

Curso 2004/05
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/17
I.S.B.N.: 84-7756-647-X

JOSÉ CARRILLO HIDALGO

Factores determinantes del éxito reproductivo
del cernícalo vulgar *Falco tinninculus*
en la isla de Tenerife

Director
JOSÉ MIGUEL APARICIO MUNERA



SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS
Serie Tesis Doctorales

A CARMEN Y FRANCISCO, MIS PADRES

A FINI, JORGE Y CRISTINA

“En cualquier caso, recuerda que jamás debes rendirte ante los obstáculos que encuentres en la vida. Antes bien, acepta dichas dificultades como un aspecto más del aprendizaje y, entonces, sacándoles partido, te resultará mucho más fácil avanzar”.

*Matilde Asensi
Peregrinatio
Editorial Planeta, S. A., 2004
Barcelona*

“La Historia de la Humanidad no ha sido otra cosa hasta el día que una sucesión incesante de guerras y talas de bosques. Y ya que, inexcusablemente, los hombres tenemos que servirnos de la Naturaleza, a lo que debemos aspirar es a no dejar huella, a que se `nos note´ lo menos posible. Gastar lo que no puede repenirse puede obedecer a una exigencia de un estadio de civilización veraz, que a nosotros mismos, sus autores, nos ha sorprendido, pero terminar con aquello que nos es imprescindible y cuyo final puede preverse, revela un índice de rapacidad que dice muy poco a favor de la escala de valores que rige en el mundo contemporáneo.

El primer paso para cambiar la tendencia del desarrollo y, en consecuencia, de preservar la integridad del Hombre y de la Naturaleza, radica en ensanchar la conciencia moral universal. Si la aventura del progreso, tal como hasta el día la hemos entendido, ha de traducirse inexorablemente, en un aumento de la violencia y la incomunicación; de la autocracia y la desconfianza; de la injusticia y la prostitución de la Naturaleza; del sentimiento competitivo y del refinamiento de la tortura; de la explotación del hombre por el hombre y de la exaltación del dinero, en ese caso, yo, gritaría ahora mismo: `¡ Que paren la Tierra, quiero apearme!´ “.

Miguel Delibes

Un mundo que agoniza.

Plaza & Janes. 1994

Barcelona

PREFACIO

No siempre es grato acometer una tarea de esta envergadura, *quasi* un “proyecto de vida” a juzgar por el tiempo invertido en ella, cuando se tiene que compartir con otras actividades que constituyen el *modus vivendi*. La presentación y defensa de este trabajo aglutina una mezcla de sensaciones contrapuestas: Valor, por haber decidido enfrentarme a este reto (“No nos falta valor para emprender ciertas empresas porque sean difíciles, sino que son difíciles porque nos falta el valor para emprenderlas”); desilusión, por el excesivo tiempo invertido en la tarea, anormal en este tipo de proyectos; satisfacción, por haber vencido innumerables dificultades durante muchos años (“Triunfamos hasta el nivel de nuestra capacidad de superar la adversidad”); pesimismo, ante la idea de que no pueda constituir una puerta de acceso a un mundo laboral en consonancia con mi vocación; orgullo, por haber derrotado la desesperanza y haber aprendido a defenderme de ella con la voluntad, la perseverancia y la paciencia (“En la lucha entre la piedra y el agua, el agua siempre triunfa y se abre camino. No por su consistencia, sino por su persistencia”).

Quedan atrás muchos sinsabores que afligen al estudioso en las largas jornadas campestres: la muerte de familias completas de cernícalos a causa de los biocidas, el expolio y la destrucción de sus nidos a manos de ignorantes; los tediosos muestreos para averiguar la disponibilidad de las presas de los

cernícalos; las innumerables caminatas cargado con abundante impedimenta y soportando temperaturas de hasta 45° C al sol, ... No obstante, creo que el estudio en la Naturaleza debe ir acompañado de una exaltación del espíritu, de un sentirse en plena armonía con el medio, percibiendo sensaciones inefables en otros ámbitos del acontecer humano. Para el biólogo de campo el disfrute del paisaje, el vuelo de las aves, el hallazgo de un nido nuevo, el descubrimiento de una pauta conductual desconocida,... es la parte más "sabrosa" del estudio. Sin dejar de ser esencial, desde luego, "otro cantar" es la elaboración de los datos. La ausencia de contacto con la Naturaleza ensombrece en muchas ocasiones el ánimo del naturalista y hace un tanto tediosas esas jornadas de gabinete. Sin embargo, no nos engañemos, pues como decía el ilustre ecólogo González Bernáldez "Lo que no se publica no existe". Así que todo ese disfrute y esas observaciones en plena Naturaleza deben ser transmitidos a otros en pro del conocimiento y la conservación.

Lamentablemente, muchos bellos lugares que fueron visitados para este estudio están hoy modificados y/o sepultados bajo toneladas de acero, hierro y cemento, ante el avance irrefrenable del no entendido "progreso" humano. Incluso, sublimando lo absurdo, puesto que para nada sirve, se destruyen barrancos por el vertido incontrolado de escombros procedentes de la construcción de instalaciones próximas. Estos lugares jamás servirán para futuros estudios, o simplemente, para solazarse en ellos. Ignominiosa e inefablemente, se permite destruir aquello que se está promocionando como

imagen turística de Tenerife, su Naturaleza, reduciendo muchas zonas de la isla a “jardines más o menos naturales” rodeados de “progreso”. En estos tiempos es casi imposible pasear por las “medianías” tinerfeñas o las zonas más bajas sin tener tropiezos con estructuras fabricadas por el hombre. ¿Estamos convencidos de que esta situación nos conducirá a buen puerto?

Con el paso del tiempo la serenidad y el conocimiento, entendido éste en el sentido más amplio, brotan en el ser humano. Sin embargo, y aunque lo dicho sea cierto, después de todos estos años observando, leyendo, estudiando, escuchando, viviendo, de algo estoy seguro: lo poco que sé. ¡Cuanta razón tenía Sócrates!

AGRADECIMIENTOS

Cuenta mi madre que ya desde muy niño “eso de los animales” siempre me atrajo. En los albores de mi pubertad, época que hoy parece pertenecer al mundo onírico, disfrutaba tomando anotaciones sobre la vida de la fauna salvaje delante de una televisión en blanco y negro. Aquellos primeros documentales emitidos en la televisión española eran narrados por una voz envolvente, la del naturalista Félix Rodríguez de la Fuente, que nos deleitaba relatando la vida de diversos vertebrados. No puedo aseverar si vine a este mundo con esta vocación, la adquirí en mi infancia o quizás, naciera fruto de aquella pasión divulgadora de Félix. Lo cierto es que arde en mis entrañas hace casi tantos años como los que dicen que tengo. Por ello, no dudé acerca de los estudios universitarios que tenía que cursar. Mis padres fueron los primeros cimientos de mis desvelos faunísticos, pues en una época en que aquello de la Biología era poco menos que desconocido (se estilaba estudiar Derecho, Medicina, Ingeniería o Arquitectura) no se opusieron lo más mínimo a que estudiara Ciencias Biológicas. Con buen criterio, mi padre siempre dice que hay que estudiar lo que a uno le gusta. Empero, mi madre tuvo que soportar desconsolada mis largas ausencias, pues ora estaba en la Facultad, ora en el Parque Zoológico de Barcelona, ora en el campo, cualquier día de la semana.

A los pocos meses de comenzar el primer curso universitario recibí la información de un cursillo de Ornitología impartido por el carismático Salvador Filella en el Museo de Zoología de Barcelona. Ávido de aprender todo cuanto pudiera sobre vertebrados e intentando soportar la aridez de contenidos de aquellas asignaturas de primero de Biología, me inscribí en aquel cursillo sin pensarlo. Después siguieron otros cursillos de Ornitología y una estancia prolongada en dicho Museo. Aquello me gustaba, pero no conseguía “tocar pluma”, así que “de la mano” de Salvador Filella ingresé como becario en la “Reserva de aves rapaces” del Parque Zoológico de Barcelona, centro pionero en España en la recuperación de aves de presa a mediados de los años 70 del siglo pasado. De esa manera y desde entonces, mi afición y vocación son las aves, y en especial las rapaces. Vaya, pues, mi agradecimiento a Salvador, con quien di los primeros pasos en la Ornitología, y mi recuerdo a todos los amigos catalanes con quienes tanto disfruté en el campo (Jordi Canut, Enric Carrera, Enrique García Serrano, Albert Martínez Vilalta, Isabel Martínez Vilalta, Jordi Muntaner, Jordi Sargatal, Jordi Ticó y Xavier Vilagrasa).

Recuerdo los comentarios de un colega que desarrolló su investigación doctoral en circunstancias similares a las mías. Comentaba con orgullo la colaboración prestada por su familia en ciertas fases de campo y como aquello sirvió para fortalecer los lazos familiares y sensibilizar a sus hijos sobre el delicado equilibrio de los ecosistemas. Mi

familia directa, Fini, Jorge y Cristina, hicieron suyo el tópico de las familias de los amantes de la Naturaleza, la ausencia del naturalista. Pero el entusiasmo por ayudarme y compartir conmigo jornadas de campo fue un acicate para ellos. Nunca olvidaré esos días de prospección de nidos, o las jornadas de trampeo de ratones y lagartos compartidas con ellos, cuando aún mis hijos eran chiquillos. Fini ha sido, es, un baluarte contra la desesperación, el pesimismo, la desilusión; incitándome a no desfallecer, ayudándome a seguir mis estudios ornitológicos, mi vocación. Gracias Fini.

Hace muchos años me presentaron a un muchacho recién licenciado en Ciencias Biológicas, entusiasta de las aves y de los cernícalos, en un Congreso Nacional de Ornitología. Su buen hacer le guió hacia el camino de la Ciencia y con el paso del tiempo quiso el destino que fuera mi director de tesis. El Dr. José Miguel Aparicio Munera supo entender, a diferencia de otros, mi situación especial de doctorando y el significado que esta investigación tiene para mí. Él, como yo, cultivó la noble virtud de la paciencia y me apoyó, asesoró, estimuló siempre y revisó los manuscritos. Perdurarán en mi recuerdo nuestras conversaciones y sus mensajes electrónicos desmitificando la Ciencia e insistiendo en el duro camino de los científicos. Pero sus frases de aliento y disquisiciones filosóficas, psicológicas y existenciales fue lo que más hondo calado tuvo en mí. Gracias José Miguel.

Enrique González Dávila me asesoró pacientemente en el procesamiento de datos y análisis estadístico. Juntos, hablando y analizando datos, soportamos durante muchas horas el frío y la humedad en su despacho de la Universidad lagunera. Hábil en la captación de realidades abstractas y en el procesamiento estadístico, Enrique siempre estuvo dispuesto para asesorarme, con la alegría y amabilidad que le caracterizan, a pesar de la maraña de actividades que le ocupan.

Otrora escaladores activos y diestros en el manejo de las cuerdas, anclándolas en los sitios más inverosímiles, José Manuel Moreno y Juan Moreno accedieron, descolgándose, a muchos nidos de difícil situación, permitiéndome ver lo que para mí era invisible. Juan madrugó lo inimaginable para llegar a tiempo a nidos lejanos, y compartió conmigo sus deliciosas viandas caseras y no pocos conocimientos de la Vida que no supe interpretar aquellos días.

En un trabajo de campo de esta envergadura siempre intervienen un sinfín de colaboradores entusiastas. Rondaba la primavera de 1985 cuando conocí a Nicolás Trujillo Martín, por aquel entonces un muchacho de lengua cabellera negra y espesa barba, uniformado de verde camuflaje. Sureño de pro, Nicolás me inició en el conocimiento geográfico de los bellos barrancos que surcan el sur de Tenerife, me acompañó durante interminables y calurosas jornadas, me ayudó en algunos muestreos de

presas de Cernícalo, me mostró numerosos nidos, me cedió las imágenes fotográficas que ilustran los capítulos y, lo que es más importante, me brindó su amistad. Otras muchas personas aportaron su colaboración en el campo (C) y/o sus observaciones (O): Manuel Arechavaleta (C), Manuel E. Baute (O), Rubén Barone (O), Sixto Cozzi (C), David Espinosa (C), Víctor García (O), Manuel Garrido (C), Manuel González (O), Elizabeth Hernández (C), José Juan Hernández (C), Lázaro Herrera (C), Carlos Izquierdo (C), Aurelio Martín (C, O), José Pedro Martín (C), Alfonso Quintero (C), Beneharo Rodríguez (O), Cristóbal Rodríguez (O), Ernesto Sevilla (C), Felipe Siverio (C, O), José Antonio Tabares (C), Alexander Toledo (O), Francisco J. Triana (C, O) y Domingo Trujillo (C, O). Espero no olvidar a nadie.

Experimenté, por suerte, un marasmo existencial que hizo zozobrar todos mis cimientos, hasta el punto que, incluso, eclipsó mi entusiasmo por la Ornitología algunos años. Tuve la dicha de conocer a Alfonso y a Laura, quienes me ayudaron a salir de “esa noche oscura del alma”.

Algunos cabreros sureños, como Juan Delgado y, sobre todo, Plácido Marrero me acogieron ofreciéndome su sencillez, sus conocimientos, su hospitalidad y el hallazgo de algunos nidos.

Santiago Mañosa (Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad Central, Barcelona) realizó la medición de las cáscaras de los huevos.

Rafael Mateo y Raimon Guitart (Laboratorio de Toxicología, Facultad de Veterinaria, Universidad Autónoma, Barcelona) efectuaron el análisis de biocidas.

Luis M^a Carrascal (Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid) me asesoró sobre los muestreos de campo para averiguar la disponibilidad de las presas de los cernícalos.

Ricardo Díaz (Departamento de Edafología, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife) y Juan Carlos Sánchez (Laboratorio de Ecotoxicología, Facultad de Ciencias del Medio Ambiente, Universidad de Castilla La Mancha, Toledo) me informaron sobre los estudios de biocidas efectuados en Tenerife, proporcionándome interesantes separatas al respecto.

Brigitte Bannert (Institut für Zoologie, A G Protozoologie, Freie Universität Berlin, Berlin) me proporcionó la bibliografía alemana, traduciendo parte de ella. Rafael Zamora (Fundación Loro Parque, Puerto de la Cruz, Tenerife) me ayudó en la traducción de algunas separatas en alemán. Juan Carlos Illera (Departamento de Biología Animal, Universidad

de La Laguna) me alentó y sugirió alguna idea en la fase final de esta Memoria, proporcionándome algunas separatas. Juan Domingo Delgado (Departamento de Ecología, Universidad de La Laguna), también me ayudó en la búsqueda y cesión de separatas.

Francisco Pérez Padrón y el personal del Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (Valle de Guerra, Tenerife) me informaron sobre diversos aspectos de los plaguicidas utilizados en esta isla.

El texto se benefició de las revisiones efectuadas por José Miguel Aparicio (Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC-Madrid e Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, CSIC-Ciudad Real), Miguel Molina (Departamento de Biología Animal, UDI de Fisiología Animal, Universidad de La Laguna, Tenerife), Aurelio Martín (Departamento de Biología Animal, UDI de Zoología, Universidad de La Laguna, Tenerife), Erkki Korpimäki y Jari Valkama (Departamento de Biología, Sección de Ecología, Universidad de Turku, Finlandia), Alex Kacelnik (Departamento de Zoología, Universidad de Oxford, Reino Unido), Rafael Mateo y Raimon Guitart (Laboratorio de Toxicología, Facultad de Veterinaria, Universidad Autónoma, Barcelona), Ian Newton (Centro de Ecología e Hidrología, Huntingdon, Cambridgeshire, Reino Unido), Andrew Village (Reino Unido), James Bednarz (Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad del Estado de

Arkansas, Estados Unidos), Brian L. Sullivan (PRBO Conservation Science, Stinson Beach, California, Estados Unidos) y dos revisores anónimos.

Allá por el año 1986 comenzó mi periplo en el Departamento de Biología Animal (Zoología) de la Facultad de Biología de la Universidad de La Laguna, donde fui bien acogido. Fueron aquellos años, de una segunda juventud, pródigos en compañerismo, amistad, trabajos e ilusiones compartidos sobre todo con Rosa M^a Arnay, Guillermo Delgado, Rafael García (Felo), Elizabeth Hernández, Aurelio Martín, Manuel Nogales, Vicente Quilis, Francisco Santana y Alfredo Valido. Aunque años más tarde la comunión del grupo se truncaría y cada uno tomaría un rumbo distinto, aquella época será difícil de olvidar.

Los lugareños me permitieron el acceso a sus terrenos. Recuerdo a un horticultor que se ocultó varias jornadas para averiguar qué diantre hacía un individuo, solo como yo, tanto tiempo en su finca. Agazapado entre arbustos, creyendo muchas veces que no le veía, escudriñaba mi faena. Cuando le conocí y dialogamos “hicimos buenas migas”; incluso me regaló hortalizas.

Alejandro Martínez Abraín (Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, CSIC-UIB, Valencia) me proporcionó información no publicada sobre la nidificación del Cernícalo en las islas Columbretes.

Jordi Muntaner (Dirección General de Biodiversidad, Servicio de Protección de Especies, Palma de Mallorca) me puso en contacto con Antoni Mestre y Sebastiá Vidal. Toni y Tiá, sin dudarlo, desbrozaron meticulosamente de sus cuadernos de campo los datos que necesitaba, y me transmitieron una información inédita excelente sobre la reproducción del Cernícalo en Mallorca.

Ángeles Tapia, Antonio Tapia y Jacinto Barquín me ayudaron en el procesamiento de algunas tablas y mapas.

Carlos Gogoy me ayudó a encontrar un artículo de un periódico local, después de recorrer varias bibliotecas en Las Palmas de Gran Canaria.

A David Pérez de la Rosa y a Tilman Scheckenbach, vecinos y buenos amigos, les debo sus consejos en informática, el hallazgo del nombre completo de ciertas revistas y la compaginación final del manuscrito.

Alberto Brito e Ignacio Lozano (Departamento de Biología Animal, UDI Ciencias Marinas, Universidad de La Laguna) también me aconsejaron durante el proceso de compaginación y me ofrecieron apoyo logístico en muchas ocasiones.

