso entre los sexos para superar una época crítica en la que es imprescindible que la hembra dedique más tiempo a la alimentación y, por tanto, el macho se ve obligado a dedicarse más al resto de actividades de cuidado parental.

En el período de incubación no se detectan diferencias importantes entre los sexos. Durante el período de incubación tardía los machos están más tiempo ausentes del nido o sus alrededores que las hembras (para la colonia de Isla Mayor), aunque no hay diferencias significativas en el tiempo de incubación. En otros recurviróstridos,

como la avoceta americana (*Recurvirostra americana*) se ha detectado un mayor tiempo de incubación por los machos en la primera semana mientras que durante las dos semanas restantes de incubación, la hembras incuban más que los machos (Gibson 1971). En cuanto a la vigilancia del nido, en nuestro estudio se ha detectado una mayor contribución de los machos durante el período central de la incubación. En los estudios realizados en otras especies de recurviróstridos, el macho siempre aparece como el sexo más agresivo y el más implicado en comportamientos agonísticos y antipredatorios (Gibson (1978) y Sordahl (1990) para *R. americana* y James (1991) y Sordahl (1990) para *H. h. mexicanus*).

En cuanto al período de cuidado de los pollos, en nuestro estudio no se ha detectado ninguna diferencia entre sexos para ninguna de las actividades. Los pollos se mantienen juntos y los dos adultos se encargan de su cuidado, a veces simultáneamente y a veces turnándose. Los pollos de cigüeñuela se alimentan por sí mismos, no recibiendo ningún alimento de sus padres y el cuidado que reciben consiste principalmente en: a) protección frente a climatología adversa (lluvia, frío, sol); b) protección frente a predadores; y c) eliminación de competencia, expulsando a cigüeñuelas y otras aves de la zona. James (1991) para *H. h. mexicanus* presenta resultados parecidos en este período, no mostrando diferencias en el tiempo que cada sexo cubre a los pollos, aunque al principio del período los machos tienden a estar más tiempo cerca de los pollos que las hembras.

La comparación entre las dos colonias de la actividad de las cigüeñuelas muestra como principal diferencia que los machos en Isla Mayor están más tiempo que en el Odiel en las cercanías del nido cuando no están incubando. Además, tanto machos como hembras dedican más tiempo a la construcción del nido en Isla Mayor. Para entender la primera diferencia hay que tener en cuenta que en Isla Mayor la propia colonia era una buena zona de alimentación y los adultos reproductores no necesitaban abandonar la colonia mientras que se dedicaban a esta actividad. En el Odiel, en cambio, al producirse los relevos en los nidos, el ave que dejaba de incubar

abandonaba en un corto margen de tiempo la colonia para alimentarse en otras zonas y la mayoría de las veces sólo volvía para proseguir la incubación. Respecto a la construcción del nido, decir que en Isla Mayor los nidos se encontraban muy cerca del agua y fácilmente inundables si subía el nivel, por lo que requerían un aporte de materiales que se prolongaría a lo largo de todo el período de incubación. Sin embargo en el Odiel los nidos se hallaban sobre tierra firme y más elevados sobre el nivel del agua, no haciéndose necesario el aporte continuo de material.

La hora del día no influía en el tiempo de incubación de machos y hembras de cigüeñuela en la colonia de Isla Mayor, coincidiendo este resultado con el hallado por James (1991) para la cigüeñuela americana. Sin embargo en la colonia del Odiel, los machos incubaban más en las horas centrales del día, mientras que las hembras lo hacían más en las primeras y últimas horas de luz. Se desconoce la causa de esta diferencia entre las dos colonias, aunque deberían tenerse en cuenta la diferencia climatológica entre las dos: en el Odiel, las cigüeñuelas se encontraban criando un mes más tarde que en Isla Mayor (aunque en años distintos), soportando unas temperaturas diurnas mucho más elevadas. Para algunos recurviróstridos se ha sugerido la idea de una repartición de las tareas de incubación de día para un sexo y de noche para el otro (Hamilton 1975), pero nada parece apoyar esto en el caso de la cigüeñuela. Las primeras observaciones realizadas por la mañana y las últimas por la tarde correspondían a individuos de ambos sexos incubando. No se realizaron prácticamente observaciones nocturnas, pero se tiene constancia de que, al menos en una ocasión, se produjo un relevo en un nido cuando era ya de noche (20:21 h.s., 03/06/91), sustituyendo el macho a la hembra en el nido. Lo más probable es que durante las horas nocturnas los machos y las hembras de cigüeñuela se releven en el nido al igual que durante el día.

Puede extraerse de todo lo anteriormente dicho que en las poblaciones de cigüeñuela estudiadas el cuidado parental propiciado por los machos es ligeramente superior al de las hembras, aunque esta diferencia quizá podría verse compensada por

la inversión parental de las hembras en los huevos. Si ello es cierto, la inversión parental total de cada sexo sería parecida, aunque repartida de manera diferente según los períodos reproductivos.

Capítulo 5. SISTEMA DE APAREAMIENTO.