Jorge Pais tuvo a bien cederme su bello dibujo a plumilla de la pareja de cernícalos que ilustra el capítulo II. Jesús Palmero me permitió que

algunas fotografías tuyas acompañaran los títulos de ciertos capítulos y la exposición-defensa de esta Memoria.

Por supuesto, a todos aquellos cernícalos que soportaron estoicamente mis molestias todos estos años.

A TODOS GRACIAS POR LA AYUDA DESINTERESADA, EL TIEMPO Y EL ESFUERZO INVERTIDOS EN MI.

Tampoco debo olvidar mi agradecimiento a aquellos personajes ignominiosos que, no por casualidad, jalonan estratégicamente nuestras vidas. Porque gracias a su despecho y, sin que ellos sean conscientes de la realidad oculta, nos ayudan a crecer en la faceta suprema del ser humano, la espiritual. Dichos personajes, que aparecieron durante el desarrollo de esta Memoria, involucrados o no con ella, también obtendrán por sí mismos, algún día, su compensación a tales acciones infaustas (“En el universo no hay deuda que no se salde”, [Deepak Chopra]).

ÍNDICE

	página
Capítulo I	1
Introducción general	
Estrategias reproductivas en aves: planteamientos generales	2
I - Estrategias reproductivas de aves Falconiformes	5
II - Estrategias reproductivas de aves en islas	7
IIa - Las aves de las Islas Canarias	9
III - Estrategias reproductivas de aves en ambientes desérticos	11
Variaciones geográficas en los parámetros reproductivos de las aves	13
El Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i>	15
I - El Cernícalo Vulgar en las Islas Canarias	18
Repercusión de los biocidas organoclorados en las aves	19
Importancia de la defensa del nido frente a intrusos inter- específicos en el éxito reproductivo de las aves	22
Objetivos de la Memoria de Tesis Doctoral	24
Bibliografía	28
Capítulo II	51
Antecedentes sobre la historia natural reproductiva del Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i> en las Islas Canarias	
Bibliografía	55
Capítulo III	60
Biología reproductiva y características de los nidos del Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i> en distintos hábitats en una isla Atlántica	
Resumen	61

Introducción	62
Métodos	64
Área de estudio y especie	64
Métodos generales	66
Análisis	68
Resultados	69
Características de los nidos	69
Período de puesta	70
Tamaño de puesta y número de pollos	79
Éxito reproductivo	81
Fracaso de nidos	82
Discusión	82
Características de los nidos	82
Ciclo reproductivo	85
Tamaño de puesta y número de pollos	86
Bibliografía	90
Capítulo IV	102
Presencia de biocidas organoclorados en huevos de Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i> en la isla de Tenerife	
Introducción	103
Material y métodos	106
Resultados y discusión	107
Bibliografía	114
Capítulo V	123
Comportamiento de defensa del nido en el Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i> frente a predadores humanos	
Resumen	124

Introducción	125
Métodos	129
Especie y área de estudio	129
Métodos generales	130
Protocolo experimental	132
Resultados	133
Diferencias sexuales en la defensa del nido	133
Efecto de la accesibilidad del nido	134
Efecto del valor de la descendencia	135
Efecto de la densidad de predadores	136
Efecto de la disponibilidad de presas	137
Agresividad defensiva y predadores	137
Discusión	139
Bibliografía	145
Capítulo VI	153
Variaciones geográficas en los parámetros reproductivos del Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i> en la región del Paleártico Occidental	
Resumen	154
Introducción	155
Material y métodos	161
Resultados	165
La fecha de puesta	165
El tamaño de puesta	167
El número de pollos	171
Discusión	173
La fecha de puesta	173
El tamaño de puesta y el número de pollos	177

Bibliografía	185
Capítulo VII	204
Influencia del clima en la reproducción del Cernícalo Vulgar <i>Falco tinnunculus</i> en un ambiente semidesértico insular	
Resumen	205
Introducción	206
Material y métodos	210
Área de estudio y especie	210
Métodos generales	212
Disponibilidad de presas	213
Análisis	214
Resultados	216
Precipitación y temperatura	216
Disponibilidad de presas	218
Fecha de puesta	221
Tamaño de puesta y número de pollos	223
Discusión	225
La fecha de la puesta	226
El tamaño de puesta y el número de pollos	228
Bibliografía	232
Capítulo VIII	242
Conclusiones	

CAPÍTULO I

Introducción general

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN AVES:

PLANTEAMIENTOS GENERALES

La reproducción de las aves es uno de los aspectos biológicos que secularmente ha atraído la atención de ecólogos y ornitólogos (Moreau, 1944; Lack, 1947, 1948, 1950; Cody, 1966; Ricklefs, 1977; Martin, 1987; Bautista y Pantoja, 2000). El propio Darwin (1859) comentó que la diferencia en el tamaño de puesta no determina el número de individuos que puede soportar un territorio y que “.....un gran número de huevos tiene alguna importancia para las especies que dependen de una cantidad variable de comida”; pero que “la verdadera importancia de un gran número de huevos es compensar la mucha destrucción en algún período de la vida, y este período, en la mayoría de los casos, es un período temprano. Si un animal puede de algún modo proteger sus propios huevos y crías, pueden producirse en corto número y, sin embargo, el promedio de población puede mantenerse perfectamente”.

La complejidad y variedad del comportamiento de las aves se manifiesta especialmente durante la reproducción (Young, 1977). Las aves han desarrollado diversas estrategias reproductivas (duración del período reproductivo, variación en las fechas de las puestas, diferenciación en el

número y dimensiones de los huevos puestos, duración de la incubación, frecuencia en las puestas de reemplazo) siendo favorecidas por la selección natural aquellas que produzcan el mayor número de crías posible, que a su vez sean aptas para reproducirse, sin comprometer la supervivencia de los padres y su futura reproducción (Ricklefs, 1977; Phillips et al., 1985; Clutton-Brock, 1991). La selección natural, por tanto, tenderá a favorecer aquellas estrategias vitales que optimicen el gasto de los padres invertido en la reproducción.

Uno de los ejes centrales en Ecología evolutiva es la identificación de los factores que controlan el esfuerzo reproductivo (Crowell y Rothstein, 1981). Podríamos considerar, generalizando, que el éxito reproductivo está determinado por las interacciones intra-específicas, inter-específicas, con otros seres y con agentes no biológicos del entorno (Cody, 1971). Más concretamente, la eficacia reproductiva puede estar afectada por diferencias morfológicas, de edad, conductuales, de sexo, del tipo y del éxito de emparejamiento, de optimización del tamaño de huevos y puestas, de selección del hábitat apropiado, de longevidad y de supervivencia de las crías (Cody, 1971; Immelmann, 1971; Slagsvold, 1982; Perrins y Birkhead, 1983; Clutton-Brock, 1988; Birkhead y Møller, 1992; Ligon, 1999).

Dos de las características más importantes que determinan la ecología reproductiva de las aves, y por tanto, que marcan el éxito

reproductivo de los individuos, son la época de nidificación y el tamaño de la puesta (Perrins y Birkhead, 1983). Estas dos decisiones que debe tomar un ave reproductora, cuándo comenzar a poner y cuántos huevos poner, a menudo tienen consecuencias profundas sobre el número de pollos que sobreviven (Daan et al., 1990). La época reproductiva estaría marcada por “causas, o factores, próximos”, como el fotoperíodo, que actúan a través del sistema endocrino y fisiológico de las gónadas y estimulan a las aves a criar en una época determinada y “causas, o factores, últimos”, como la disponibilidad adecuada de alimento para criar los pollos, que afectan el tiempo de nidificación (Baker, 1938; Lack, 1950). La duración del período reproductivo es variable y depende tanto del tiempo que dure cada fase del proceso como de la duración de la época favorable. Así, en regiones nórdicas, del Ártico o en especies grandes de desarrollo lento sólo se dispone de tiempo suficiente para hacer una puesta; mientras que en regiones templadas o en aves pequeñas, como los Passeriformes, pueden producirse dos o tres puestas (Immelmann, 1971; de Juana, 1992). En definitiva, las fuerzas evolutivas favorecen la reproducción en aquel período durante el cual los padres disponen de suficiente alimento para criar los pollos con éxito (Lack, 1950; Perrins y Birkhead, 1983).

Además de necesitar sitios adecuados para criar (Newton, 1979; Wiens 1989), el alimento es uno de los condicionantes principales en la reproducción de las aves (Lack, 1950, 1968; Drent y Daan, 1980; Martin,

1987; pero ver Murphy, 2000), y actúa como regulador del inicio de la puesta (factores próximos y últimos, Perrins, 1970; Daan et al., 1988; Aparicio, 1998), del tamaño de los huevos (factores próximos y últimos; Pierotti y Bellrose, 1986), del tamaño de la puesta (Högstedt, 1981; Daan et al., 1988), del crecimiento y número de las crías (factores últimos; Phillips et al., 1985) y de la supervivencia de los padres (Martin, 1987, 1992). Sin embargo, otros factores como el fotoperíodo (factor próximo), la temperatura, la lluvia, la nieve, los vientos fuertes (Lack, 1950; Immelman, 1971; Elkins, 1983), el riesgo de predación (Lima, 1987), el tipo de hábitat (Isenmann, 1987; Blondel et al., 1993), y la defensa de las crías frente a predadores realizada por los padres (factores últimos; Andersson et al., 1980; Martindale, 1982; Redondo, 1989) influyen en el desarrollo de la reproducción, en mayor o menor grado, según la posición geográfica considerada (Phillips et al., 1985; Sanz, 1998).

I. Estrategias reproductivas de aves Falconiformes

Como en otras aves, el éxito reproductivo en las Falconiformes es muy variable, no sólo en una misma especie sino también entre años o

regiones (Johnsgard, 1990). Las estrategias más comunes en este grupo de aves están relacionadas con el tamaño corporal (Newton, 1979): Las especies más grandes tienen una madurez sexual retardada, ciclos reproductivos extensos, tamaño de puesta reducido, índice de reclutamiento bajo, son potencialmente longevas y pueden sobrevivir largos períodos ante la escasez de alimento; por ello, la reproducción puede verse dificultada en ciertos años (estrategia de la k). Las especies pequeñas alcanzan la madurez sexual con prontitud, tienen ciclos reproductivos cortos, tamaño de puesta grande, índice de reclutamiento alto, son poco longevas y muy vulnerables a la predación y a la escasez de alimento; tales condiciones, probablemente, les facilita la reproducción (estrategia de la r).

Las estrategias reproductivas de muchas rapaces diurnas se ven afectadas por la diferencia ponderal y de talla entre la pareja. En muchas Falconiformes, a diferencia de la mayoría de grupos de aves, la hembra es de mayor tamaño que el macho. Es el fenómeno conocido como dimorfismo sexual inverso (Snyder y Wiley, 1976).

La mayoría de especies tienen una sola puesta en el ciclo reproductivo, algunas realizan una puesta cada dos años (Lack, 1968), pero las más pequeñas, con ciclos cortos, pueden realizar incluso dos puestas si la estación es favorable (Newton, 1977). Se ha sugerido una relación entre

el tamaño de puesta y el tipo de alimentación y, también, una relación inversa entre el tamaño de la puesta y el peso corporal (Newton, 1977).

Muchas tendencias geográficas suceden en las Falconiformes como en otros grupos de aves. Así, en muchas especies el tamaño de puesta es más variable en latitudes altas (Newton, 1979), parece incrementar desde los trópicos hacia los polos (Moreau, 1944; Lack, 1947; Cody, 1971) y desde el oeste hacia el este (Lack, 1947).

II. Estrategias reproductivas de aves en islas

El funcionamiento de los ecosistemas insulares difiere del de los continentales (e. g. Williamson, 1981; Blondel, 1985 a; Nun, 1994). Por ello, las aves que colonizan las islas muestran estrategias morfológicas (Grant, 1965; Carrascal et al., 1994), conductuales (Stamps y Buechner, 1985; Bañbura et al., 1994; Sørensen, 1997) y poblacionales (Cody, 1971; Martin et al., 1995) que, en ocasiones, son divergentes de las del continente. El aislamiento y el tamaño de las islas condiciona la reproducción de ciertas poblaciones de aves insulares, diferenciándose de la de poblaciones continentales más cercanas (Lack, 1947; Williamson,

1981; Blondel, 1985 b; Thibault et al., 1992; Nogales, 1995), e incluso, detectándose diferencias entre islas cercanas y alejadas del continente (Wiggins et al., 1998).

Lack (1947) atrajo la atención sobre el menor tamaño de puesta de las aves que habitan islas mediterráneas comparado con el de las del sur de España continental. Diversas poblaciones de aves insulares, comparadas con poblaciones continentales, se caracterizan por tener tamaños de puesta más pequeños, fechas de inicio de puesta más tardías, desarrollo de los pollos más prolongado y, en ciertos casos, incremento de la supervivencia de los adultos (Lack, 1968; Cody, 1971; Blondel, 1985b; Wiggins et al., 1998). Se considera que el tamaño de puesta en islas es menor que en el continente cercano en una misma latitud y en regiones templadas (Lack, 1947; Cody, 1966; Hutchison, 1981), pero no en regiones tropicales (Cody, 1966; MacArthur y Wilson, 1967) donde la ausencia de predadores favorece puestas grandes (Pianka, 1982). La reducción del tamaño de puesta en islas fue explicada por Lack (1968) razonando que este “efecto isla” se debe a la escasez de alimento en estos ecosistemas; hipótesis que Cody (1971) no compartió, aludiendo una reducida eficiencia en el aprovechamiento de amplios recursos realizado por pocas especies. Por otra parte, Crowell y Rothstein (1981) argumentaron que la estabilidad ambiental en las islas provoca una menor mortalidad, por lo que aves de diferente edad, con diferentes tamaños de puesta (Lack, 1947),

proporcionan una menor variabilidad al tamaño de puesta medio de la población. Se ha sugerido que el tipo de hábitat (Grant, 1965), variables climáticas (Blondel, 1985 b), factores genéticos (Blondel et al., 1990; Lambrechts y Dias, 1993; Frankham, 1997), divergencias taxonómicas (Cody, 1971), el tamaño de la isla y su aislamiento, en especial las más pequeñas y alejadas del continente (Wiggins et al., 1998), las infestaciones parasitarias (Møller, 1997) y la presencia o ausencia de predadores (Williamson, 1981; Loiselle y Hoppes, 1983) son los factores responsables de los efectos insulares sobre la ecología reproductiva de las aves.

II a. Las aves de las Islas Canarias

Como en otras comunidades insulares (Grant, 1965; Pianka, 1982; Williamson, 1981) la avifauna de las Islas Canarias se caracteriza por tener pocas especies nidificantes, con variaciones en sus nichos y densidades poblacionales más elevadas que en el continente cercano (Lack y Southern, 1949; Martín, 1987), mayor diversidad en las islas grandes y de mayor altitud (Martín y Lorenzo, 2001) y por presentar diferencias morfológicas (Volsøe, 1955; Dennison y Baker, 1991; Carrascal et al., 1994), de talla, tendencia al melanismo, disminución del dimorfismo sexual (Volsøe, 1955)

y de tamaño de puesta (Lack, 1947; Volsøe, 1955; Nogales, 1995). Por otra parte, según el índice “tamaño de puesta en el continente / tamaño de puesta insular”, propuesto por Cody (1971), el tamaño de puesta de las subespecies canarias difiere menos del continental que el de las especies endémicas de estas islas.

De antiguo la puesta de las aves de las islas Canarias llamó la atención de investigadores y naturalistas, sugiriendo éstos que el tamaño medio de puesta de las aves canarias es inferior al de las mismas especies de latitudes septentrionales (Lack, 1943, 1947; Isenmann, 1987), y que muchas especies adelantan el inicio de la puesta a los meses de enero y febrero (Ennion y Ennion, 1962).

Lack (1947), basándose en datos no publicados de Bannerman, citó que las Falconiformes tienen un tamaño de puesta inferior en Canarias que en Inglaterra.

En las Islas Canarias nidifican seis especies de rapaces diurnas, además del Cernícalo Vulgar, *Buteo buteo*, *Accipiter nisus*, *Pandion haliaetus*, *Falco eleonora*, *Neophron percnopterus* y *Falco pelegrinoides* (Martín y Lorenzo, 2001). No obstante, el único trabajo sobre biología reproductiva de este grupo de aves fue realizado en poblaciones de Gavilán en Tenerife (Delgado et al., 1987).

III. Estrategias reproductivas de aves en ambientes desérticos

Lack (1950) sugirió que el período reproductivo en las aves parece estar ajustado por selección natural a la estación del año en la que la disponibilidad de alimento es la más adecuada para criar a los pollos, y que este período está controlado por diversos factores, diferentes según las especies. La temperatura y la lluvia son dos factores que pueden influir en el comienzo y el desarrollo de la reproducción de las aves (Phillips et al., 1985) a través de los cambios en la vegetación y la disponibilidad trófica, (factores próximos y últimos, Lack, 1950; Immelmann, 1971; Elkins, 1983).

Los ciclos vitales de los organismos que viven en ecosistemas áridos o semiáridos están limitados por la escasez e irregularidad de las lluvias en estos ambientes (Maclean, 1970; Noy-Meir, 1973; Morrison y Bolger, 2002). Dado que el inicio, la duración y la cantidad de lluvia en la estación húmeda pueden ser muy variables entre años, los organismos que viven en zonas desérticas tienen que ajustar su reproducción y supervivencia a diversas señales del medio, como la lluvia (Noy-Meir, 1973; Rotenberry y Wiens, 1991; Newton, 1998). Diferentes parámetros de la biología reproductiva de las aves desérticas se han relacionado con la distribución y la cantidad de lluvia, pues generalmente la disponibilidad de alimento se

relaciona con la pluviosidad en los ecosistemas áridos (Immelmann, 1970, 1971; Rotenberry y Wiens, 1991). De esta manera, se sabe que las aves en ambientes muy áridos pueden suspender su reproducción en ausencia de precipitaciones (Dorst, 1976; Newton, 1979, 1998) y que en zonas desérticas o semidesérticas menos áridas los ciclos reproductivos suelen ser más regulares y, por tanto, menos dependientes de la lluvia (Serventy, 1971). Aunque las precipitaciones pueden tener efectos perjudiciales sobre la productividad de las aves (Newton, 1998), en regiones áridas también pueden aumentar la disponibilidad de alimento y, como consecuencia, favorecer la fecundidad y supervivencia (Lima et al., 1999; Morrison y Bulger, 2002). Recientemente se ha postulado que la lluvia caída durante el período en el que se produce la oogénesis influiría en el tamaño de puesta (Patten y Rotenberry, 1999), pues el agua facilitaría la formación de los huevos (Reynolds y Waldron, 1999).