5.1. INTRODUCCION.

La forma de emparejamiento de los recurviróstridos se describe como monógama (Cramp y Simmons 1977, Hamilton 1975). La monogamia puede definirse como una asociación o relación de pareja duradera y eminentemente exclusiva entre un macho y una hembra (Mckinney et al. 1984). Aunque esta definición establece que los miembros de la pareja normalmente copulan entre ellos, en la bibliografía se recogen muchos casos de cópulas extramaritales en aves monógamas (Birkhead y Moller 1992, Westneat et al. 1990). Tales cópulas no se pueden considerar como excepciones al patrón de comportamiento típico de las especies, sino que deben considerarse una estrategia reproductiva ventajosa para los machos, que logran aumentar su descendencia parasitando el cuidado parental de otros. La competencia espermática desempeñará, por tanto, un papel importante en el comportamiento reproductor de los individuos. Otro aspecto fundamental para entender la evolución de los sistemas de apareamiento y por tanto de la monogamia, es el hecho de que machos y hembras tienen intereses reproductivos que se solapan, pero que no son idénticos. El tipo de sistema de apareamiento que muestra cada especie resulta de las interacciones entre los intereses individuales de cada sexo (Wittenberger y Tilson 1980).

Para el conocimiento del sistema de apareamiento de avocetas y cigüeñuelas hemos centrado la atención en el estudio de las cópulas dentro del marco general de la contribución de cada sexo a la reproducción.

5.2. METODOS.

El estudio se efectuó en Isla Mayor (Marismas del Guadalquivir, Sevilla) en el año 1990. Las observaciones se realizaron desde el interior de una caseta de madera, al igual que para la observación del resto de actividades de cigüeñuelas y avocetas (ver sección 4.2). Se desarrollaron durante el período diurno y los instrumentos ópticos utilizados consistieron en un telescopio (zoom, 15-45x) y unos prismáticos (8x30).

Se ha utilizado el método de muestreo focal o continuo (Altmann 1974), registrando en una grabadora el número de cópulas durante el tiempo de observación y también se han seguido especialmente otras parejas al apreciarse que iban a efectuar una cópula, con el fin de describirla con detalle, anotando la conducta observada para los dos sexos. Las observaciones focales eran de diez minutos de duración en la mayoría de los casos y siempre de más de tres minutos. Los individuos eran elegidos al azar y a cualquier hora del día, determinando el período reproductor en el que se encontraba cada ave: prepuesta, puesta, incubación o con pollos. Se ha utilizado la prueba estadística de la U de Mann-Whitney para algunas comparaciones entre las cópulas de avoceta y cigüeñuela.

5.3. RESULTADOS.

5.3.1. DESCRIPCION DE LAS COPULAS.

Las cópulas de recurviróstridos, incluyendo sus prolegómenos, han sido minuciosamente descritas por varios autores. Las descripciones más detalladas son las de avoceta americana (Hamilton 1975) y europea (Cramp y Simmons 1977, Makkink 1936, Olney 1970). Para las cigüeñuelas europeas se dispone de las descripciones de Goriup (1982) y Cramp y Simmons (1977). Todos los autores coinciden en afirmar que la cópula de los recurviróstridos, tanto avocetas como cigüeñuelas, americanas y

europas, es idéntica. En primer lugar vamos a describir muy brevemente las cópulas de avoceta, que coinciden plenamente con las descritas en la bibliografía para las avocetas europeas y americanas. El comportamiento pre-copulatorio comienza con los dos miembros de la pareja acicalándose las plumas de una manera muy vigorosa y exagerada. De forma repentina la hembra baja la cabeza y el cuello, colocándolos casi horizontales y muy cerca de la superficie del agua. Permanece en esta posición prácticamente inmóvil, aunque puede hacer leves movimientos intermitentes de la cabeza de un lado a otro. Mientras tanto el macho, que se acicala el plumaje muy vigorosamente y chapotea con el pico en el agua, se coloca a un lado de la hembra y muy próximo a ella. Entonces el macho rodea a la hembra por detrás y se sitúa junto al costado opuesto y continúa efectuando los mismos movimientos: acicalamiento exagerado del plumaje y chapoteos con el pico. La hembra permanece quieta aunque, mientras el macho se va moviendo, puede mover ligeramente la cabeza y los pies hacia él. El macho continúa acicalándose el plumaje alternativamente a un lado y otro de la hembra durante un tiempo variable y puede cambiar de lado muchas veces antes de que se produzca la cópula. En nuestras observaciones el número medio de veces que el macho cambiaba de lado en el cortejo fue de 5.0 (DT=1.4, n=5) en las cigüeñuelas y 9.2 (DT=3.0, n=5) en las avocetas. El tiempo medio que empleaban ambas especies en este preámbulo fue de 38.6 segundos (DT=12.3, n=5) en las cigüeñuelas y 2.35 minutos (DT=1.04, n=10) en las avocetas. Ambos factores variaban significativamente entre las dos especies, tanto el número de cambios de lado (prueba de la U de Mann-Whitney, $n_1=n_2=5$, $U=24$, $p=0.012$) como el tiempo empleado en ello ($n_1=10$, $n_2=5$, $U=50$, $p=0.002$). En un momento el macho, desde uno de los costados de la hembra, salta sobre la espalda de ésta y, con las alas estiradas hacia arriba, flexiona las patas para que se produzca el contacto cloacal. Mientras se produce la monta, la hembra mueve la cabeza de un lado a otro, formando un amplio arco. Inmediatamente después de la cópula el macho desciende a un lado de la hembra y a la par le coge el pico o, al menos, los cruzan. La pareja, con los picos cruzados y en postura encogida, se mueve hacia delante e inmediatamente se separan mediante una breve carrerita. Al detenerse suelen ocuparse del plumaje (acicalamiento, sacudirse las plumas) antes de

proseguir sus actividades normales.