La plasticidad trófica del Cernícalo le permite la colonización de gran variedad de hábitats (Village, 1990), entre ellos los semidesérticos (Brown et al., 1982). En el Archipiélago Canario cría en zonas áridas y semiáridas, como el tabaibal-cardonal, ambiente semidesértico en el que las lluvias pueden no producirse durante algunos años (Santos, 1984). Parece rechazar, no obstante, ambientes de aridez extrema, como grandes superficies arenosas o algunas coladas volcánicas (Concepción, 1992; Carrillo y Delgado, 1996).

Aunque son numerosos los estudios sobre la biología reproductiva del Cernícalo (e. g. Cavé, 1968; Village, 1986; Kostrzewa, 1989; Valkama et al., 1995; capítulo III) ninguno examina la influencia del clima sobre los recursos tróficos y la repercusión de éstos sobre los parámetros reproductivos en ambientes desérticos o semidesérticos.

VARIACIONES GEOGRÁFICAS EN LOS PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DE LAS AVES

Las aves desarrollan sus ciclos vitales en ambientes cambiantes (día / noche, estaciones del año, migraciones, dispersiones, colonización de áreas nuevas, perturbaciones humanas), lo que les obliga a adaptarse a las diferentes circunstancias del entorno. La nidificación, por tanto, está influida por multitud de factores que provocan variaciones geográficas en los parámetros reproductivos entre especies próximas y en diferentes poblaciones de una misma especie (Moreau, 1944; Lack, 1947, 1950) según las condiciones ambientales impuestas por la latitud, longitud y altitud (Lack, 1947, 1968; Dorst, 1976; Newton, 1977; Perrins y Birkhead, 1983). Además, la reproducción puede estar condicionada por la edad de los individuos reproductores, la mortalidad diferencial de machos y

hembras según su esfuerzo reproductivo, la disponibilidad trófica, el tiempo en que se realiza la puesta en la estación, la densidad poblacional, el tipo de hábitat o el tipo de nido (Cody, 1971; Clutton-Brock, 1988).

Desde las primeras décadas del siglo XX no han faltado hipótesis para explicar las tendencias geográficas en los parámetros reproductivos de las aves, especialmente el tamaño de la puesta. Podríamos considerar que las hipótesis más destacadas que trataron de explicar dichas variaciones son las siguientes: 1) Hipótesis de la limitación trófica (Hesse et al., 1937; Lack, 1947; Royama, 1969; Owen, 1979); 2) Hipótesis de Ashmole (Ashmole, 1961); 3) Hipótesis de la predación del nido (Moreau, 1944; Skutch, 1949; Cody, 1966; Lima, 1987); 4) Principio de asignación del tiempo y energía (Cody, 1966).

Diversas observaciones, todavía insuficientemente explicadas, ofrecen puntos de vista interesantes sobre las tendencias geográficas:

- 1) El tamaño de puesta en islas es menor que en el continente cercano en una misma latitud en regiones templadas (Lack, 1947; Cody, 1966) debido, probablemente, a cierta escasez de alimento en los ambientes insulares (Lack, 1968).
- 2) El tamaño de puesta tiende a incrementar con la altitud en regiones templadas pero no en los trópicos (Cody, 1966). En altitudes

elevadas hay una reducción de la competencia lo que favorecería puestas mayores (Cody, 1966).

- 3) En ciertas especies se produce un incremento en el tamaño de la puesta de oeste hacia el este en el hemisferio norte (Lack, 1947, Cody, 1971).

Todas las hipótesis reseñadas no tienen que ser mutuamente excluyentes y es probable que su estudio detallado exija ingente cantidad de datos, no sólo de fechas y tamaño de puestas sino demográficos, climáticos, caracterización de hábitat, calidad de territorios, tamaño de nido, competencia intra e interespecífica, niveles de predación, disponibilidad de alimento, edad de las aves, mortalidad de adultos y condición física parental de las poblaciones a estudiar (Koenig, 1984).

EL CERNÍCALO VULGAR, *Falco tinnunculus*

El Cernícalo Vulgar es un ave rapaz diurna pequeña (Falconiformes, Falconidae) con dimorfismo sexual inverso poco acentuado y dimorfismo sexual cromático muy destacado, adaptada morfológica y conductualmente a cazar pequeñas presas (micromamíferos, insectos, reptiles, aves y lombrices de tierra) en lugares abiertos. El éxito de esta especie se podría

atribuir a su adaptación a cazar gran variedad de presas; a no construir nido y utilizar diferentes lugares de emplazamiento del mismo (sobre todo cavidades rocosas o en construcciones humanas, agujeros arbóreos y nidos abandonados de córvidos); a nidificar en gran variedad de hábitats, incluyendo los urbanos y a ajustar sus necesidades reproductivas a la abundancia de sus presas (Cade, 1982; Village, 1990). Por tanto, podríamos incluir a esta pequeña rapaz en las especies estrategas de la r , según el sentido de MacArthur y Wilson (1967).

En la región Paleártica cría en primavera, retrasándose las puestas a medida que incrementa la latitud, aunque las lluvias pueden alterar esta tendencia en algunas regiones (Cade, 1982). La fecha media de puesta es variable según las regiones. Por ejemplo, en la mayor parte de Europa se produce desde mediados de abril hasta mediados de mayo (Village, 1990); en el noroeste de África desde finales de marzo hasta mayo (Brown et al., 1982); en regiones mediterráneas como Grecia a finales de marzo (Handrinos y Demetropoulos, 1983). El tamaño de puesta habitual, que oscila entre 3 y 6 huevos, puede variar según los años y la fecha de la puesta (Cade, 1982; Village, 1990) y se caracteriza por un declive estacional (Meijer et al., 1988).

Es una especie en la que macho y hembra desarrollan diferentes funciones durante el período reproductivo. El macho proporciona la mayor

parte del alimento desde la formación de la pareja hasta la segunda semana de vida de los pollos. Mientras, la hembra incuba, alimenta y protege los pollos y a partir de la tercera semana colabora con el macho en la caza (Masman et al., 1989; Tolonen y Korpimäki, 1994).

Probablemente es la especie más numerosa del género *Falco* y el ave rapaz diurna más común de la región Paleártica y de gran parte del continente africano (Cade, 1982). Su distribución mundial llega hasta los 70° N en Noruega; por el Sur alcanza el extremo sur de la República de Sudáfrica (33° S); hacia el Este los Montes de Ojotsk-Kolimá al Este de Siberia, China, Corea, Japón e Islas Filipinas y por el Oeste los archipiélagos atlánticos de Madeira, Canarias y Cabo Verde (Cramp y Simmons, 1980; Village, 1990; del Hoyo et al, 1994).

El Cernícalo Vulgar quizás sea una de las aves rapaces mejor estudiadas del mundo (e. g. Mouillard, 1935; Petersen, 1956; Ortlieb, 1963; Cavé, 1968; Piechocki, 1982; Dijkstra, 1988; Meijer et al., 1988; Kostrzewa, 1989; Village, 1990; Aparicio, 1993; Tolonen y Korpimäki, 1994; Aparicio, 1998; Korpimäki y Wiehn, 1998; Aparicio, 1999; Carrillo y Aparicio, 2001). El estudio de la especie ha sido favorecido por la instalación de cajas-nido que, al ser examinadas periódicamente, proporcionan datos abundantes sobre su biología reproductiva (p. e. Cavé, 1968; Dijkstra, 1988; Village, 1990; Meijer et al., 1992; Korpimäki et al.,

1996). A pesar de ello, no existen estudios detallados sobre la biología reproductiva de los cernícalos que viven en ambientes insulares (Balfour, 1955; de Naurois, 1987).

I. El Cernícalo Vulgar en las Islas Canarias

A partir del siglo XIX diversos naturalistas visitaron el archipiélago Canario advirtiendo la presencia y amplia distribución del Cernícalo Vulgar en estas islas (e. g. Webb et al., 1842; Godman, 1872; Meade-Waldo, 1893; Thanner, 1908; Bannerman, 1912, 1914; Lack y Southern, 1949; Cuyás, 1971). El primer estudio conocido sobre la avifauna canaria es obra de André Pierre Ledrú (1982) quien llegó a Tenerife en 1796 y elaboró una sucinta relación ornitofaunística en la que se menciona el Cernícalo Vulgar.

La descripción de la subespecie de las islas centrales y occidentales, *Falco tinnunculus canariensis*, fue expuesta por Koenig (1890) y la de las islas orientales, *F. t. dacotiae*, por Hartert (1913).

Pese a la gran cantidad de anotaciones que, sobre los diversos aspectos relacionados con la reproducción del Cernícalo, encontramos en los trabajos avifaunísticos y ornitológicos (e. g. Webb et al., 1842; Koenig, 1890; Polatzek, 1908; Bannerman, 1912; Lack, 1947; Lack y Southern,

1949; Bannerman, 1963), y en algunos trabajos y notas algo más recientes (Martín, 1987; Carrillo et al., 1988; Carrillo y Trujillo, 1989; Concepción, 1992; Mateo et al., 2000; Carrillo y Aparicio, 2001), ninguno trata en detalle la biología reproductiva de este falcónido en Canarias.

REPERCUSIÓN DE LOS BIOCIDAS ORGANOCOLORADOS EN LAS AVES

Los biocidas organoclorados son sustancias contaminantes persistentes. El diclorodifeniltricloroetano (DDT), descubierto en 1874 por O. Ziedler en Alemania, es un compuesto de acción insecticida, neurotóxico, activo por contacto e ingestión y de prolongada persistencia (Barberá, 1974). Su uso se generalizó contra las plagas agrícolas y contra la malaria a partir de 1946 (Newton, 1979). Este compuesto y sus principales metabolitos (DDE, DDD y DDA) se caracterizan por su lenta metabolización y su gran capacidad para acumularse en el tejido adiposo de los animales y en la grasa de la leche (Worthing, 1979). Por ello, se transmite de presa a predador, y sus niveles se incrementan a medida que ascendemos en la cadena trófica (Newton, 1979). Dado que el DDT se transforma en DDE (uno de sus metabolitos estables) en el cuerpo de los animales, aquellos organismos

situados en los niveles tróficos altos de la cadena alimentaria están más expuestos al DDE que al DDT (Cooke et al., 1982).

Desde su aparición, los biocidas han perjudicado la salud de muchos organismos vertebrados (e. g. Dorst, 1987; Vos et al., 2000; Kleivane et al., 2000), incluido el hombre (e. g. Charlier y Plomteux, 1999; Jaga y Brosius, 1999; Garaj-Vrhovac y Zeljezic, 2002).

El peligro que entrañan los biocidas para las aves depende de distintas variables, como el control de su aplicación por el hombre, el clima o diferencias en la fisiología, conducta y ecología de las especies (Hart, 1990). Los efectos de los compuestos organoclorados se manifiestan sobre las aves según la concentración de dichas sustancias: 1. Dosis letales. Envenenamiento directo o indirecto a través de su acumulación en la cadena trófica; 2. Dosis subletales. Alteración del equilibrio de las hormonas sexuales, bloqueo de la maduración de las gónadas, disminución del tamaño de puesta, disminución del grosor de la cáscara de los huevos, rotura de los mismos, muerte de los embriones, mayor mortalidad de los pollos, nidificación tardía, conducta parental aberrante y proporción alta de adultos en la población (Newton, 1979; Dorst, 1987). Las consecuencias asociadas a dosis subletales se han asociado principalmente con el uso de p,p'-DDT (Dorst, 1976, 1987) y su metabolito liposoluble p,p'-DDE, que es el principal responsable de los efectos perniciosos sobre la nidificación de las aves: Disminución del grosor de la cáscara de los huevos y rotura de los mismos

(Ratcliffe, 1970; Fyfe et al., 1988); incremento en la mortalidad de los embriones dentro de huevos completos y descenso en el éxito reproductivo (Newton, 1979). Dicho fenómeno se ha descrito hasta ahora en 18 familias de aves (Blus, 1995).

Las especies del género *Falco* son aves altamente sensibles a los PCBs, aunque no todas muestran la misma sensibilidad a concentraciones similares de dichas sustancias (Fyfe et al., 1988). Se ha demostrado que los cernícalos sirven para detectar la presencia de numerosas sustancias contaminantes vertidas al medio, tanto en estudios de campo como en cautividad (Wiemeyer y Lincer, 1987).

Aunque el uso del insecticida p,p'-DDT fue prohibido en España en 1975, su metabolito p,p'-DDE continúa presente en la Naturaleza (González y Hiraldo, 1985; Hernández et al., 1986; Negro et al., 1993) y su efecto en las poblaciones de aves es escasamente conocido (Mateo et al., 2000). La contaminación química de los suelos en las Islas Canarias proviene del empleo excesivo de agroquímicos y pesticidas en la agricultura (Aguilera et al., 1993; Sánchez et al., 1997). Sin embargo, en este archipiélago aún no se han realizado estudios para averiguar la repercusión de biocidas organoclorados en la avifauna (Carrillo y Delgado, 1991; Martín y Lorenzo, 2001).

IMPORTANCIA DE LA DEFENSA DEL NIDO FRENTE A INTRUSOS ÍTER-ESPECÍFICOS EN EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE LAS AVES

El éxito reproductivo de un animal está determinado por la supervivencia y futura reproducción de la descendencia que está siendo criada y por la consecución de futuros intentos reproductivos de los padres (Clutton-Brock, 1991). Todas las especies de aves, a excepción de los cucos y otros parásitos, exhiben alguna forma de cuidado parental, el cual está estrechamente asociado con la supervivencia de los jóvenes y el éxito reproductivo de los padres (Clutton-Brock 1991). El cuidado parental consiste básicamente en la incubación de los huevos, la alimentación y la defensa de las crías frente a predadores. Las diferentes actividades relacionadas con el cuidado parental suelen ser incompatibles, es decir, un padre no puede alimentar a sus hijos mientras los está defendiendo de algún predador, o no puede defenderlos si está lejos buscando alimento. Por tanto, a veces, los padres deben buscar soluciones de compromiso entre alimentar a sus crías y defenderlas (Bierman y Robertson 1983; Curio et al. 1985; Martin 1992).

Son varias las hipótesis emitidas para explicar los factores que podrían afectar la solución de este compromiso: 1) Un mayor riesgo de predación podría intensificar la defensa del nido (Harvey y Greenwood,

1978; Gottfried 1979; Redondo 1989); 2) La disponibilidad de alimento afectaría positivamente a la inversión en la defensa (Martindale, 1982; Martin, 1992); 3) Los resultados de la defensa serán tanto más beneficiosos cuanto más valiosa sea la descendencia, es decir, cuanto mayor sea el número y la edad de las crías (Rickleffs, 1977; Curio et al., 1984; Curio, 1987); 4) En especies con dimorfismo sexual la función del macho y la hembra en la defensa del nido puede variar según el tamaño de ambos (Jönsson y Alerstam, 1990).

Todas estas hipótesis parten de la asunción de que los beneficios de la defensa del nido superan sus costes, pues de otra forma dicho comportamiento posiblemente no hubiera evolucionado. La asunción inicial de que la defensa del nido reporta beneficios para los padres no implica que la respuesta defensiva sea siempre la adecuada frente a cualquier predador. Varios estudios han mostrado que algunas especies de aves son capaces de distinguir al predador, puesto que reaccionan con diferentes niveles de defensa ante distintos predadores (Armstrong, 1956; East, 1981; Byrkjedal, 1987; Brunton, 1990) e incluso según las diferentes posturas adoptadas por un intruso humano (Armstrong, 1956; Knight y Temple, 1986). Sin embargo, esto no implica que en todos los casos la defensa sea igualmente beneficiosa.

El esfuerzo parental en la defensa de las crías ha sido estudiado en

diversas especies de vertebrados (Clutton-Brock, 1991). Diversos estudios etológicos en aves rapaces muestran que también éstas manifiestan conducta defensiva de las crías (e. g. Wiklund y Stigh, 1983; Andersson y Wiklund, 1987; Wiklund, 1990; Galeotti et al., 2000). Ello nos indicaría que tal conducta también comporta beneficios para las rapaces (Newton, 1979). En el Cernícalo Vulgar sólo ha sido examinada la conducta defensiva del nido, durante los períodos de incubación y pollos de 1-2 semanas, ante la presencia de martas *Martes martes* disecadas (Tolonen y Korpimäki, 1995).

OBJETIVOS DE LA MEMORIA DE TESIS DOCTORAL

En esta memoria de Tesis Doctoral se recogen algunas de las ideas citadas anteriormente para estudiar la biología reproductiva del Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* en la isla de Tenerife. La ausencia de estudios detallados sobre la reproducción de esta rapaz en ecosistemas insulares donde desarrolla su ciclo vital, incluidas las Islas Canarias, podría definir la enjundia de la presente memoria. Importancia a la que habría que añadir la latitud y las diferencias altitudinales en Tenerife. Sus objetivos básicos se agrupan en la descripción de los parámetros reproductivos que caracterizan

la reproducción del falcónido en los diferentes ambientes que constituyen el ecosistema insular tinerfeño. Para ello se consideran tres parámetros reproductivos fundamentales, la fecha de la puesta, el tamaño de la puesta y el número de pollos que vuela. Es un objetivo básico, también, la comparación de estos parámetros con los de poblaciones del área continental más próxima (efecto isla) y con los de aquellas otras situadas al norte de Tenerife (efecto latitudinal).

La especie objeto de estudio, dentro de su posible declive en la isla (obs. pers.) y del riesgo que implica examinar las costumbres de un ave adaptada a medios humanizados (quizás se delate la presencia de sus nidos a posibles predadores humanos), es adecuada por su buena distribución en Tenerife (Martín, 1987; Martín y Lorenzo, 2001).