Las cópulas de cigüeñuela observadas fueron casi idénticas a las de avoceta. Sólo se han observado pequeñas diferencias, que no afectan al patrón general, aunque no han sido detalladas por otros autores. Además de la duración de los prolegómenos, antes mencionada, la diferencia más palpable se produce inmediatamente después a la cópula. En ambas especies los miembros de la pareja cruzan los picos y se desplazan hacia delante unidos. Al separarse continúan avanzando unos metros, aumentando la distancia entre ellos. En todas las cópulas de avoceta observadas el desplazamiento de las aves una vez separados los picos se realiza a la carrera y en las cigüeñuelas siempre es andando. Además, la postura que adoptan las aves también es diferente: las avocetas corren agachadas, con el cuello encogido y las alas ligeramente caídas y separadas del cuerpo y, en cambio, las cigüeñuelas caminan (ya desde el momento que el macho desciende de la hembra) con el cuerpo y el cuello muy estirados hacia arriba, aunque las alas también se sitúan algo caídas. Otra pequeña diferencia, no tan evidente como la anterior se da en los momentos previos a la cópula. A medida que se va acercando el momento de la cópula y, suponemos, aumenta el estado de excitación del macho, éste se va acicalando el plumaje de una manera cada vez más exagerada y chapotea más vigorosamente con el pico en el agua, salpicando con más intensidad. En las avocetas, al principio el macho chapotea en el agua con el pico cerrado, pero pronto pasa a hacerlo con el pico ligeramente abierto al aumentar la intensidad de la acción, repitiéndolo con el pico abierto varias veces antes de producirse la cópula. El chapoteo en las cigüeñuelas siempre se produce con el pico cerrado, salvo la última vez, lo que indica que la monta va a producirse a continuación.

Un hecho curioso que ha sido observado en recurviróstridos es la existencia de cópulas con objetos inanimados o simplemente sin que exista ningún objeto. Para la avoceta europea Makkink (1936) describe tres casos de comportamiento de cópula sin que exista ningún objeto junto al ave. En dos casos se efectúa sobre tierra y en un caso sobre el agua. Sueur (1984) cita más de 50 cópulas de avoceta realizadas sobre

pequeñísimos montículos de arena (apenas unos centímetros), en tierra firme o bien sumergidos, lo que es casi decir que no había nada. Para las especies americanas (tanto avocetas como cigüeñuelas) disponemos del testimonio de Hamilton (1975). Cita cópulas de ambas especies sobre objetos inanimados tales como ladrillos y trozos de madera, de un tamaño similar, según dice, al de la hembra, pero no menciona ningún caso en ausencia de dichos objetos. En nuestro estudio se observó un caso de cópula de este tipo. Fue en Junio de 1991 en las Marismas del Odiel, fecha en la que la mayoría de nidos de cigüeñuela se encontraban en el período de incubación. Un individuo inmaduro de cigüeñuela hizo varios intentos de cópula sobre una botella de vidrio en posición horizontal sobre el suelo, en tierra firme. Ningún otro caso ha sido descrito antes para la cigüeñuela europea en la bibliografía consultada. Normalmente, cuando se habla de cópulas en solitario, se refiere a la acción típica del macho durante la cópula. Sin embargo, nosotros hemos observado una acción similar de posturas típicas de cópula, aunque en la hembra. Ocurrió a principios de abril de 1990 en Isla Mayor. Una hembra de cigüeñuela se encontraba en la postura típica de cópula, es decir, cuello y pico estirados, casi horizontales al suelo, sin que ninguna otra cigüeñuela estuviese en los alrededores. La acción se producía en el agua y el ave tenía el pico casi en contacto con ella. La cabeza se movía muy despacio hacia uno y otro lado, alternativamente. Al poco tiempo abandonó esta postura y comenzó a acicalarse el plumaje, después anduvo unos pasitos y volvió a adoptar la postura de cópula. Repitió esta operación en dos ocasiones más.

Para averiguar la frecuencia de cópulas se realizaron observaciones focales sobre cigüeñuelas durante varios períodos reproductores. En el estado de prepuesta se registraron tres cópulas en 1521 minutos de observación (0.12 cópulas/hora). La duración del período de prepuesta sobrepasa el mes para las cigüeñuelas, como ya se vió en la sección 3.3.1, dedicada a la fenología reproductiva. En los siguientes períodos no se registró ninguna cópula, siendo los tiempos de observación de 383, 490 y 349 minutos en los períodos de puesta, incubación y con pollos respectivamente. Independientemente de las observaciones focales, ningún ave en los períodos de

incubación y con pollos se observó participando de una cópula, y en el caso de aves que se tuviese la certeza de que estaban en el período de puesta sólo se presenciaron dos cópulas normales y otras dos extramaritales, siendo estas últimas descritas en la sección 5.3.2.