Son exiguos, probablemente, los esfuerzos dedicados al examen de los niveles de sustancias tóxicas - procedentes en su mayoría de las actividades agrícolas - en los vertebrados de la fauna canaria. Tan sólo Sánchez et al. (1997) estudian los efectos de compuestos organofosforados sobre algunas especies de Passeriformes, pero son inexistentes los estudios sobre la repercusión de estos u otros compuestos, como los organoclorados, en la reproducción de las aves. En la presente Memoria se analizan los huevos de Cernícalo para detectar la presencia de biocidas en el medio y su repercusión en el éxito reproductivo de la especie.

En esta Memoria de Tesis Doctoral se abordan, en concreto, los siguientes objetivos:

Se actualizan los conocimientos sobre la biología reproductiva del Cernícalo Vulgar en Canarias que, en forma de anotaciones o trabajos relacionados con la reproducción de la especie, se encuentran escritos en artículos avifaunísticos, libros, reportajes periodísticos, notas breves y artículos específicos (Capítulo II).

Se examinan los requerimientos necesarios para el emplazamiento de los nidos (orientación y variables físicas, así como altura sobre el suelo, distancia a la cima, altura de la pared rocosa o lugar donde se emplaza el nido) en los diferentes ambientes de Tenerife. Se estudia la fenología reproductiva, intentando constatar el efecto altitudinal sobre la fecha de la puesta. Así mismo, estudiamos el tamaño de puesta y la productividad en las diferentes poblaciones de la Isla (Capítulo III).

Con el fin de determinar la influencia de los biocidas, vertidos al campo para el control de las plagas agrícolas, sobre la reproducción del Cernícalo se analizan los niveles de p,p'-DDE en los huevos estériles y los fragmentos de cáscaras de los eclosionados (Capítulo IV).

Uno de los factores que determina el éxito reproductivo en las aves es la defensa del nido realizada por los padres (Clutton-Brock, 1991). En muchos ecosistemas el hombre ha llegado a ser el principal predador, e

incluso, en algunos casos el único. Esto sucede con el Cernícalo Vulgar en nuestra área de estudio (Carrillo y Aparicio, 2001). En el Capítulo V examinamos los efectos de la disponibilidad trófica, el valor de la descendencia y el riesgo de predación en el comportamiento defensivo del nido realizado por los cernícalos frente a un posible predador humano. Analizamos, también, el balance entre costes y beneficios de esta conducta defensiva.

Cotejamos las variables reproductivas del Cernícalo de nuestra área de estudio con las de áreas más nórdicas de la región Paleártica, intentando explicarlos a la luz de las principales hipótesis sobre las tendencias geográficas de los parámetros reproductivos, en especial el tamaño de puesta (Lack, 1947; Skutch, 1949; Ashmole, 1961). Así mismo, con el fin de intentar averiguar el “efecto isla” (Lack, 1947) sobre el tamaño de puesta, también comparamos nuestros resultados con los que se han publicado de Marruecos, región continental más cercana a Canarias (Capítulo VI).

Finalmente, averiguamos la influencia de los factores climáticos de otoño e invierno previos a la puesta sobre la disponibilidad de alimento para el Cernícalo, y su efecto en los parámetros reproductivos de esta rapaz en dos años sucesivos. Para ello, comparamos las variables reproductivas en un año lluvioso frente a otro muy seco en el tabaibal-cardonal del sur de

Tenerife, ambiente caracterizado por un clima semidesértico y una accesibilidad a los nidos menos dificultosa que otros hábitats (Capítulo VII).

Esta Memoria de Tesis está diseñada como una compilación de artículos científicos publicados, en prensa o en distintas fases de elaboración. De tal manera, los diversos capítulos se presentan en el formato de artículos publicables, con su resumen, introducción, material y métodos, resultados, discusión y bibliografía. Se ha creído conveniente, por ello, sustentar la repetición de conceptos, referencias o apartados en diferentes capítulos para mantener el formato del trabajo científico independiente.

BIBLIOGRAFÍA

AGUILERA, F., BRITO, A., CASTILLA, C., DÍAZ, A., FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M., RODRÍGUEZ, A., SABATÉ, F. y SÁNCHEZ, J. 1994. *Canarias. Economía, Ecología y Medio Ambiente*. Francisco Lemus (Ed.). La Laguna, Santa Cruz de Tenerife.

- ANDERSSON, S. y WIKLUND, C. G. 1987. Sex role partitioning during offspring protection in the Rogn-legged Buzzard *Buteo lagopus*. *Ibis* 129: 103-107.
- ANDERSSON, M., WIKLUND, C. G. y RUNDGREN, H. 1980. Parental defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour* 28: 536-542.
- APARICIO, J. M. 1993. El tamaño de la puesta y el tiempo de reproducción de los cernícalos: Limitaciones y estrategias. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- 1998. Individual optimization may explain differences in breeding time in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Journal of Avian Biology* 29: 121-129.
- 1999. Intraclutch egg size variation in the Eurasian Kestrel: Advantages and disadvantages of hatching from large eggs. *The Auk* 116 (3): 825-830.
- ARMSTRONG, E. A. 1956. Distraction display an the human predator. *Ibis* 98: 641-654.
- ASHMOLE, N. P. 1961. The biology of certain terns. D. Phil. Thesis. University of Oxford. Citado en Lack (1968).
- BAKER, J. R. 1938. The evolution in breeding seasons. En: Beer, G. R. de (Ed.). *Evolution. Essays on aspects of Evolutionary Biology*, pp: 161-177. Oxford University Press. Londres. Citado en Lack (1950).

- BALFOUR, E. 1955. Kestrels nesting on the ground in Orkney. *Bird Notes* 26: 245-253.
- BAÑBURA, J., BLONDEL, J., WILDE-LAMBRECHTS, H. de, GALAN, M. J. y MAISTRE, M. 1994. Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus*: Effects of years, territories and individuals. *Oecologia* 100: 413-420
- BANNERMAN, D. A. 1912. The birds of Gran Canaria. *Ibis* 9 (6): 557-627.
- 1914. An ornithological expedition to the Eastern Canary Islands. Part I. *Ibis* 10 (2): 38-90.
- 1963. *Birds of the Atlantic Islands*. Vol. I: *A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages*. Oliver & Boyd. Edinburgh & London.
- BARBERÁ, C. 1974. *Pesticidas agrícolas*. 2^a ed. Ed. Omega. Barcelona.
- BAUTISTA, L. M. y PANTOJA, J. C. 2000. A bibliometric review of the recent literature in Ornithology. *Ardeola* 47 (1): 109-121.
- BIERMANN C. G. y ROBERTSON R. J. 1983. Residual reproductive value and parental investment. *Animal Behaviour* 31(1): 311-312.
- BIRKHEAD, T. R. y MØLLER, A. P. 1992. *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Academic Press Ltd. Londres.

- BLONDEL, J. 1985a. Habitat selection in island versus mainland birds. En Cody, M. L. (Ed.). *Habitat selection in birds*, pp: 477-516. Academic Press. Nueva York.
- 1985b. Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: A comparison. *Journal of Animal Ecology* 54: 531-556.
- , PERRET, P. y MAISTRE, M. 1990. On the genetical basis of the laying-date in an island population of blue tits. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 469-475.
- , DIAS P. C., MAISTRE, M. y PERRET, P. 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *The Auk* 110 (3): 511-520.
- BLUS, L. J. 1995. Organochlorine pesticides. En: Hoffman, D. J., Rattner, B. A., Burton Jr, G. y Cairns Jr, J. (Eds). *Handbook of Ecotoxicology*, pp: 275-300. Lewis Publishers, CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.
- BROWN, L. H., URBAN, E. K. y NEWMAN, K. 1982. *The Birds of Africa*. Vol. I. Academic Press. Londres.
- BRUNTON, D. H. 1990. The effects of nesting stage, sex and type of predator on parental defense by Killdeer (*Charadrius vociferous*): testing models of avian parental defense. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 26: 181-190.

- BYRKJEDAL, Y. 1987. Antipredator behaviour and breeding success in the Greater Golden-Plover and Eurasian Dotterel. *The Condor* 89: 40-47.
- CADE, T. J. 1982. *The falcons of the world*. Collins. Londres.
- CARRASCAL, L. M., MORENO, E. y VALIDO, A. 1994. Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) - a test of convergence and ecomorphological hypothesis. *Evolutionary Ecology* 8: 25-35.
- CARRILLO, J. y TRUJILLO, N. 1989. Ponte de remplacement inhabituelle chez le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus canariensis*. *Alauda* 57 (3): 227-228.
- y DELGADO, G. 1991. Threats to and conservationist aspects of birds of prey in the Canary Islands. En: Chancellor, R. D. y Meyburg, B. -U. (Eds.), *Birds of prey Bulletin* 4, Pp: 25-32. World Working Group of Birds of Prey and Owls. Berlin.
- y DELGADO, G. 1996. Patrones de distribución y abundancia relativa de *Falco tinnunculus dacotiae* Hartert, 1913 en las Islas Canarias. En: Muntaner, J. y Mayol, J. (Eds.). *Biología y conservación de las rapaces mediterráneas, 1994*, pp: 471-476. Monografías nº 4. SEO/Birdlife. Madrid.

- y APARICIO, J. M. 2001. Nest defence behaviour of the Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus* against human predators. *Ethology* 107: 865-875.
- , NOGALES, M. y PADRÓN, M. 1988. Nesting of *Falco tinnunculus* in natural sites in canary pines on El Hierro Island. *Journal of Raptor Research* 22 (3): 85-88.
- CAVÉ, A. J. 1968. The breeding of the kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Netherlands Journal of Zoology* 18: 313-407.
- CONCEPCIÓN, D. 1992. *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censo y Análisis*. Red de Parques Nacionales. ICONA. Madrid.
- CHARLIER, C. J. y PLOMTEUX, G. J. 1999. Influence of pesticide residues on human health. *Acta Clinica Belgica*. Supplementum 1: 44-49.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1988. Introduction. En: Clutton-Brock, T. H. (Ed.). *Reproductive success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*, pp: 1-9. The University of Chicago Press. Chicago.
- 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press. Princeton.

- COOKE, A. S., BELL, A.A. y HAAS, M. B. 1982. *Predatory birds, pesticides and pollution*. Institute of Terrestrial Ecology. Natural Environment Research Council. Cambridge.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- 1971. Ecological aspects of avian reproduction. En: Farner, D. S. y King, J. R. (eds.). *Avian Biology*. Vol. I, pp. 461-512. Academic Press. Nueva York
- CRAMP, S. y SIMMONS, K. E. L. (ed.). 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. II. Oxford University Press. Oxford.
- CROWELL, K. L. y ROTHSTEIN, S. I. 1981. Clutch sizes and breeding strategies among Bermudan and North American passerines. *Ibis* 123 (1): 42-50.
- CURIO, E. 1987. Brood defence in the Great Tit: The influence of age, number and quality of young. *Ardea* 75: 35-42.
- , REGELMAN, K. y ZIMMERMANN, U. 1984. The defence of first and second broods by Great Tit (*Parus major*) parents: A test of predictive sociobiology. *Zeitschrift Tierpsychologie* 66 (2): 101-127.
- , ----- y ----- 1985. Brood defence in the great tit (*Parus major*): the influence of life-history and habitat. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 16: 273-283.

- CUYÁS, J. 1971. Algunas notas sobre aves observadas en tres visitas a las Islas Canarias (1964 y 1967). *Ardeola*, Vol. Especial: 103-153.
- DAAN, S. DIJKSTRA, C., DRENT, R. y MEIJER, T. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. En: Quillet, H. (ed.). *Proceedings of XIXth Ornithological Congress*, pp: 392-407. University of Ottawa Press, Ottawa.
- , DIJKSTRA, C. y TINBERGEN, J. M. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of layind date and clutch size. *Behaviour* 114 (1-4): 83-116.
- DARWIN, C. 1859 (traducción española, 2003). *El origen de las especies*. Alianza editorial. Madrid.
- DELGADO, G., MARTÍN, A., EMMERSON, K. y QUILIS, V. 1987. Biologie de la reproduction de l'Épervier (*Accipiter nisus*) à Tenerife (Iles Canaries). *Alauda* 55 (2): 116-121.
- DENNISON, M. D. y BAKER, A. J. 1991. Morphometric variability in continental and Atlantic islands populations of Chaffinches (*Fringilla coelebs*). *Evolution* 45 (1): 29-39.
- DIJKSTRA, C. 1988. Reproductive tactics in the kestrel *Falco tinnunculus*. Rijksuniversiteit Groningen. The Netherlands.
- DORST, J. 1976. *La vida de las aves*. Vol. II . Ed. Destino. Barcelona.
- 1987. *Antes que la Naturaleza muera*. Ed. Omega. Barcelona.

- DRENT, R. H. y DAAN, S. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- EAST, M. 1981. Alarm calling and parental investment in the robin *Erithacus rubecula*. *Ibis* 123: 223-230.
- ELKINS, N. 1983. *Weather and bird behaviour*. T & A D Poyser. Calton.
- ENNION, E. A. R. y ENNION, D. 1962. Early breeding in Tenerife. *Ibis* 104: 158-168.
- FRANKHAM, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78: 311-327.
- FYFE, R. W., RISEBROUGH, R. W., MONK, J. G., JARMAN, W. M., ANDERSON, D. W., KIFF, L. F., LINCER, J. L., NISBET, I. C. T., WALKER II, W. y WALTON, B. J. 1988. DDE, productivity and eggshell thickness relationships in the genus *Falco*. En: Cade, T. J., Enderson, J. H., Thelander, C. G. y White, C. M. (Eds). *Peregrine Falcon Populations. Their management and recovery*, pp: 319–335. The Peregrine Fund. Boise, Idaho.
- GALEOTTI, P., TAVECCHIA, G. y BONETTI, A. 2000. Parental defence in long-eared owls *Asio otus*: effects of breeding stage, parent sex and human persecution. *Journal of Avian Biology* 31: 431-440.
- GARAJ-VHROVAC, V. y ZELJEZIC, D. 2002. Assessment of genome damage in a population of Croatian workers employed in pesticide

- production by chromosomal aberration analysis, micronucleus assay and Comet assay. *Journal of Applied Toxicology* 22 (4): 249-255.
- GODMAN, F. D. 1872. Notes on the resident and migratory birds of Madeira and the Canaries. *Ibis* 3 (2): 158-177 y 209-224.
- GONZÁLEZ, L. M. y HIRALDO, F. 1985. *Estudios sobre la reproducción del Águila Imperial Ibérica (Aquila adalberti Brehm, 1861)*. Parte II. *Estudio preliminar del efecto de los contaminantes organoclorados sobre la reproducción del Águila Imperial Ibérica (Aquila adalberti)*. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza. Monografías 36, pp: 45-60.
- GOTTFRIED, B. M. 1979. Anti-predator aggression in birds nesting in old field habitats: an experimental analysis. *Condor* 81: 251-257.
- GRANT, P. R. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution* 19: 355-367.
- HANDRINOS, G. y DEMETROPOULOS, A. 1983. *Birds of Prey of Greece*. P. Efstathiadis y Sons S. A. Atenas.
- HART, A. D. M. 1990. The assessment of pesticide hazards to birds: the problem of variable effects. *Ibis* 132: 192-204.
- HARTERT, E. 1913. *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Vol. II. Verlag von R. Friedländer y Sohn. Berlin.
- HARVEY, P. H. y GREENWOOD, P. J. 1978. Anti-predator defence strategies: Some evolutionary problems. En: Krebs, J. R. y Davies, N.

- B. (Eds.). *Behavioral Ecology: An evolutionary approach*, pp: 129-151. Blackwell. Oxford.
- HERNÁNDEZ, L. M., RICO, M. C., GONZÁLEZ, M. C., HERNÁN, M. A., y FERNÁNDEZ, M. A. 1986. Presence and time trends of organochlorine pollutants and heavy metals in eggs of predatory birds of Spain. *Journal of Field Ornithology* 57: 270-282.
- HESSE, R., ALLEE, W. C. y SCHMIDT, K. P. 1937. *Ecological animal geography*. Nueva York. Citado en Moreau (1944).
- HÖGSTEDT, G. 1981. Should there be a positive or negative correlation between survival of adults in a bird population and their clutch size?. *American Naturalist* 118: 568-571.
- HOYO, J. del; ELLIOTT, A. y SARGATAL, J. (Eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World*. Vol.2. Lynx Edicions. Barcelona.
- HUTCHISON, G. E. 1981. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Ed. Blume. Barcelona.
- IMMELMANN, K. 1970. Environmental factors controlling reproduction in African and Australian birds- A comparison. *Ostrich*, Sup. 8: 193-204.
- 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. En: Farner, D. S. & King, J. R. (Eds.). *Avian Biology*. Vol. I, pp. 341-389. Academic Press. Londres.

- ISENMANN, P. 1987. Geographical variation in clutch size: the example of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in the Mediterranean area. *Die Vogelwarte* 34 (2): 93-99.
- JAGA, K. y BROSIUS, D. 1999. Pesticide exposure: human cancers on the horizon. *Reviews on Environmental Health* 14 (1): 39-50.
- JOHNSGARD, P. A. 1990. *Hawks, eagles, and falcons of North America. Biology and natural history*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- JÖNSSON, P. E. y ALERSTAM, A. 1990. The adaptive significance of parental role division of sexual size dimorphism in breeding shorebirds. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 301-314.
- JUANA, E. de. 1992. Class Aves (Birds). En: Hoyo, J. del, Elliott, A. y Sargatal, J. (Eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1, pp: 35-73. Lynx Edicions. Barcelona.
- KLEIVANE, L., SEVERINSEN, T. y SKAARE, J. U. 2000. Biological transport and mammal to mammal transfer of organochlorines in Arctic fauna. *Marine Environmental Research* 49 (4): 343-357.
- KNIGHT, R. L. y TEMPLE, S. A. 1986. Methodological problems in studies of avian nest defence. *Animal Behaviour* 34: 561-566.