5.3.2. COPULAS EXTRAPAREJA.

Muchas de las especies monógamas de aves estudiadas han presentado casos de cópulas extrapareja (Birkhead y Moller 1992, Westneat et al. 1990). En el caso de los recurviróstridos sólo se han citado algunos casos de cópula extrapareja para la avoceta americana (Gibson 1971). Concretamente, observó a tres machos y una hembra que copularon con individuos distintos a su pareja, en todos los casos durante el período de puesta. En nuestro estudio se ha observado algún caso de cópula extrapareja para la cigüeñuela, casos que vamos a detallar dada su novedad. La primera observación al respecto se realizó el 15 de mayo de 1990 en Isla Mayor, en las primeras horas de la tarde. Una pareja de cigüeñuelas acababa de comenzar la puesta, habiendo depositado sólo un huevo. Mientras el macho se hallaba cubriendo el huevo, la hembra estaba alimentándose por los alrededores del nido. Un macho extraño fue atacado dos veces por la hembra, y aquel, en vez de huir, permaneció junto a ella. La hembra quedó quieta y él se apresuró a realizar los prolegómenos de la cópula, acicalándose las plumas a ambos lados de ella, saltando sobre su espalda y culminando la cópula. Al descender cogió el pico de la hembra con el suyo, como es habitual en las cópulas, pero entonces recibió un picotazo de ella. Por fin, la hembra lo atacó y persiguió hasta que lo puso en fuga. La hembra no adoptó la postura de cópula, sino que simplemente quedó quieta, con el cuello ligeramente encogido. La cópula se produjo a unos 35 metros del nido donde el macho se hallaba incubando, pero éste no intervino. Media hora más tarde el macho intruso volvió a aparecer y la hembra le atacó repetidas veces, sin lograr que huyera. Finalmente la hembra comenzó a chillar, quedando quieta, y el macho intruso se disponía a comenzar los prolegómenos de la cópula cuando, advertido por los chillidos de la hembra, su pareja, que se encontraba incubando, salió del nido

y expulsó al macho intruso. Inmediatamente la hembra adoptó la postura de cópula y se produjo una cópula de la pareja. Cuando el macho salió del nido para expulsar al intruso, éste y la hembra se encontraban a unos 25 metros. La diferencia fundamental con el caso anterior, es que esta vez la hembra chilló para alertar al macho. Ninguno de los individuos se encontraba anillado, pero podían ser reconocidos por el diseño de la cabeza y cuello. No se conocía la condición del macho intruso, aunque el seguimiento de aves presentes en la misma colonia nos permite sostener la idea de que se trataba de un individuo desemparejado.

Otro caso de cópula extrapareja aconteció, con los mismos protagonistas, dos días más tarde (17 de mayo), cuando la puesta de tres huevos acababa de ser completada. En primer lugar se produjo un intento, abortado por el macho de la pareja. Este se encontraba incubando y al aparecer el macho intruso, la hembra le atacó repetidas veces, hasta que por fin quedó quieta a sólo seis metros del nido. El macho acosador inició la cópula pero en ese momento el otro macho dejó el nido y le expulsó. A últimas horas de la tarde el macho intruso volvió y esta vez sí que consumó la cópula, a pesar de los picotazos que la hembra le dirigió tanto antes como después de materializarse. Esta vez ocurrió a unos 25 metros del nido donde el otro macho incubaba, pero la hembra no chilló para llamar su atención. En los dos casos de cópula extrapareja no podemos asegurar que existiese contacto cloacal, por su corta duración, pero en cualquier caso era similar a la duración de las copulas convencionales. Tampoco sabemos si es imprescindible la colaboración de la hembra para que el contacto se produzca. Fueron observados otros dos acercamientos del macho intruso los días 18 y 20 de mayo, pero ninguno culminó en cópula.

5.4. DISCUSION.

Los recurviróstridos muestran unas ceremonias precopulatorias muy elaboradas y ritualizadas. Aunque las cópulas son muy similares en avocetas y cigüeñuelas,

indicando un cercano parentesco entre estas dos especies, éstas no son idénticas, y se detectan varias claras diferencias que, sin embargo, no alteran el patrón general. Los prolegómenos a la cópula duran más en avocetas que en cigüeñuelas y también es distinta la manera en que ambas especies se separan tras la cópula: corriendo las avocetas y andando las cigüeñuelas. Podemos especular que esta segunda diferencia esté favorecida por diferencias morfológicas.

Es en este estudio la primera vez que se observan cópulas extrapareja en cigüeñuelas. La actitud general, tanto de machos como de hembras, es poco propensa a la búsqueda de cópulas fuera de la pareja, ya que, cuando las parejas están formadas, los individuos tienden a expulsar a cualquier otra cigüeñuela que se acerque, a excepción de su pareja, sea cual sea su sexo. En los casos observados de cópulas extrapareja, la actitud de la hembra era claramente contraria a copular con el macho extraño, pero no sabemos por qué, en los dos casos de cópulas materializados, no recurrió a las llamadas acústicas para conseguir el auxilio de su pareja, estando éste a una distancia relativamente cercana. En cualquier caso, la actividad de expulsión de otros individuos de cigüeñuela por parte de las hembras parece manifestar una actitud de compromiso entre los dos sexos, ya que, en la época de puesta, la hembra debe dedicar más tiempo a alimentarse y por tanto el macho más tiempo a incubar (secciones 4.3.1 y 4.3.2), no pudiendo vigilarla constantemente para evitar sus posibles cópulas extrapareja. Es una actitud necesaria para asegurar la cooperación del macho y obtener éxito en la reproducción.



BIBLIOGRAFIA.

- Adret, P. 1982. The sound signals of the adult avocet, *Recurvirostra avosetta*, during the perinatal phase. *The Ibis*, 124: 275-287.
- _____. 1983. Une étude des comportements parentaux de l'avocette en colonie de reproduction. Organisation spatiale inter- et intra-familiale. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 603-615.
- _____. 1984. Une étude des relations spatiales entre jeunes avocettes sur leurs lieux d'élevage. *Revue d'Ecologie (Terre et vie)*, 39: 193-208.
- Allier, C.; F. González Bernáldez y L. Ramírez Díaz. 1974. *Mapa ecológico de la Reserva Biológica de Doñana*. División de Ciencias del C.S.I.C. (Estación Biológica de Doñana). Sevilla.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Andersson, M. 1978. Optimal egg shape in waders. *Ornis Fennica*, 55: 105-109.
- Baines, D. 1990. The role of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the lapwing (*Vanellus vanellus*) on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology*, 59: 915-929.
- Banbura, J. y P. Zielinski. 1990. Within-clutch repeatability of egg dimensions in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Journal für Ornithologie*, 131: 305-310.
- Beintema, A. J. y G. J. D. M. Müskens. 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 24: 743-758.
- Berg, A. 1991. Ecology of Curlews (*Numenius arquata*) and Lapwings (*Vanellus vanellus*) on farmland. Ph. D. Dissertation. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Birkhead, T. R. y A. P. Moller. 1992. *Sperm competition in birds*. Academic Press, London.

- _____ y D. N. Nettleship. 1982. The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-billed Murres *Uria lomvia*. *Ecology*, 63: 300-306.
- Boere, G. C. 1976. The significance of the Dutch Waddensee in the annual life cycle of arctic, subarctic and boreal waders. Part 1. The function as a moulting area. *Ardea*, 64: 210-291.
- Bologna, G.; L. Calchetti y F. Petretti. 1978. La nidificazione del cavalier d'Italia *Himantopus himantopus* nella laguna di Orbetello: dati preliminari. *Avocetta*, 1: 25-39.
- Brundrett, H. M. 1941. New bird-trapping devices. *Bird-banding*, 12: 164-169.
- Burger, J. 1980. Age differences in foraging Black-necked Stilts in Texas. *The Auk*, 97: 633-636.
- _____. 1981. Sexual differences in parental activities of breeding Black Skimmers. *The American Naturalist*, 117: 975-984.
- Byrkjedal, I. 1987. Antipredator behavior and breeding success in Greater Golden-Plover and Eurasian Dotterel. *The Condor*, 89: 40-47.
- Cadbury, C. J. y P. J. S. Olney. 1978. Avocet population dynamics in England. *British Birds*, 71: 102-121.
- Casini, L. 1986. Nidificazione di cavaliere d'Italia, *Himantopus himantopus*, ed avocetta, *Recurvirostra avocetta*, nella Salina di Cervia (Ravena). *Rivista Italiana di Ornitologia*, 56 (3-4): 181-196.
- Clutton-Brock, T. H. (ed.). 1988. *Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press. Chicago.
- Cooch, G. 1961. Ecological aspects of the Blue Snow Goose complex. *The Auk*, 78: 72-89.
- Coulson, J. C. 1956. Mortality and egg production of the Meadow Pipit with special reference to altitude. *Bird Study*, 3: 119-132.
- Coulson, J. C. y E. White. 1961. An analysis of the factors influencing the clutch-size of the Kittiwake. *Proceedings of the Royal Zoological Society of London, serie b*, 136: 207-217.