- KOENIG, A. 1890. Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den Canarischen Inseln. *Journal für Ornithologie* 38: 257-488.
- KOENIG, W. D. 1984. Geographic variation in clutch size in the northern flicker (*Colaptes auratus*): Support for Ashmole's hypothesis. *The Auk* 101: 698-706.
- KORPIMÄKI, E. y WIEHN, J. 1998. Clutch size of kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 3: 259-272.
- , LATHI, K., MAY, C. A., PARKIN, D. T., POWELL, G. B., TOLONEN, P. y WETTON, J. H. 1996. Copulatory behaviour and paternity determined by DNA fingerprinting in kestrels: effects of cyclic food abundance. *Animal Behaviour* 51: 945-955.
- KOSTRZEWA, R. 1989. Achtjährige Untersuchungen zur Brutbiologie und Ökologie der Turmfalken *Falco tinnunculus* in der Niederrheinischen Bucht im Vergleich mit verschiedenen Gebieten in der Bundesrepublik Deutschland und West-Berlin. Tesis doctoral, Universität Köln.
- LACK, D. 1943. *The life of the Robin*. Witherby. Londres. Citado en Perrins y Birkhead (1983).
- 1947. The significance of clutch-size. Part I.- Intraspecific variations. *Ibis* 89: 302-352.

- 1948. The significance of clutch-size. Part III.- Some interspecific comparisons. *Ibis* 90: 25-45.
- 1950. The breeding seasons in the European birds. *Ibis* 92: 288-316.
- 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen & Co. Ltd. Londres.
- y SOUTHERN, H. N. 1949. Birds on Tenerife. *Ibis* 91: 607-626.
- LAMBRECHTS, M. M. y DIAS, P. C. 1993. Differences in the onset of laying between island and mainland Mediterranean Blue Tits *Parus caeruleus*: phenotypic plasticity or genetic differences? *Ibis* 135: 451-455.
- LEDRU, A. P. 1982. *Viaje a la isla de Tenerife (1796)*. Gráfica La Torre. Madrid.
- LIGON, J. D. 1999. *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford University Press. Oxford.
- LIMA, S. L. 1987. Clutch size in birds: A predation perspective. *Ecology* 68 (4): 1062-1070.
- LIMA, M., MARQUET, P. A. y JAKSIC, F. M. 1999. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22: 213-218.
- LOISELLE, B. A. y HOPPES, W. G. 1983. Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85: 93-95.

- MACARTHUR, R. H. y WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- MACLEAN, G. L. 1970. The breeding seasons of birds in the southwestern Kalahari. *Ostrich*, Sup. 8: 179-192.
- MARTIN, J. L., GASTON, A. J. y HITIER, S. 1995. The effect of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands, Canada). *Oikos* 72 (1): 115-131.
- MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* 9: 163-197. Power, D. M. (ed.). Plenum Press. Nueva York.
- MARTÍN, A. 1987. *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios (CSIC). Tenerife.
- y LORENZO, J. A. 2001. *Aves del Archipiélago canario*. F. Lemus Ed. La Laguna. Tenerife.
- MARTINDALE, S. 1982. Nest defence and central place foraging: A model and experiment. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 10: 85-89.

- MASMAN, D., DIJKSTRA, C., DAAN, S. y BULT, A. 1989. Energetic limitation of avian parental effort: field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *Journal of Evolutionary Biology* 2: 435-455.
- MATEO, R., CARRILLO, J. y GUITART, R. 2000. p,p'- DDE residues in eggs of European Kestrel *Falco tinnunculus* from Tenerife, Canary Islands, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 65: 780-785.
- MEADE-WALDO, E. G. B. 1893. List of birds observed in the Canary Islands. *Ibis* 6 (5): 185-207.
- MEIJER, T, DAAN, S. y DIJKSTRA, C. 1988. Female condition and reproduction: Effects of food manipulation in free – living and captive kestrels. *Ardea* 76: 141-154.
- , DEERENBERG, C., DAAN, S. Y DIJKSTRA, C. 1992. Egg laying and photorefractoriness in the European Kestrel *Falco tinnunculus* . *Ornis Scandinavica* 23 (3): 405-410.
- MØLLER, A. P. 1997. Parasitism and the evolution of host life history. En: Clayton, D. H. & Moore, J. (Eds.). *Host parasitism evolution: General principles and avian models*, pp: 105–127. Oxford University Press. Oxford.
- MOREAU, R. E. 1944. Clutch size: A comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* 86: 286-347.

- MORRISON, S. A. y BOLGER, D. T. 2002. Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: food and predator-mediated processes. *Oecologia* 133: 315-324.
- MOUILLARD, B. 1935. Notes sur la biologie du Faucon Crécerelle *Falco tinnunculus* L. 1758. *Alauda* 7: 522-534.
- MURPHY, M. T. 2000. Evolution of clutch size in Eastern Kingbird: Tests of alternative hypotheses. *Ecological Monographs* 70 (1): 1-20.
- NAUROIS, R. de 1987. Contribution à la connaissance de l'Ecologie de la Crécerelle (*Falco tinnunculus* Linné) dans l'Archipel du Cap Vert. *Bolletino di Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 5(1): 195-210.
- NEGRO, J. J., DONÁZAR, J. A., HIRALDO, F., HERNÁNDEZ, L. M. y FERNÁNDEZ, M. A. 1993. Organochlorine and heavy metal contamination in non-viable eggs and its relation to breeding success in a Spanish population of lesser kestrels (*Falco naumanni*). *Environmental Pollution* 82: 201-205.
- NEWTON, I. 1977. Breeding strategies in birds of prey. *The Living Birds* 16: 51-82.
- 1979. *Population Ecology of Raptors*. T & A D Poyser. Berkhamsted.
- 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press. Londres.

- NOGALES, M. 1995. Breeding strategies of Ravens *Corvus corax* in an oceanic island ecosystem (El Hierro, Canary Islands). *Journal für Ornithologie* 136: 65-71
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-41.
- NUN, P. D. 1994. *Oceanic islands*. Blackwell. Oxford.
- ORTLIEB, R. 1963. Über die Brutbiologie des Turmfalken. *Falke* 10: 39-42.
- OWEN, D. F. 1979. Latitudinal gradients in clutch size: an extension of David Lack's theory. En: Stonehouse, B. y Perrins, C. M. (eds.). *Evolutionary Ecology*, pp: 171-179. MacMillan. Londres.
- PATTEN, M. A. y ROTENBERRY, J. T. 1999. The proximate effects of rainfall on clutch size of the California Gnatcatcher. *The Condor* 101: 876-880.
- PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- y BIRKHEAD, T. R. 1983. *Avian Ecology*. Blackie. Glasgow. Escocia.
- PETERSEN, C. M. 1956. Ynglebiologiske studier over Tårnfalken (*Falco tinnunculus* L.) i København. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* 50: 134-159 (con resumen en inglés).

- PHILLIPS, J. G., BUTLER, P. J. y SHARP, P. J. 1985. *Physiological Strategies in Avian Biology*. Blackie & Son Ltd. Glasgow.
- PIANKA, E. 1982. *Ecología evolutiva*. Ed. Omega. Barcelona.
- PIECHOCKI, R. 1982. *Der Turmfalke*. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- PIEROTTI, R. y BELLROSE, C. A. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the “third-chick disadvantage” in the Western Gull. *The Auk* 103:401-407.
- POLATZEK, J. 1908. Die Vögel der Canaren. *Ornithologisches Jahrbuch* 19 (3-4): 81-119.
- RATCLIFFE, D. A. 1970. Changes attributable to pesticide in egg breakage frequency and eggshell thickness in some British birds. *Journal of Applied Ecology* 7: 67 - 107.
- REDONDO, T. 1989. Avian nest defence: Theoretical models and evidence. *Behaviour* 111: 161-195.
- REYNOLDS, S. J. y WALDRON, S. 1999. Body water dynamics at the onset of egg-laying of the Zebra-Finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 30: 1-6.
- RICKLEFS, R. E. 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: Reproductive effort. *American Naturalist* 111 (979): 453-478.

- ROTENBERRY, J. T. y WIENS, J. A. 1991. Weather and reproductive variation in shrubsteppe sparrows: A hierarchical analysis. *Ecology* 72 (4): 1325-1335.
- ROYAMA, T. 1969. A model for the global variation of clutch size in birds. *Oikos* 20: 562-567.
- SÁNCHEZ, J. C., FOSSI, M. C. y FOCARDI, S. 1997. Serum B esterases as a nondestructive biomarker for monitoring the exposure of reptiles to organosphosphorus insecticides. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 37: 45-52.
- SANTOS, A. 1984. Flora y vegetación. En: *Geografía de Canarias*, Vol. 1, pp: 257-294. Ed. Interinsular Canaria. Las Palmas de Gran Canaria.
- SANZ, J. J. 1998. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of great tits. *Auk* 115: 1034 - 1051.
- SERVENTY, D. L. 1971. Biology of desert birds. En: Farner, D. S. y King, J. R. (Eds.): *Avian Biology*, Vol. I, pp. 287-339. Academic Press. Nueva York.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- SLAGSVOLD, T. 1982. Clutch size variation in Passerine birds: The nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169.
- SNYDER, N. F. R. y WILEY, J. W. 1976. *Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America*. Ornithological Monographs nº 20.

The American Ornithologists' Union. Allen Press, Inc. Lawrence, Kansas.

SØRENSEN, M. F. L. 1997. Niche shifts of Coal Tits *Parus ater* in Denmark. *Journal of Avian Biology* 28: 68-72.

STAMPS, J. A. y BUECHNER, M. 1985. The territorial defence hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *The Quarterly Review of Biology* 60 (2): 155-181.

THANNER, R. von. 1908. Ein Sammelausflug nach La Palma, Hierro und Fuerteventura. *Ornithologisches Jahrbuch* 19 (5-6): 198-215.

THIBAUT, J. C., PATRIMONIO, O. y TORRE, J. 1992. Does the diurnal raptor community of Corsica (Western Mediterranean) show insular characteristics? *Journal of Biogeography* 19: 363-373.

TOLONEN, P. y KORPIMÄKI, E. 1994. Determinants of parental effort: a behavioural study in the Eurasian Kestrel, (*Falco tinnunculus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 35: 355-362.

----- y -----. 1995. Parental effort of kestrels (*Falco tinnunculus*) in nest defense: effects of laying time, brood size, and varying survival prospects of offspring. *Behavioural Ecology* 6(4): 435-441.

VALKAMA, J., KORPIMÄKI, E. y TOLONEN, P. 1995. Habitat utilization, diet and reproductive success in the Kestrel in a temporally and spatially heterogeneous environment. *Ornis Fennica* 72: 49-61.

- VILLAGE, A. 1986. Breeding performance of kestrels at Eskdalemuir, south Scotland. *Journal of Zoology, London (A)* 208: 367-378.
- 1990. *The Kestrel*. T & A D Poyser. London.
- VOLSØE, H. 1955. The breeding birds of the Canary Islands. II. Origin and History of the Canarian Avifauna. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 117: 117-178.
- VOS, J. G., DYBING, E., GREIM, H. A., LADEFOGED, O., LAMBRÉ, C., TARAZONA, J. V., BRANDT, I. y VETHAAK, A. D. 2000. Health effects of endocrine-disrupting chemicals on wildlife, with special reference to the European situation. *Critical Reviews in Toxicology* 30 (1): 71-133.
- WEBB, P. B., BERTHELOT, S. y MOQUIN-TANDON, H. B. A. 1842. Ornithologie Canarienne. En: Webb, P. B. y Berthelot, S. *Histoire Naturelle des Îles Canaries*, pp: 1-48. Tome II. Béthune ed. Paris.
- WIEMEYER, S. N. y LINCER, J. L. 1987. The use of kestrels in Toxicology. *Raptor Research Report* 6: 165-178.
- WIENS, J. A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Vol. 1. *Foundations and patterns*. Cambridge University Press. Cambridge.
- WIGGINS, D. A., MØLLER, A. P., SØRENSEN, M. F. L. y BRAND, L. A. 1998. Island biogeography and the reproductive ecology of great tits *Parus major*. *Oecologia* 115: 478-482.

- WIKLUND, C. G. 1990. Offspring protection by merlin *Falco columbarius* females; the importance of brood size and expected offspring survival for defense of young. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 26: 217-223.
- WIKLUND, C. G. y STIGH, J. 1983. Nest defense and evolution of reversed sexual size dimorphism in snowy owls (*Nyctea scandiaca*). *Ornis Scandinavica* 14: 58-62.
- WILLIAMSON, M. 1981. *Island populations*. Oxford University Press. Oxford.
- WORTHING, C. R. (ed.). 1979. *The pesticide manual. A world compendium*. British Crop Protection Council. 6 th edition. Croydon.
- YOUNG, J. Z. 1977. *La vida de los vertebrados*. Ediciones Omega. Barcelona.

CAPITULO II

Antecedentes sobre la historia natural reproductiva del Cernícalo

Vulgar *Falco tinnunculus* en las Islas Canarias

Desde finales del siglo XVIII (Ledru, 1982), pero sobre todo a partir del siglo XIX, diversos naturalistas visitaron el Archipiélago Canario advirtiendo la presencia y buena distribución del Cernícalo Vulgar en estas islas (Webb et al., 1842; Godman, 1872; Tristram, 1889; Meade-Waldo, 1893; Thanner, 1908; Bannerman, 1912, 1914; Lack y Southern, 1949; Hemmingsen, 1958; Morphy, 1965; Trotter, 1970; Cuyás, 1971). En sus trabajos faunísticos y ornitológicos escribieron apuntes sobre la biología reproductiva de este halcón.

Los autores consultados mencionan los primeros síntomas de cortejo a finales de diciembre (Martín, 1987) y la actividad territorial en enero y febrero (Ennion y Ennion, 1962; Asbirk, 1972). En cotas inferiores a 500 m las cópulas comienzan a partir de enero (Martín, 1987) y se suceden en febrero (Ennion y Ennion, 1962; Martín, 1987), marzo (Martín, 1987) y en los primeros días de abril (Lack y Southern, 1949). La alimentación de cortejo, generalmente lagartos, fue observada por Lack y Southern (1949) en los primeros días de abril en el Puerto de la Cruz (Tenerife).

En 1866 Viera y Clavijo (1982) escribió, no exento de errores, que “hacen sus nidos de briznas de palos y raíces, con poco esmero, en los parajes más elevados, como campanarios, peñas y huecos de los árboles viejos”. Otros autores indican que los nidos son inaccesibles (Tristram, 1889; Bannerman, 1963) y están situados en agujeros de rocas (Mompó, 1876; Cabrera, 1893; Polatzek, 1908; Bannerman, 1912; Martín, 1987) a

una altura sobre el suelo entre 2 y 30 m (Martín, 1987) generalmente en paredes de barrancos y acantilados (Godman, 1872; Bannerman, 1963; Pérez Padrón, 1983), iglesias, edificios abandonados (Mompó, 1876), islotes o roques pequeños (superficie < 1 km²) separados de la costa (Martín et al., 1984) y alguna vez en árboles (Web et al., 1842; Mompó, 1876; Polatzek, 1908; Pérez Padrón, 1983). La nidificación en palmeras, incluso en colonias de Gorrión Moruno *Passer hispaniolensis*, se cita como fenómeno habitual en Gran Canaria (Bannerman, 1912) y las islas canarias orientales (Meade-Waldo, 1889; Bannerman, 1963), así como en pinos en El Hierro (Carrillo et al., 1988). En ocasiones los cernícalos también pueden criar en nidos abandonados de cuervos *Corvus corax* (Martín, 1987). Según destaca un reportaje periodístico, una pareja de cernícalos utilizó como nido un macetero en un piso habitado en Las Palmas de Gran Canaria (A. M. Corredera, Diario de Las Palmas, 06.04.1987, pág. 60).

La puesta se generaliza a mediados de marzo (Polatzek, 1908; Martín, 1987) y se extiende hasta el mes de mayo (Bannerman, 1963), aunque Koenig (1890) menciona que la mayoría de las puestas suceden en Abril. Martín (1987) cita el 11 de febrero como la fecha de puesta más temprana. Tanto Webb et al. (1842) como Mompó (1876) estudian la tonalidad de la cáscara de los huevos, coincidiendo, en líneas generales, en un color amarillento herrumbroso con numerosas manchas rojizas. Para Viera y Clavijo (1982) los huevos son blancos con manchas pardo rojizas

en los extremos. Mas, son Koenig (1890) y Cabrera (1893) quienes, además de publicar los primeros datos oométricos, realizan una descripción más detallada de la coloración de los huevos, destacando este último autor hasta nueve variedades cromáticas. Hartert (1913) describe la subespecie *F. t. dacotiae* y cita la media de cinco huevos procedentes de Lanzarote. Posteriormente, Bannerman (1963) mide y describe numerosos huevos de las dos subespecies, tanto en el campo como en la colección de Meade-Waldo depositada en el Museo Británico. Una puesta de reemplazo inusual fue comprobada en el sur de Tenerife cuando la primera puesta (pollos de tres semanas de edad) fue expoliada (Carrillo y Trujillo, 1989).

El tamaño de la puesta es variable según los autores: de 3 a 6 huevos (Webb et al., 1842), 4 huevos (Viera y Clavijo, 1982; Martín, 1987), 4 a 5 (Mompó, 1876; Cabrera, 1893; Bannerman, 1963), 5 como máximo (Polatzek, 1908), 4 a 6 (Lack, 1947; Pérez Padrón, 1983), 6 a 7 (Koenig, 1890). Polatzek (1908) recoge la leyenda popular del falcón, según la cual cuando la hembra de cernícalo pone un número impar de huevos, de uno de ellos, de diferente coloración que el resto, eclosionará un pollo de Halcón de Berbería *Falco pelegrinoides* que no sobrevivirá. Este naturalista cree que también pudiera tratarse de un pollo de Gavilán *Accipiter nisus*.

La eclosión en Tenerife suele suceder en la segunda quincena abril y los pollos abandonan el nido a mediados de mayo (Martín, 1987). Este

mismo autor menciona que seguramente mueren en el nido 1 o 2 pollos, al contemplar los grupos familiares, en junio y julio, compuestos por 4 o 5 cernícalos, dos de ellos adultos. En La Palma y La Gomera los grupos familiares también se observan hacia finales de junio (Cullen et al., 1952). Aunque Ennion y Ennion (1962) creen oír voces de pollos el 15 de febrero en un nido en Las Cañadas del Teide a 1829 m de altitud, esta cita puede ser incierta pues generalmente a esa altitud los pollos en el nido se ven a partir de la segunda mitad de mayo (Martín, 1987). En las canarias orientales los pollos voladeros se suelen ver en mayo y nunca más tarde de junio (Bannerman, 1963).