- Cramp, S. y K. E. L. Simmons. 1977. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of Western Palearctic*. Vol. III. Waders to Gulls. Oxford University Press. Oxford. Pp. 36-62.
- Cummings, G. E. y O. H. Hewitt. 1964. Capturing waterfowl and marsh birds at night with light and sound. *Journal of Wildlife Management*, 28 (1): 120-126.
- Dick, W. J. A. y M. W. Pienkowski. 1979. Autumn and early winter weights of waders in north-west Africa. *Ornis Scandinavica*, 10: 117-123.
- Dubois, P. J. 1992. Migration et hivernage de l'Echasse blanche (*Himantopus himantopus*) dans l'Ouest du Paléarctique et de l'Afrique. *Nos Oiseaux*, 41: 347-366.
- Dulude, A.; G. Baron y R. McNeil. 1987. Role of male and female Ring-billed Gulls in the care of young and territorial defense. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1535-1540.
- Espin, P. M. J.; R. M. Mather y J. Adams. 1983. Age and foraging success in Black-winged stilts *Himantopus himantopus*. *Ardea*, 71: 225-228.
- Every, B. 1974. Abnormal clutchsize for the Blackwinged Stilt. *The Ostrich*, 45: 260.
- Falconer, D. S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. 3ª ed. London.
- Fernández, J. A. 1982. *Guía de campo del Parque Nacional de Doñana*. Editorial Omega. Barcelona.
- Frederick, P. C. y M. W. Collopy. 1989. Researcher disturbance in colonies of wading birds: effects of frequency of visit and egg-marking on reproductive parameters. *Colonial waterbirds*, 12 (2): 152-157.
- Gaines, E. P. y M. R. Ryan. 1988. Piping Plover habitat use and reproductive success in North Dakota. *Journal of Wildlife Management*, 52 (2): 266-273.
- Galbraith, H. 1987. Marking and visiting Lapwing *Vanellus vanellus* nests does not affect clutch survival. *Bird Study*, 34: 137-138.
- García Novo, F.; J. Merino Ortega; L. Ramírez Díaz; M. Rodenas Larios; F. Sancho Royo; A. Torres Martínez; F. González Bernáldez; F. Díaz Pineda; C. Allier; V. Bresset y A. Lacoste. 1978. *Doñana. Prospección e inventario de ecosistemas*. Ministerio de Agricultura. ICONA. Monografía nº 18.

- Gerstenberg, R. H. y S. W. Harris. 1976. Trapping and marking of shorebirds at Humboldt Bay, California. *Bird-Banding*, 47 (1): 1-7.
- Gibson, F. 1971. The breeding biology of American avocet (*Recurvirostra americana*) in Central Oregon. *The Condor*, 73: 444-454.
- _____. 1978. Ecological aspects of the time budget of the American avocet. *American Midland Naturalist*, 99: 65-82.
- Giroux, J. F. 1985. Nest sites and superclutches of American avocets on artificial islands. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1302-1305.
- González-Kirchner, J. P. y González-Kirchner, J. 1989. Huevos anómalos en puestas de cigüeñuela (*Himantopus himantopus*). *Oxyura*, 5(1): 133-137.
- _____ y M. Sainz de la Maza. 1990. Algunos datos sobre la alimentación de los pollos de cigüeñuela (*Himantopus himantopus*) en humedales de la provincia de Ciudad Real. *Doñana, Acta Vertebrata*, 17 (1): 113-116.
- Goriup, P. D. 1982. Behaviour of Black-winged Stilts. *British Birds*, 75: 12-24.
- Goutner, V. 1985. Breeding ecology of the avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) in the Evros delta (Greece). *Bonner zoologische Beitrage*, 36: 37-50.
- _____. 1989. Habitat selection by Black-winged Stilts *Himantopus himantopus* in a Macedonian Wetland, Greece. *Avocetta*, 13: 127-131.
- Grant, G. S. 1982. Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. *Ornithological Monographs*, 30: 1-75.
- Graul, W. D. 1979. An evaluation of selected capture techniques for nesting shorebirds. *North American Bird Bander*, 4 (1): 19-21.
- Grundel, R. 1987. Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee. *The Condor*, 89: 319-328.
- Hamilton, R. B. 1975. Comparative behavior of the American avocet and the black-necked stilt (*Recurvirostridae*). *Ornithological Monographs*, 17: 1-98.
- Hammond, M. C. y W. R. Forward. 1956. Experiments on causes of duck nest predation. *Journal of Wildlife Management*, 20: 243-247.

- Harrington, B. A. 1982. Morphometric variation and habitat use of Semipalmated Sandpipers during a migratory stopover. *Journal of Field Ornithology*, 53: 258-262.
- _____ y L. Leddy. 1982. Sightings of knots banded and colour-marked in Massachusetts in August, 1980. *Journal of Field Ornithology*, 53: 55-57.
- Hayman, P.; J. Marchant y T. Prater. 1986. *Shorebirds: an identification guide to the waders of the world*. Christopher Helm, London.
- Hendricks, P. 1991. Repeatability of size and shape of American Pipit eggs. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2624-2628.
- Hensler, G. L. y J. D. Nichols. 1981. The Mayfield method of estimating nesting success: a model, estimators and simulation results. *Wilson Bulletin*, 93 (1): 42-53.
- Hicklin, P. W.; R. G. Hounsell y G. H. Finney. 1989. Fundy pull trap: a new method of capturing shorebirds. *Journal of Field Ornithology*, 60 (1): 94-101.
- Hildén, O. 1964. Ecology of duck populations in the island group of Valassaaret, Gulf of Bothnia. *Annales Zoologici Fennici*, 1: 153-277.
- Hill, D. 1988. Population dynamics of the avocet (*Recurvirostra avosetta*) breeding in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 57: 669-683.
- Howe, H. F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the common grackle. *Ecology*, 57: 1194-1205.
- Hoyt, D. F. 1979. Practical methods for estimating volume and fresh weight of birds eggs. *The Auk*, 96: 73-77.
- Hunt, G. L., Jr.; Z. A. Eppley y D. C. Schneider. 1986. Reproductive performance of seabirds: the importance of population and colony size. *The Auk*, 103: 306-317.
- James, R. A., Jr. 1991. Sex roles in parental care of the Black-necked Stilt (*Himantopus mexicanus*) in Southern California. M. Sc. thesis, California State University, Long Beach, 84 pp.
- Johnson, D. H. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *The Auk*, 96: 651-661.