La reproducción de las parejas de cernícalos que habitan el Parque Nacional de Timanfaya (Lanzarote) fue detallada por Concepción (1992) y algunos aspectos relacionados con la biología reproductiva fueron publicados en los primeros años del siglo XXI (Mateo et al., 2000; Carrillo y Aparicio, 2001).

BIBLIOGRAFIA

ASBIRK, S. 1972. Notes on birds of Gran Canaria. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* 66: 134-136.

- BANNERMAN, D. A. 1912. The birds of Gran Canaria. *Ibis* 9 (6): 557-627.
- 1914. An ornithological expedition to the Eastern Canary Islands. Part I. *Ibis* 10 (2): 38-90.
- 1963. *Birds of the Atlantic Islands*. Vol. I: *A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages*. Oliver & Boyd. Edinburgh & London.
- CABRERA, A. 1893. Catálogo de las aves del Archipiélago Canario. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* 22: 1-70.
- CARRILLO, J. y APARICIO, J. M. 2001. Nest defence behaviour of the Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus* against human predators. *Ethology* 107: 865-875.
- y TRUJILLO, N. 1989. Ponte de remplacement inhabituelle chez le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus canariensis*. *Alauda* 57 (3): 227-228.
- , NOGALES, M. y PADRÓN, M. 1988. Nesting of *Falco tinnunculus* in natural sites in canary pines on El Hierro Island. *Journal of Raptor Research* 22 (3): 85-88.
- CONCEPCIÓN, D. 1992. *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya*. *Censo y Análisis*. Red de Parques Nacionales. ICONA. Madrid.
- CULLEN, J. M., GUITON, P. E., HORRIDGE, G.A. y PEIRSON, J. 1952. Birds on Palma and Gomera (Canary Islands). *Ibis* 94: 68-84.

- CUYÁS, J. 1971. Algunas notas sobre aves observadas en tres visitas a las Islas Canarias (1964 y 1967). *Ardeola*, Vol. Especial: 103-153.
- ENNION, E. A. R. y ENNION, D. 1962. Early breeding in Tenerife. *Ibis* 104: 158-168.
- GODMAN, F. D. 1872. Notes on the resident and migratory birds of Madeira and the Canaries. *Ibis* 3 (2): 158-177 y 209-224.
- HARTERT, E. 1913. *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Vol. II. Verlag von R. Friedländer y Sohn. Berlin.
- HEMMINGSEN, A. M. 1958. Field observations of birds in the Canary Islands. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 120: 189-206.
- KOENIG, A. 1890. Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den Canarischen Inseln. *Journal für Ornithologie* 38: 257-488.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size. Part I – Intraspecific variations. *Ibis* 89: 302-352.
- y SOUTHERN, H. N. 1949. Birds on Tenerife. *Ibis* 91: 607-626.
- LEDRU, A. P. 1982. *Viaje a la isla de Tenerife (1796)*. Gráfica La Torre. Madrid.
- MARTÍN, A. 1987. *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios (CSIC). Tenerife.

- , HERNÁNDEZ, E., DELGADO, G. y QUILIS, V. 1984. Nidificación del Paiño de Madeira *Oceanodroma castro* (Harcourt, 1851) en las Islas Canarias. *Doñana, Acta Vertebrata* 11 (2): 337-341.
- MATEO, R., CARRILLO, J. y GUITART, R. 2000. p,p'- DDE residues in eggs of European Kestrel *Falco tinnunculus* from Tenerife, Canary Islands, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 65: 780-785.
- MEADE-WALDO, E. G. B. 1889. Notes on some birds of the Canary Islands. *Ibis* 6 (1): 1-13.
- 1893. List of birds observed in the Canary Islands. *Ibis* 6 (5): 185-207.
- MOMPÓ, V. 1876. Catálogo de las aves de Tenerife. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*. 5: 241-258.
- MORPHY, M. J. 1965. Some birds of Northeast La Palma, Canary Islands August – September 1963. *Ibis* 107 (1): 97-100.
- PÉREZ PADRÓN, F. 1983. *Las aves de Canarias*. Tercera edición. Aula de Cultura del Excmo. Cabildo Insular de Tenerife. Santa Cruz de Tenerife.
- POLATZEK, J. 1908. Die Vögel der Canaren. *Ornithologisches Jahrbuch* 19 (3-4): 81-119.
- THANNER, R. von. 1908. Ein Sammelausflug nach La Palma, Hierro und Fuerteventura. *Ornithologisches Jahrbuch* 19 (5-6): 198-215.

- TRISTRAM, H. B. 1889. Ornithological notes on the Island of Gran Canaria. *Ibis* 6 (1): 13-32.
- TROTTER, W. D. C. 1970. Observations faunistiques sur l'île de Lanzarote (Canaries). *L'Oiseau et R. F. O.* 40 (2): 160-172.
- VIERA y CLAVIJO, J. de. 1982. *Diccionario de Historia natural de las Islas Canarias*. Excma. Mancomunidad de Cabildos de Las Palmas. La Muralla.
- WEBB, P. B., BERTHELOT, S. Y MOQUIN-TANDON, H. B. A. 1842. Ornithologie Canarienne. En: Webb, P. B. y Berthelot, S. *Histoire Naturelle des Îles Canaries*. Tome II, pp: 1-48. Béthune ed. Paris.

Capítulo III

Biología reproductiva y características de los nidos del Cernícalo

Vulgar *Falco tinnunculus* en distintos hábitats en una isla Atlántica*

* Los resultados de este capítulo están en prensa en:

CARRILLO, J. and E. GONZÁLEZ-DÁVILA. 2005. Breeding biology and nest characteristics of the Eurasian Kestrel in different environment on an Atlantic island. *Ornis Fennica* 82:000-000.

RESUMEN

Estudiamos los parámetros reproductivos, las características de nidificación y el éxito reproductivo de *Falco tinnunculus canariensis* en la isla de Tenerife, Archipiélago Canario. Los cernícalos crían generalmente en agujeros y repisas rocosos en acantilados (79.4%) desde el nivel del mar hasta 2400 m. No se encontraron nidos en el fayal-brezal (caracterizado por *Myrica faya* y *Erica arborea*) y la laurisilva. Parece que el tipo de nido es más similar al de otros archipiélagos cercanos y a los de África continental que a los de otras regiones más nórdicas del Paleártico occidental. El ciclo reproductivo es variable y depende de la altitud. La fecha media de puesta en la isla es el 21 de Marzo y encontramos un retraso significativo de 31 ± 7 días en los hábitats por encima de 1000 m, debido probablemente a las condiciones climáticas impuestas por la altitud. No encontramos diferencias en la fecha media de puesta entre años en cada uno de los hábitats. No encontramos diferencias en el tamaño de puesta (media = 4.41, $N = 133$) entre habitats ni tampoco con la altitud, aunque encontramos diferencias interanuales en dos hábitats. El tamaño de puesta de Tenerife es más pequeño que el de la región continental africana más próxima. El número medio de huevos que eclosiona es 3.48 ($N = 124$). El número

medio de pollos que vuela es 2.99 ($N = 124$) y no encontramos diferencias entre años ni entre hábitats. La mortalidad por nido fue 0.43 ($N = 122$). La predación humana sobre huevos y pollos parece ser la causa principal del fracaso de las puestas. Nuestros resultados sugieren que la estabilidad en los hábitats de Tenerife favorece la estabilidad interanual en los parámetros reproductivos.

INTRODUCCIÓN

Las aves insulares, comparadas con las de poblaciones continentales, se caracterizan por tener tamaños de puesta más pequeños y fechas de puesta más tardías (Cody, 1966; Wiggins et al. 1998). Se ha sugerido que el tipo de hábitat (Grant, 1965), las condiciones climáticas (Blondel, 1985), los factores genéticos (Blondel et al., 1990; Lambrechts y Dias, 1993; Frankham, 1997), el tamaño de la isla y su aislamiento del continente (Wiggins et al., 1998), los parásitos (Møller, 1997) y los predadores (Williamson, 1981; Loiselle y Hoppes 1983) son los factores potenciales responsables de los efectos de las islas en la ecología reproductiva de las aves.

La avifauna de las Islas Canarias se caracteriza por tener pocas especies nidificantes, con variaciones en sus nichos, densidades

poblacionales más elevadas que las del continente cercano (Lack y Southern, 1949; Martín, 1987), y por manifestar diferencias morfológicas (Volsøe, 1955; Carrascal et al., 1994), reducción del dimorfismo sexual (Volsøe, 1955) y del tamaño de puesta (Lack, 1947; Volsøe, 1955; Nogales, 1995). Estas diferencias se podrían aplicar al Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* (en lo sucesivo Cernícalo), el ave rapaz diurna más numerosa y mejor distribuida en las Islas Canarias (Webb et al., 1842; Bannerman y Bannerman, 1965; Carrillo y Delgado, 1996). Se considera que las poblaciones de Cernícalo estudiadas pertenecen a la subespecie *F. t. canariensis* Koenig 1890 distribuida en la isla de Madeira, las islas canarias de La Palma, El Hierro, La Gomera, Tenerife y Gran Canaria (Vaurie, 1965) y las Islas Salvajes (Martín, 1987).

La biología reproductiva del Cernícalo ha sido bien estudiada (Petersen, 1956; Ortlieb, 1963; Cavé, 1968; Village, 1983; Kuusela, 1983; Village, 1986; Dijkstra, 1988; Kostrzewa, 1989; Aparicio, 1993; Aparicio, 1998; Korpimäki y Wiehn, 1998; Valkama et al., 2002), pero no hay estudios detallados sobre la reproducción de los cernícalos que viven en islas (Balfour, 1955; de Naurois 1987). Se ha documentado datos reproductivos sobre los cernícalos de Canarias en diversos trabajos, muchos de ellos avifaunísticos (Webb et al., 1842; Koenig, 1890; Lack y Southern, 1949; Bannerman y Bannerman, 1965; Martín, 1987; Concepción, 1992; Carrillo et al., 1994; Mateo et al., 2000; Carrillo y

Aparicio, 2001) pero la biología reproductiva de esta especie no ha sido estudiada en detalle en el Archipiélago (Carrillo et al., 1988; Carrillo y Trujillo, 1989).

En este trabajo presentamos los datos sobre el éxito reproductivo y las características de nidificación del Cernícalo en tres hábitats diferentes de la isla de Tenerife (Archipiélago Canario), para examinar los efectos insulares sobre la reproducción de este halcón. Comprobamos si el tamaño de puesta y el período de nidificación difieren con la altitud (Cody, 1966; Immelmann, 1971; Perrins y Birkhead, 1983) y comparamos, así mismo, nuestros resultados con los datos de otras poblaciones del NW de África.

MÉTODOS

Área de estudio y especie

Tenerife (16° - 17° W, 27° 55' y 28° 40' N) es una isla volcánica situada en el océano Atlántico, a unos 292 km (en el punto más próximo) al Oeste del continente africano. Esta isla es la más grande (2058 km²) y alta (3718 m) del Archipiélago Canario. La precipitación media anual varía entre 100 y 1100 mm y las temperaturas medias entre 18.5° - 21° C en las áreas costeras y 9.5° C en las cumbres (Marzol, 2000). Estos factores

favorecen gran riqueza florística diversificada en ecosistemas áridos y semiáridos (vegetación halófila costera, matorral de *Euphorbia* o “tabaibal-cardonal”), comunidades forestales o arbustivas termófilas (bosques de laurisilva, fayal-brezal), pinares, matorrales de alta montaña (1900-3000 m. s. m.). Más información del área de estudio y su clima en Santos (1984).

El Cernícalo cría en cavidades rocosas y su productividad interanual varía poco en el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife (Carrillo y Aparicio, 2001). Se considera que el tamaño medio de puesta es de 4 huevos (Martín, 1987; Concepción, 1992). Se han observado puestas de reemplazo y una segunda puesta (Carrillo y Trujillo, 1989; Carrillo datos no publicados; Siverio *in litt*). El hombre es el principal predador de nidos de Cernícalo, destruyendo puestas o expoliando pollos (Carrillo y Aparicio, 2001).

Los cernícalos se alimentan principalmente de coleópteros (Scarabaeidae, Tenebrionidae) y ortópteros (Acrididae), aunque en términos de biomasa ratones y lagartos *Gallotia galloti* son también importantes (Carrillo et al., 1994, 1995). En el sur de Tenerife los lagartos son la presa más común con la que los adultos alimentan los pollos (Carrillo datos no publicados).

Se considera que el Cernícalo es sedentario en Canarias y no realiza movimientos migratorios (Volsøe 1950, Bannerman 1963). Sólo se ha

comprobado movimientos dispersivos, de hasta 36 km (medidos en línea recta), de individuos jóvenes en Tenerife (Carrillo datos no publicados).

Métodos generales

Estudiamos 145 nidos desde 1985 a 1994 en los siguientes hábitats: (ES) tabaibal-cardonal del sur, 75–500 m snm, comunidad caracterizada por *Euphorbia balsamifera*, *E. obtusifolia*, *Kleinia neriifolia*, *Plocama pendula* y *Periploca laevigata*, condiciones áridas y alta radiación solar; (EN) tabaibal-cardonal del norte, 100–300 msnm caracterizado por *Euphorbia canariensis*, *Aeonium* spp, *Argyranthemum* spp, acantilados con pendientes pronunciadas, baja radiación solar, clima húmedo y medio rural antropógeno, 0–500 m snm; (PS) pinar de norte (*Pinus canariensis* y en menor proporción *P. radiata*), 1200-2000 m snm, y retamar de cumbre, 2000–2800 m snm, caracterizado por la presencia de *Spartocytisus supranubius*, *Descurainia bourgaeana*, *Nepeta teydea* (ver Santos 1984).

La abrupta orografía de Tenerife (Espiego, 2000) provocó un esfuerzo de búsqueda de nidos desigual en los distintos hábitats (aproximadamente 60% ES, 25% EN y 15% PS). Como no todos los nidos fueron visitados regularmente los tamaños muestrales pueden diferir en distintos análisis. Los nidos se descubrieron principalmente observando la

conducta de los cernícalos (Village, 1990). Los datos reproductivos corresponden a aquellos nidos en que por lo menos había un huevo.

Se anotaron las características de ubicación de los nidos, midiéndose las siguientes variables: altura y anchura máximas de la entrada, profundidad de la cavidad, altura y anchura interior a media profundidad, altura sobre el suelo transitable, distancia desde el nido hasta la cima. También anotamos la orientación del nido y de la pared rocosa donde se encontraba.

Examinamos los nidos para comprobar fecha de puesta, tamaño de puesta, fecha de eclosión, número de pollos que vuela y mortalidad (número de pollos muertos por nido). Medimos la distancia desde la entrada del nido hasta la puesta (considerando el huevo más cercano a la entrada). También medimos la longitud (L) y el ancho (B) de los huevos con un calibrador de Vernier de precisión 0.1 mm y, posteriormente, calculamos el volumen según la fórmula de Hoyt (1979): $V = 0.51 L \times B^2$. Utilizamos las dimensiones medias de los huevos de cada puesta como unidad muestral. Cuando no se observó la fecha de puesta calculamos este parámetro restando 30 días (Village, 1990) de la fecha de eclosión de los huevos y consideramos un intervalo de 2 días en la puesta de cada dos huevos (Village 1986, Hasenclever et al. 1989). Codificamos la variable “fecha de puesta” en los análisis estadísticos contando desde el día 1 de

enero según el calendario Juliano. Los pollos se anillaron, se pesaron y midieron (ala plegada, tarso) a los 15 - 20 días de edad.

Análisis

Utilizamos cuatro índices para determinar el éxito reproductivo: (HR) Índice de eclosión, es el número de pollos eclosionados frente al número de huevos puestos, considerando aquellos nidos cuya tamaño de puesta se supo con precisión y al menos eclosionó un pollo; (NDR) Índice de abandono es el número de parejas que pierden la puesta frente al número de parejas que la inician; (NSR) Índice de supervivencia de pollos pequeños es el número de pollos que alcanza la edad de 15 días frente al número de pollos eclosionados; (FSR) Índice de supervivencia de pollos grandes es el número de pollos que vuela frente al número de pollos de 15 días. El cálculo de NSR y FSR se realizó teniendo en cuenta sólo aquellos nidos en los que supimos con precisión número de pollos eclosionados, número de pollos de 15 días y número de pollos que vuela. Comparamos HR, NSR y FSR de los nidos orientados al sur frente a los nidos orientados al norte mediante el test de la t de Student según Cochran (1977).

Las comparaciones entre las otras variables se realizaron mediante el test de la t de Student y ANOVA (diferencias *a posteriori* entre pares con

el test de Scheffé; Fisher y van Belle 1993). Todas las pruebas son de dos colas y la significación estadística es al 0.05. Los programas estadísticos empleados fueron SPSS 11.0 (SPSS Inc. 2001) y STATISTICA 5.0 (STATISTICA 1984-1995).

RESULTADOS

Características de los nidos

Los nidos se instalan principalmente en cavidades y repisas en cortados rocosos de diferente naturaleza geológica (79.4 %, $N = 145$), edificaciones humanas (14.9 %, $N = 145$) y nidos viejos de cuervos *Corvus corax* y palomas *Columba livia* (4.5 %, $N = 145$). Los emplazamientos en nidos abandonados de cuervo suelen verse en los cortados rocosos en el pinar del Norte, en el retamar de cumbre y en los barrancos en el tabaibalcardonal del Sur. Encontramos un nido en una palmera *Phoenix* spp., otro en cúmulos de acículas en pinos canarios *Pinus canariensis* y otro en una cavidad en el suelo. El nido a mayor altitud fue encontrado a 2400 m en coladas de lava.

Encontramos diferencias significativas entre hábitats en la profundidad del nido, en la altura desde el suelo al nido, en la altura de la

pared donde se ubica el emplazamiento nidial y en la distancia del nido a la cima de la pared rocosa donde se instala. Los nidos son más profundos en ES que en otros hábitats (test de Scheffé); están situados a mayor altura sobre el suelo y en paredes más altas en PS (Tabla 1).