- _____ y T. L. Shaffer. 1990. Estimating nest success: when Mayfield wins. *The Auk*, 107: 595-600.
- Jönsson, P. E. y T. Alerstam. 1990. The adaptive significance of parental role division and sexual size dimorphism in breeding shorebirds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 301-314.
- Klett, A. T. y D. H. Johnson. 1982. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies. *The Auk*, 99: 77-87.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea*, 58: 1-124.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size in the Partridge (*Perdix perdix*). *Journal of Animal Ecology*, 16: 19-25.
- _____. 1964. Significance of clutch-size in Swift and Grouse. *Nature*, 203: 98-99.
- _____. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lessells, C. M. y P. T. Boag. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 104: 116-121.
- Low, S. H. 1935. Methods of trapping shore birds. *Bird-Banding*, 6: 16-22.
- Lundberg, C. A. y R. A. Väisänen. 1979. Selective correlation of egg size with chick mortality in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). *The Condor*, 81: 146-156.
- Maclean, G. L. 1972. Clutch size and evolution in the Charadrii. *The Auk*, 89: 299-324.
- Makkink, G. F. 1936. An attempt at an ethogram of the European Avocet. *Ardea*, 25: 1-62.
- Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, 73: 255-261.
- _____. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, 87: 456-466.
- McKinney, F.; K. M. Cheng y D. J. Bruggers. 1984. Sperm competition in apparently monogamous birds. En: *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Ed. R. L. Smith. Academic Press. Inc.
- Miller, E. H. 1979. Egg size in the Least Sandpiper *Calidris minutilla* on Sable Island, Nova Scotia, Canada. *Ornis Scandinavica*, 10: 10-16.

- Miller, H. W. y D. H. Johnson. 1978. Interpreting the results of nesting studies. *Journal of Wildlife Management*, 42: 471-476.
- Mills, J. A. y J. P. Ryder. 1979. Trap for capturing shore and seabirds. *Bird-Banding*, 50 (2): 121-123.
- Moss, R. y A. Watson. 1982. Heritability of egg size, hatch weight, body weight, and viability in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *The Auk*, 99: 683-686.
- _____; A. Watson; P. Rothery y W. W. Glennie. 1981. Clutch size, egg size, hatch weight and laying date in relation to early mortality in Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus* chicks. *The Ibis*, 123: 450-462.
- Murphy, R. C. 1955. Bird-netting as a technique for banding shore-birds. *Bird-Banding*, 26: 159-161.
- Murton, R. K.; N. J. Westwood y J. Isaacson. 1974. Factors affecting egg-weight, body-weight and moult of the Wood-pigeon *Columba palumbus*. *The Ibis*, 116: 52-73.
- Newton, I. (ed.). 1989. *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press. London.
- Nol, E. 1986. Sex roles in the American Oystercatcher. *Behaviour*, 95: 232-260.
- Nolan, V., Jr. y C. F. Thompson. 1978. Egg volume as a predictor of hatchling weight in the Brown-headed Cowbird. *The Wilson Bulletin*, 90: 353-358.
- O'Connor, R. J. 1975. Egg weight and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *The Condor*, 81: 133-145.
- Ojanen, M.; M. Orell y R. A. Väisänen. 1979. Role of heredity in egg size variation in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 10: 22-28.
- Olney, P. J. S. 1970. Studies of Avocet behaviour. *British Birds*, 63: 206-209.
- Owen, D. F. 1960. The nesting success of the heron *Ardea cinerea* in relation to the availability of food. *Proceedings of the Royal Zoological Society of London, serie b*, 133: 597-617.
- Paynter, R. A. 1951. Clutch-size and egg mortality of Kent Island Eiders. *Ecology*, 32: 497-507.

- Peakall, D. B. 1960. Nest records of the Yellow-hammer. *Bird Study*, 7: 94-102.
- Perrins, C. M. y T. R. Birkhead. 1983. *Avian Ecology*. Blackie. Glasgow y London.
- Peterson, R.; G. Mountfort y P. A. D. Hollom. 1989. *Guía de campo de las aves de España y de Europa*. 4ª edición. Ed. Omega.
- Pienkowski, M. W.; C. S. Lloyd y C. D. T. Minton. 1979. Seasonal and migrational weight changes in Dunlins. *Bird Study*, 26: 134-148.
- Pierce, R. J. 1984. Plumage, morphology, and hybridisation of New Zealand Stilts, *Himantopus spp.* *Notornis*, 31: 106-130.
- _____. 1986. Differences in susceptibility to predation during nesting between Pied and Black Stilts (*Himantopus spp.*). *The Auk*, 103: 273-280.
- Potts, W. K. y T. A. Sordahl. 1979. The gong method for capturing shorebirds and other ground-roosting species. *North American Bird Bander*, 4 (3): 106-107.
- Preston, F. W. 1968. The shapes of birds' eggs: mathematical aspects. *The Auk*, 85: 454-463.
- _____. 1969. Shapes of birds' eggs: extant North American families. *The Auk*, 86: 246-264.
- _____. 1974. The volume of an egg. *The Auk*, 91: 132-138.
- Principe, W. L., Jr. 1977. A hybrid american avocet x black-necked stilt. *Condor*, 79: 128-129.
- Purdy, M. A. y E. H. Miller. 1988. Time budget and parental behavior of breeding American Black Oystercatchers (*Haematopus bachmani*) in British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 1742-1751.
- Rice, D. W. y K. W. Kenyon. 1962. Breeding cycles and behavior of Laysan and Black-footed Albatrosses. *The Auk*, 79: 517-567.
- Robert, M. y R. McNeil. 1989. Comparative day and night feeding strategies of shorebird species in a tropical environment. *Ibis* 131: 69-79.
- Rubio, J. C. 1985. Descripción ecológica del Paraje Natural de las Marismas del Odiel. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- Rubio, J. C. y M. E. Figueroa. 1983. Medio físico, vegetación y evolución de las marismas de los ríos Odiel y Tinto (Huelva). *Estudios Territoriales*, 9: 59-86.