Los huevos fueron puestos a una distancia media de 47.5 cm de la entrada del nido (SD = 34.95, mín. 7 – máx. 196, $N = 35$) y no encontramos diferencias de este parámetro entre hábitats ($F_{2,32} = 0.14$, $P = 0.87$).

Período de puesta

La fecha media de puesta en Tenerife es el 21 de Marzo (SD = 17.44, $N = 120$), habiendo observado la puesta más temprana el 17 de Febrero y la más tardía el 27 de Mayo (Tabla 2). Comprobamos diferencias en la fecha media de puesta entre los hábitats ($F_{2,117} = 40.99$, $P < 0.001$). Las parejas que viven por debajo de 1000 m (EN y ES) ponen 31 ± 7 días antes ($t_{117} = -8.72$, $P < 0.001$) que las que nidifican por encima de esta altitud (Fig.1-2).

No encontramos diferencias interanuales en la fecha media de puesta (ES desde 1985 a 1994, $F_{8,59} = 1.74$, $P = 0.11$; EN desde 1985 a 1991, $F_{6,19} = 0.67$, $P = 0.67$; PS desde 1988 a 1991, $F_{3,12} = 0.66$, $P = 0.59$).

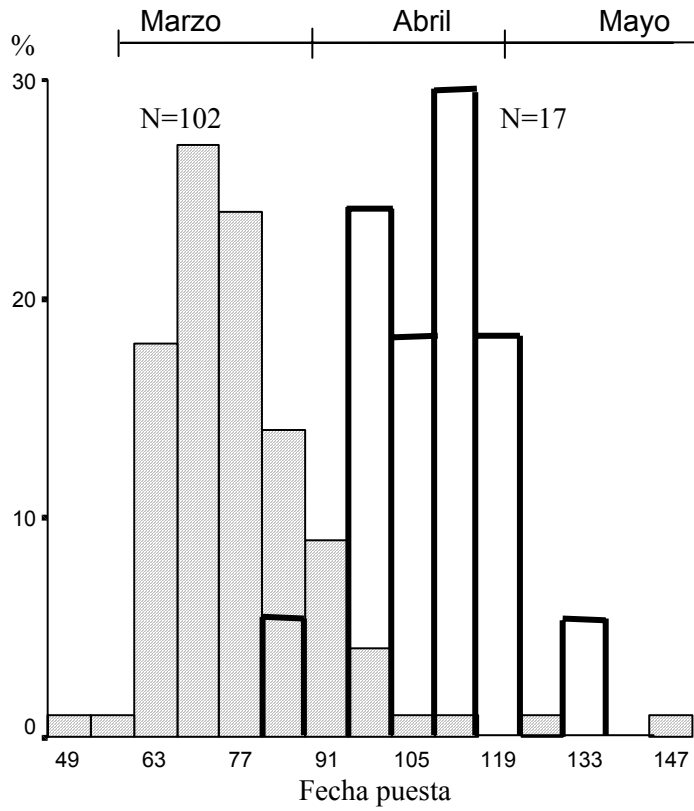


Figura 1. Fechas de puesta de los cernícalos en la isla de Tenerife agrupadas en períodos de siete días (franjas con barras: nidos por debajo de 1000 m de altitud, franjas en blanco: nidos por encima de 1000 m de altitud). Día 49: 18 de Febrero.

CARACTERÍSTICAS DE LOS NIDOS	ES (N)	EN (N)	PS (N)	ISLA (N)	P
Ancho entrada cavidad (cm)	41.28 ± 35.39 (77)	42.78 ± 31.58 (23)	21.47 ± 12.59 (15)	39.00 ± 33.07 (115)	ns
Altura entrada cavidad (cm)	33.10 ± 20.68 (78)	23.17 ± 7.48 (15)	30.53 ± 11.88 (15)	31.36 ± 18.58 (108)	ns
Ancho interior cavidad (cm)	47.98 ± 34.62 (52)	51.13 ± 14.48 (15)	43.75 ± 29.86 (12)	47.94 ± 30.85 (79)	ns
Altura interior cavidad (cm)	32.37 ± 23.13 (54)	20.09 ± 7.45 (11)	33.00 ± 13.34 (14)	30.77 ± 20.47 (79)	ns
Profundidad cavidad (cm)	114.14 ± 93.67 (83)	55.04 ± 40.01 (23)	68.10 ± 26.16 (19)	96.27 ± 82.65 (125)	0.002
Altura acantilado (m)	6.85 ± 3.38 (80)	11.40 ± 6.20 (24)	22.80 ± 21.79 (19)	10.20 ± 10.82 (123)	<0.001
Altura nido-suelo (m)	3.83 ± 1.96 (87)	7.38 ± 5.13 (39)	15.71 ± 19.67 (19)	6.34 ± 8.56 (145)	<0.001
Distancia nido-cima (m)	3.00 ± 2.40 (80)	4.64 ± 3.66 (22)	7.44 ± 5.28 (20)	47.51 ± 34.95 (122)	<0.001

Tabla 1. Características de los nidos de Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* en distintos habitats (ES, tabaibal-cardonal del sur; EN, tabaibal-cardonal del norte y medio antropógeno; PS, pinar del norte y retamar de cumbre) en la isla de Tenerife. Se muestran las medias ± SD, ns: no significativo.

PARAMETROS REPRODUCTIVOS	ES (N)	EN (N)	PS (N)	ISLA (N)
Fecha de puesta	74.28 ± 12.42 (72)	79.68 ± 16.51 (31)	107.18 ± 11.59 (17)	80.33 ± 17.44 (120)
Tamaño de puesta	4.36 ± 0.96 (84)	4.71 ± 0.59 (31)	4.11 ± 0.76 (18)	4.41 ± 0.88 (133)
Distancia puesta - entrada cavidad (cm)	49.67 ± 39.16 (24)	43.00 ± 27.26 (7)	42.50 ± 21.89 (4)	47.51 ± 34.95 (35)
Longitud huevos (mm)	38.48 ± 1.39 (50)	38.34 ± 1.28 (12)	37.95 ± 1.07 (8)	38.40 ± 1.34 (70)
Ancho huevos (mm)	30.97 ± 0.95 (50)	31.17 ± 0.86 (12)	30.10 ± 0.82 (8)	30.91 ± 0.96 (70)
Volumen huevos (cm ³)	18.85 ± 1.43 (50)	19.04 ± 1.62 (12)	17.55 ± 1.15 (8)	18.73 ± 1.48 (70)
Número de pollos que eclosionan	3.36 ± 1.64 (81)	3.82 ± 1.44 (28)	3.53 ± 1.06 (15)	3.48 ± 1.54 (124)
Número de pollos que vuelan	2.95 ± 1.64 (81)	2.89 ± 1.71 (28)	3.40 ± 1.06 (15)	2.99 ± 1.60 (124)
Mortalidad	0.36 ± 0.72 (80)	0.78 ± 1.12 (27)	0.13 ± 0.35 (15)	0.43 ± 0.81 (122)

Tabla 2. Parámetros reproductivos del Cernícalo Vulgar en diferentes habitats (ES, tabaibal-cardonal del sur; EN, tabaibal-cardonal del norte y medio antropógeno; PS, pinar del norte y retamar de cumbre) en la isla de Tenerife. Fecha de puesta 1 = 1 Enero. Se muestran las medias ± SD.

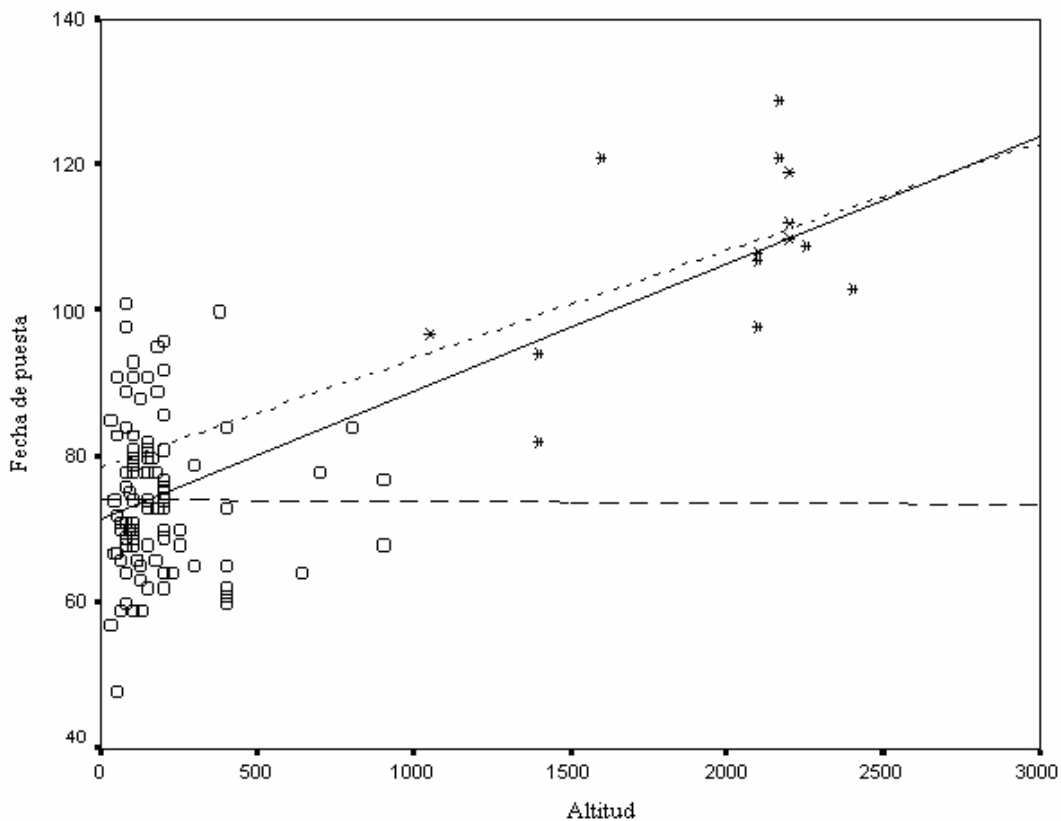


Figura 2. Relación entre fecha de puesta y altitud en los cernícalos que habitan por debajo de 1000 m (o línea discontinua gruesa), por encima de 1000 m (* línea discontinua fina) y para el conjunto de la población de la isla de Tenerife (línea continua).

La fecha media de puesta no estuvo relacionada con el número de pollos eclosionados ($r = - 0.13$, $P = 0.20$, $N = 104$), ni con el número de pollos que abandonó el nido ($r = - 0.09$, $P = 0.36$, $N = 114$). Sólo hallamos una cierta tendencia en ES (pollos eclosionados: $r = - 0.21$, $P = 0.08$, $N = 66$; pollos que abandonan el nido: $r = - 0.21$, $P = 0.08$, $N = 66$).

Tamaño de puesta y número de pollos

La puesta media de la población estudiada es 4.41 (SD = 0.88, mín. 2 – máx. 6, $N = 133$, Tabla 2), siendo las puestas de 4 huevos (41%) y las de 5 (39%) las más frecuentes. No encontramos diferencias significativas entre hábitats ($F_{2, 130} = 3.08$, $P = 0.05$). La fecha media de puesta y el tamaño de puesta se correlacionaron negativamente por debajo de 1000 m de altitud ($r_s = -0.27$, $P = 0.009$, $N = 92$) pero no encontramos correlación por arriba de dicha altitud ($r_s = 0.53$, $P = 0.062$, $N = 13$) (Fig. 3). Encontramos diferencias entre años en el tamaño de puesta en EN (1987 a 1991, $F_{4,16} = 5.70$, $P = 0.005$, $N = 21$) y en ES (1988 a 1994, $F_{6,63} = 2.86$, $P = 0.016$, $N = 70$), pero no en PS (1988 a 1991, $F_{3,11} = 1.29$, $P = 0.33$, $N = 15$).

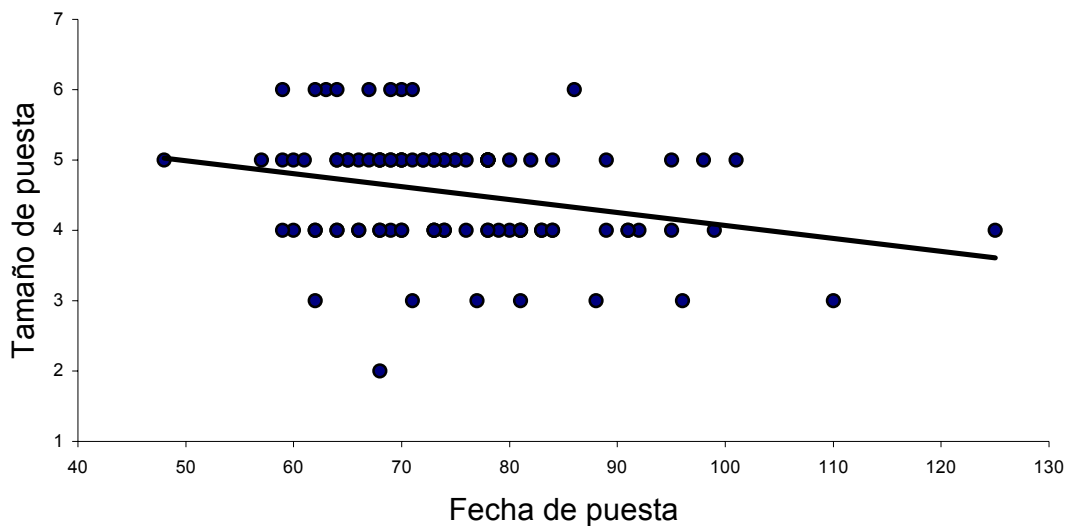


Fig. 3. Declive estacional del tamaño de puesta en los cernícalos que habitan por debajo de 1000 m de altitud en la isla de Tenerife. Día 40: 9 de Febrero.

Comparamos las dimensiones de los huevos (longitud, anchura, volumen) entre años (si $N \geq 3$ huevos) no encontrando diferencias. No hallamos relación entre el volumen medio de los huevos por puesta y la fecha de la puesta ($r_s = 0.087$, $P = 0.54$, $N = 53$), pero encontramos que el volumen aumenta en las puestas de Abril en adelante. No hubo diferencias entre hábitats en el volumen de los huevos ($F_{2,67} = 3.12$, $P = 0.05$).

El tamaño medio de puesta de Marruecos (media = 4.8, SD = 0.94, $N = 40$; Bergier 1987) es significativamente más alto que el de Tenerife (media = 4.41, SD = 0.88, $N = 133$; $t_{176} = 2.51$, $P = 0.013$).

El número medio de pollos que eclosionan es de 3.48 (SD = 1.5, mín. 0 – máx. 6, $N = 124$ puestas) y no encontramos diferencias entre hábitats ($F_{2,121} = 1.04$, $P = 0.36$). El número medio de pollos que vuela es de 2.99 (SD = 1.6, mín. 0 – máx. 6, $N = 124$) y no hubo diferencias entre hábitats ($F_{2,121} = 0.32$, $P = 0.72$), ni interanuales en cada uno de los hábitats (ES, $F_{8,72} = 1.7$, $P = 0.12$). En estos cálculos no tuvimos en cuenta aquellos nidos en los que no supimos con precisión ambos parámetros.

Éxito reproductivo

No hubo diferencias en el éxito reproductivo entre hábitats (considerando los cuatro índices; Tabla 3). Sólo el índice de supervivencia de pollos pequeños (NSR) muestra una débil relación con la profundidad del nido ($r = 0.25$, $P = 0.017$, $N = 92$). La orientación de la entrada de los nidos para toda la población insular estudiada, agrupadas en categorías de 90° (N-NE, E-SE, S-SW, W-NW) no se relacionó con el índice de eclosión (HR) ($F_{2, 108} = 0.07$, $P = 0.94$), con NSR ($F_{2, 94} = 1.06$, $P = 0.35$), ni con FSR ($F_{2, 94} = 0.14$, $P = 0.87$). Los mismos cálculos se hicieron con la orientación de la pared del nido y no encontramos relación alguna con el éxito reproductivo.

ÉXITO REPRODUCTIVO	ES	EN	PS	ISLA
Índice de eclosión	0.87	0.88	0.88	0.87
Índice de abandono de nido	0.12	0.06	0.00	0.09
Índice de supervivencia de pollos pequeños	0.90	0.86	0.93	0.90
Índice de supervivencia de pollos grandes	1.0	0.99	1.0	0.99

Tabla 3. Éxito reproductivo del Cernícalo en diferentes hábitats en la isla de Tenerife (ES, tabaibal-cardonal del sur; EN, tabaibal-cardonal y medio antropógeno del norte; PS pinar de norte y retamar de cumbre).

Fracaso de nidos

De los 145 nidos estudiados 27 (18.6%) fracasaron total o parcialmente. Las causas principales incluyeron: 1. Predación humana sobre huevos y pollos (14 nidos), 2. No eclosión debido a causas desconocidas (9), 3. Abandono de la puesta debido a fuertes lluvias (1), 4. Rotura de huevos (probablemente por DDE, ver Mateo et al., 2000) (1), 5. Muerte de pollos grandes por causas desconocidas (1) y 6. Pérdida de puesta (muerte de una familia completa después de una fumigación de tomateras en las cercanías del nido, probablemente envenenada, ver Mateo et al., 2000) (1).

DISCUSIÓN

Características de los nidos

El Cernícalo cría generalmente en cavidades rocosas en todos los hábitats en Tenerife desde el nivel del mar hasta 2400 m, excepto en la laurisilva y el fayal-brezal. Sin embargo, en latitudes nórdicas prefiere

depositar los huevos en nidos viejos de córvidos, aves rapaces y otras aves, aunque también cría en acantilados (Brown, 1976; Cramp y Simmons, 1980; Village, 1990). El relieve abrupto de Tenerife y la escasez de nidos de córvidos, comúnmente usados por los cernícalos en otras latitudes (Brown, 1976; Village, 1990), son, probablemente los factores que condicionan a que este falcónido nidifique en cavidades rocosas en las Islas Canarias, sobre todo en las centrales y occidentales. En algunas islas al Norte de Inglaterra y Escocia, donde escasean otras estructuras, también nidifican en oquedades rocosas (Brown, 1976). Los cernícalos americanos *Falco sparverius* de ciertas islas de Norteamérica también prefieren criar en acantilados debido, probablemente, a la ausencia de cavidades excavadas por otras aves nidificantes (Sullivan et al., 2003).