- Schifferli, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. *The Ibis*, 115: 549-558.
- Senner, S. F.; G. C. West y D. W. Norton. 1981. The spring migration of Western Sandpipers and Dunlins in south central Alaska: numbers, timing, and sex ratios. *Journal of Field Ornithology*, 52: 271-284.
- Seriot, J. 1989. Données sur la population d'Echasses blanches (*Himantopus himantopus*) du Languedoc-Roussillon. *Nos Oiseaux*, 40 (1): 1-10.
- Serrano, P. y J. Cabot. 1984. Datos sobre la alimentación de avoceta (*Recurvirostra avosetta*) en el estuario del Guadiana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11 (1): 143-146.
- _____; J. Cabot y J. Fernández. 1983. Dieta de la cigüeñuela (*Himantopus himantopus*) en las salinas del estuario del Guadiana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 10 (1): 55-69.
- Serventy, D. L.; D. S. Farner; C. A. Nicholls y N. E. Stewart. 1962. Trapping and maintaining shore birds in captivity. *Bird-Banding*, 33 (3): 123-130.
- Sibley, C. G.; J. E. Ahlquist y B. L. Monroe, Jr. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *The Auk*, 105 (3): 409-423.
- Siegel, S. 1970. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Editorial Trillas.
- Silver, R.; H. Andrews y G. F. Ball. 1985. Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. *The American Zoologist*, 25: 823-840.
- Simmons, K. E. L. y R. W. Crowe. 1953. Displacement-sleeping in the avocet and oystercatcher as a reaction to predators. *British Birds*, 46: 405-410.
- Slagsvold, T.; J. Sandvik; G. Rofstad; O. Lorentsen y M. Husby. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk*, 101: 685-697.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Comp., San Francisco.
- Sordahl, T. A. 1980 a. Antipredator behavior and parental care in the American Avocet and Black-necked Stilt (Aves, Recurvirostridae), Ph. D. Diss. Utah State University, 233 pp.

- _____. 1980 b. A nest trap for recurvirostids and other ground-nesting birds. *North American Bird Bander*, 5 (1): 1-3.
- _____. 1982. Antipredator behavior of American Avocet and Black-necked stilt chicks. *Journal of Field Ornithology*, 53 (4): 315-325.
- _____. 1986. Evolutionary aspects of avian distraction display: variation in American Avocet and Black-necked Stilt antipredator behavior. En: *Deception. Perspectives on human and nonhuman deceit*. Ed. por R. W. Mitchell y N. S. Thompson. State University of New York Press.
- _____. 1990. Sexual differences in antipredator behavior of breeding American Avocets and Black-necked Stilts. *The Condor*, 92: 530-532.
- Stonehouse, B. 1963. Egg dimensions of some Ascension Island sea-birds. *The Ibis*, 103: 474-479.
- Studer-Thiersch, A. y P. Studer-Thiersch. 1968. Sobre aves acuáticas en una laguna del interior de Andalucía (observaciones de marzo a junio de 1967). *Ardeola*, 14: 167-174.
- Sueur, F. 1984. Quelques données sur la reproduction de l'Avocette (*Recurvirostra avosetta*) dans le Marquenterre (Somme). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, 54 (2): 131-136.
- Tacha, T. C.; P. A. Vohs y G. C. Iverson. 1985. A comparison of interval and continuous sampling methods for behavioral observations. *Journal of Field Ornithology*, 56 (3): 258-264.
- Thompson, M. C. y R. L. DeLong. 1967. The use of cannon and rocket-projected nets for trapping shorebirds. *Bird-Banding*, 38 (3): 214-218.
- Tinarelli, R. 1987 a. Wintering biology of the Black-winged Stilt in the Mahgreb region. *Wader study Group Bulletin*, 50: 30-34.
- _____. 1987 b. Aspetti della biologia invernale dell'Avocetta *Recurvirostra avosetta* in alcune zone umide costiere del Nord Adriatico. *Avocetta*, 11: 37-45.
- _____. 1990. Risultati dell'indagine nazionale sul Cavaliere d'Italia *Himantopus himantopus* (Linnaeus, 1758). *Ricerche di Biologia della Selvaggina*, 87: 1-102.