La nidificación en árboles es ocasional en las Islas Canarias (Bannerman, 1963; Martín y Lorenzo, 2001) excepto en la isla de El Hierro, donde los cernícalos crían en los bosques de pino canario *Pinus canariensis*, depositando los huevos generalmente en cúmulos de acículas (Carrillo et al., 1988). Esto ha sido observado sólo en una pareja en los pinares del sur de Tenerife.

Generalmente, sin embargo, las tendencias de nidificación en el Archipiélago Canario parecen más similares a las del continente africano (Brown et al., 1982; Steyn, 1985; Bergier, 1987) que a las de regiones

nórdicas de la región Paleártica occidental (Cramp y Simmons, 1980; Village, 1990).

Aunque es probable que los cernícalos cuando crían en cavidades naturales seleccionen oquedades con determinadas formas y tamaños, sólo estudios hechos en cajas-nido demuestran que el tamaño y la orientación son factores importantes en la selección del nido (Valkama y Korpimäki, 1999). Se ha observado que cernícalos americanos insulares seleccionan cavidades en acantilados orientadas al sureste al resguardo de los vientos predominantes (Sullivan et al., 2003). En nuestro estudio no encontramos diferencias en las medidas del nido (altura y anchura de la entrada, altura y anchura del interior), a excepción de la profundidad, entre los distintos hábitats, destacando los nidos del tabaibal-cardonal del sur como los más profundos. La profundidad puede ser una de las características más importantes, pues la puesta y los pollos pueden ser tanto más inalcanzables para el hombre, el principal predador (Carrillo y Aparicio, 2001), cuanto más profundos sean los nidos.

Los cernícalos sitúan los nidos a diferente altura sobre el suelo (Piechocki, 1982; Village, 1990) como sucede en Tenerife. El éxito reproductivo del Cernícalo varía según la posición y la altura del nido sobre el suelo (Rockenbauch, 1968), aunque en nuestro estudio la altura, el espacio que separa el nido de la cima del acantilado y la altura de la pared

donde se encuentra la cavidad-nido no estuvieron relacionadas con el índice de eclosión, con el índice de pollos pequeños ni con el índice de pollos grandes. Esto sugiere que el éxito reproductivo no está afectado por la localización del nido.

Ciclo reproductivo

El ciclo reproductivo de los cernícalos en Tenerife es variable y depende de la altitud. El período de cortejo y celo comienza en Enero en aquellas parejas que viven por debajo de 1000 m s. n. m., teniendo lugar las puestas, generalmente, a mediados de Marzo. Hay parejas, sin embargo, que pueden realizar la puesta en Febrero (Ennion y Ennion, 1962; Lorenzo y González, 1993). Nuestras observaciones coinciden con un estudio previo sobre la actividad del epitelio espermatogénico de seis machos capturados entre el 23 de Febrero y el 25 de Marzo (Volsøe, 1950).

Nuestros resultados sugieren que la fecha media de puesta de las parejas que viven por debajo de 1000 m se adelanta a las de aquellas otras de poblaciones nórdicas de la región del Paleártico occidental (Géroudet, 1978; Piechocki, 1982; Village, 1990; Korpimäki y Wiehn, 1998; Aparicio, 1998). En regiones norteafricanas próximas a las Islas Canarias las puestas

se producen preferentemente en Abril, aunque el período de puesta abarca desde Marzo a Mayo (Marruecos; Bergier, 1987).

Las parejas que viven por encima de 1000 m de altitud suelen comenzar el período de cortejo en Febrero, aproximadamente un mes más tarde que las que crían por debajo de dicha cota, y suelen poner en Abril. Esta variación podría corroborar la hipótesis del retraso del ciclo reproductivo con la altitud (Immelmann, 1971; Perrins y Birkhead, 1983) y ha sido sugerida para el Cernícalo en diversas regiones paleárticas (Suiza, Géroudet, 1978; Marruecos, Bergier, 1987; [Aragón] España, Pedrocchi-Renault, 1987; Inglaterra, Shrub, 1993).

Tamaño de puesta y número de pollos

Se ha podido comprobar que el tamaño de puesta en las aves rapaces puede sufrir variaciones latitudinales (Newton, 1977, 1979). Recientemente Carrillo y González-Dávila (2003) han comprobado un descenso latitudinal, de N a S, en el tamaño de puesta en el Cernícalo en la región del Paleártico occidental. Esta tendencia también sucede en Norteamérica con el Cernícalo Americano (Palmer, 1988). El tamaño medio de puesta de los cernícalos de Tenerife es inferior al de otras poblaciones de latitudes más nórdicas (Carrillo y González-Dávila, 2003). No obstante, estos datos deben ser interpretados

con precaución ya que la reducción del tamaño de puesta de aves insulares es una adaptación aceptada generalmente (Lack, 1968; Cody, 1971; Isenmann, 1982). Además, la insularidad afecta los parámetros reproductivos (fecha de puesta, tamaño de puesta, número de pollos que vuela) de las aves rapaces de diferente manera. Por ejemplo, el Cernícalo cría aproximadamente en la misma época, y tiene un tamaño de puesta similar, en la isla de Córcega que en la Europa templada, mientras que el Gavilán *Accipiter nisus* nidifica más tarde y pone menos huevos en Córcega que en Europa (Thibault et al., 1992).

Nuestros resultados sugieren que el tamaño de puesta en Tenerife es inferior al de las poblaciones de Marruecos (Bergier, 1987) lo que, probablemente, podría corroborar mejor la hipótesis de la reducción de este parámetro reproductivo en islas (Lack, 1968; Cody, 1971; Wiggins et al., 1998) que la hipótesis del efecto latitudinal. Además, nuestros datos parecen confirmar la reducción del tamaño de puesta de las aves que viven en Canarias (Lack, 1947; Volsøe, 1955; Delgado et al., 1987; Nogales, 1995). Sin embargo, el tamaño de puesta de diferentes poblaciones de cernícalos insulares muestran patrones distintos (Brown, 1976; Kuusela, 1983; Thibault et al., 1992; Shrubbs, 1993; A. Mestre y S. Vidal *in litt.*).

El Cernícalo muestra un característico declive estacional del tamaño de puesta (Cavé, 1968; Meijer et al., 1988; Aparicio, 1994a). Hemos comprobado esta tendencia en Tenerife sólo en el tabaibal-cardonal del

norte (100-300 m s. n. m.), nunca en hábitats por encima de 1000 m. Se han propuesto diferentes hipótesis para explicar los factores últimos que afectan el declive estacional (revisión en Aparicio, 1994b). Lamentablemente no podemos confirmar que las diferencias de este fenómeno entre hábitats sean debidas al alimento, pues no pudimos capturar las hembras (y, por tanto, averiguar su condición física) ni valorar la disponibilidad de presas (Aparicio, 1994b) en los distintos hábitats.

No encontramos diferencias en el número de pollos que vuela por pareja, ni entre hábitats ni entre años. En latitudes nórdicas del Paleártico occidental la producción de jóvenes es variable y depende de la fluctuación en la densidad de topillos *Microtus* spp (Newton, 1979; Kostrzewa y Kostrzewa, 1990; Korpimäki y Norrdahl, 1991), del clima (Rockenbauch, 1968; Kostrzewa y Kostrzewa, 1990, pero ver Kostrzewa y Kostrzewa, 1991) y de la densidad de parejas reproductoras (Village, 1990). En regiones mediterráneas no se han comprobado diferencias interanuales (Gil-Delgado et al., 1995) o entre hábitats (Avilés et al., 2001) en la productividad. En la mayor parte del norte y centro del Paleártico los topillos (Microtinae) constituyen la base de la dieta de los cernícalos, y a medida que descendemos hacia regiones del sur estas presas van siendo sustituidas por ratones (Murinae) (Aparicio, 1990), insectos y reptiles (Carrillo et al., 1994), confirmando las predicciones sobre las tendencias alimentarias latitudinales (Village, 1990). En las Islas Canarias los insectos

son las presas más frecuentes de los cernícalos (Carrillo et al., 1994; Carrillo et al., 1995) y los pollos son alimentados principalmente con lagartos *Gallotia galloti* (89.2%, $N = 907$ presas, Carrillo datos no publicados para Tenerife), vertebrados bien distribuidos y abundantes en Tenerife (Báez, 1984). La captura de estos lacértidos como base dietética para los pollos podría explicar la estabilidad interanual y entre hábitats de la productividad de los cernícalos.

Estudios previos en latitudes nórdicas demuestran que el hábitat tiene efectos sobre las preferencias de presas capturadas (Village, 1982; Pettifor, 1984; Shrub, 1993; Valkama et al., 1995) y sobre los parámetros reproductivos (Village, 1990; Valkama y Körpimäki, 1999; Avilés et al., 2001). Nuestros resultados sugieren que las características del hábitat no influyen en el tamaño de la puesta y la producción de pollos que vuelan en la isla de Tenerife. Es probable que la densidad de las aves nidificantes sea distinta según las áreas (ver Carrillo y Delgado, 1996 para las islas canarias orientales) y esto pueda afectar indirectamente la disponibilidad de alimento de las parejas (Perrins y Birkhead, 1983).

BIBLIOGRAFÍA

- APARICIO, J. M. 1990. Estudio de la alimentación en el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*). Influencia sobre la reproducción y la migración. Memoria de licenciatura . Universidad Complutense. Madrid.
- 1993. El tamaño de la puesta y el tiempo de reproducción de los cernícalos: Limitaciones y estrategias. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- 1994a. The effect of variation in the laying interval on proximate determination of clutch size in the European Kestrel. *Journal of Avian Biology* 25: 275-280.
- 1994b. The seasonal decline in clutch size: an experiment with supplementary food in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *Oikos* 71: 451-458.
- 1998. Individual optimization may explain differences in breeding time in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Journal of Avian Biology* 29: 121-129.
- AVILÉS, J. M., SÁNCHEZ, J. M. y PAREJO, D. 2001. Breeding rates of Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*) in relation to surrounding habitat in southwest Spain. *Journal of Raptor Research* 35 (1): 31-34.

- BÁEZ, M. 1984. Anfibios y reptiles. En: *Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario*, pp: 259-273. Edirca [Ed.], Las Palmas de Gran Canaria.
- BALFOUR, E. 1955. Kestrels nesting on the ground in Orkney. *Bird Notes* 26: 245-253.
- BANNERMAN, D. A. 1963. *Birds of the Atlantic Islands*. vol. I: *A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages*. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- y BANNERMAN, W. M . 1965. *Birds of the Atlantic Islands*. vol. 2. *A History of the Birds of Madeira, the Desertas and the Porto Santo Islands*. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- BERGIER, P.1987. *Les rapaces diurnes du Maroc. Statut, répartition et ecologie*. Annales du Centre d'Etudes sur les Ecosystèmes Forestiers (ex – C. R. O. P.) n° 3. Aix-en-Provence.
- BLONDEL, J. 1985. Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: A comparison. *Journal of Animal Ecology* 54: 531-556.
- , PRET, P. y MAISTRE, M. 1990. On the genetical basis of the laying-date in an island population of Blue Tits. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 469-475.
- BROWN, L. 1976. *British Birds of Prey*. Collins Sons and Co Ltd. London.

- , URBAN, E. K. y NEWMAN, K. 1982. *The birds of Africa*. vol I. Academic Press, Londres.
- CARRASCAL, L. M., MORENO, E. y VALIDO, A. 1994. Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) - a test of convergence and ecomorphological hypothesis. *Evolutionary Ecology* 8: 25-35.
- CARRILLO, J., NOGALES, M. y PADRÓN, M. 1988. Nesting of *Falco tinnunculus* in natural sites in Canary pines on El Hierro island. *Journal of Raptor Research* 22 (3): 85-88.
- y TRUJILLO, N. 1989. Ponte de remplacement inhabituelle chez le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus*. *Alauda* 57 (3): 227-228.
- , HERNÁNDEZ, E. C., NOGALES, M., DELGADO, G., GARCÍA, R. y RAMOS, T. 1994. Geographic variation in the spring diet of *Falco tinnunculus* L. on the islands of Fuerteventura and El Hierro (Canary Islands). *Bonner zoologische Beiträge* 45 (1): 39-48.
- , GARCÍA, R. y NOGALES, M. 1995. Contribution à l'étude du spectre alimentaire de *Falco tinnunculus* (Aves: Falconidae), dans l'île de El Hierro (Iles Canaries). *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 47 (258): 7-22.
- y DELGADO, G. 1996. Patrones de distribución y abundancia relativa de *Falco tinnunculus dacotiae* (Hartert, 1913) en las Islas Canarias. En: J. Muntaner and J. Mayol [Eds.], *Biología y*

- conservación de las rapaces mediterráneas, 1994. Monografía nº 4, pp: 471-476. SEO/ Birdlife. Madrid.*
- y APARICIO, J. M. 2001. Nest defence behaviour of the Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus* against human predators. *Ethology* 107: 865-875.
- y GONZÁLEZ-DÁVILA, E. 2003. Geographic variation in the clutch size of the Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus*. Resúmenes del IV Congresso Português de Ornitologia e II Jornadas Ibéricas de Ornitología: 154.
- CAVÉ, A. J. 1968. The breeding of the kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. Netherlands *Netherlands Journal of Zoology* 18: 313-407.
- COCHRAN, W. R. 1977. *Sampling techniques*. Wiley (3rd Ed.). Nueva York.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- 1971. Ecological aspects of reproduction. En: D. S. Farner and J. R. King [Eds.], *Avian Biology*. vol I , pp: 461-512 Academic Press. London.
- CONCEPCIÓN, D. 1992. *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censo y Análisis*. Red de Parques Nacionales. ICONA. Madrid.

- CRAMP, S. y SIMMONS, K. E. L. (Eds.). 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*, vol. II. Oxford University Press. Oxford.
- DELGADO, G., MARTÍN, A., EMMERSON, K. y QUILIS, V. 1987. Biologie de la reproduction de l'Épervier (*Accipiter nisus*) à Tenerife (Iles Canaries). *Alauda* 55 (2): 116-121.
- DIJKSTRA, C. 1988. Reproductive tactics in the kestrel *Falco tinnunculus*. A study in evolutionary biology. Tesis doctoral. Rijksuniversiteit Groningen. The Netherlands.
- ENNION, E. A. R. y ENNION, D. 1962. Early breeding in Tenerife. *Ibis* 104: 158-168.
- ESPIAGO, J. 2000. El relieve. En: *Gran atlas temático de Canarias*, pp: 41-54. Interinsular Canaria [Ed.]. Santa Cruz de Tenerife.
- FISHER, L. D. y van BELLE, G. 1993. *Biostatistics: A methodology for the health sciences*. Wiley and Sons, Inc. Nueva York.
- FRANKHAM, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78: 311-327.
- GÉROUDET, P. 1978. *Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*. Delachaux et Niestlé [Ed.], Paris.
- GIL-DELGADO, J. A., VERDEJO, J. y BARBA, E. 1995. Nestling diet and fledgling production of Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*) in eastern Spain. *Journal of Raptor Research* 29 (4): 240-244.

- GRANT, P. R. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution* 19: 355-367.
- HASENCLEVER, H., KOSTRZEWA, A. y KOSTRZEWA, R. 1989. Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*): 16 jährige Untersuchungen in Westfalen. *Journal für Ornithologie* 130 (2): 229-237.
- HOYT, D. F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of birds eggs. *Auk* 96: 73-77.
- IMMELMANN, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. En: D. S. Farner and J. R. King [Eds.]. *Avian Biology*. vol. I, pp: 341-389. Academic Press, Londres.
- ISENMANN, P. 1982. The influence of insularity on fecundity in tits (Aves, Paridae) in Corsica. *Acta Oecologica* 3 (2): 295-301.
- KOENIG, A. 1890. Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den Canarischen Inseln. *Journal für Ornithologie* 38: 257- 488.
- KORPIMÄKI, E. y NORRDAHL, K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short – Eared Owls and Long – Eared Owls to vole densities. *Ecology* 72 (3): 814-826.
- y WIEHN, J. 1998. Clutch size of kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 3: 259-272.

- KOSTRZEWA, R. 1989. Achtjährige Untersuchungen zur Brutbiologie und Ökologie der Turmfalken *Falco tinnunculus* in der Niederrheinischen Bucht im Vergleich mit verschiedenen Gebieten in der Bundesrepublik Deutschland und Wets-Berlin. Tesis doctoral, Universität Köln, Alemania.
- KOSTRZEWA, A. y KOSTRZEWA, R. 1990. The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the Buzzard *Buteo buteo*, Goshawk *Accipiter gentilis* and Kestrel *Falco tinnunculus*. *Ibis* 132: 550-559.
- KOSTRZEWA, R. y KOSTRZEWA, A. 1991. Winter weather, spring and summer density, and subsequent breeding success of Eurasian Kestrels, Common Buzzards, and Northern Goshawks. *Auk* 108: 342-347.
- KUUSELA, S. 1983. Breeding success of the Kestrel *Falco tinnunculus* in different habitats in Finland. *Proceedings of the third Nordic Congress of Ornithology* 1981: 53-58.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302 -352.
- 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Co. Ltd, Londres.
- y SOUTHERN, H. N. 1949. Birds on Tenerife. *Ibis* 91: 607-626.

- LAMBRECHTS, M. M. y DIAS, P. C. 1993. Differences in the onset of laying between island and mainland Mediterranean Blue Tits *Parus caeruleus*: phenotypic plasticity or genetic differences? *Ibis* 135: 451-455.
- LOISELLE, B. A. y HOPPES, W. G. 1983. Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85: 93-95.
- LORENZO, J. A. y GONZÁLEZ, J. 1993. *Las aves de El Médano (Tenerife, Islas Canarias)*. Asociación Tinerfeña de Amigos de la Naturaleza, Santa Cruz de Tenerife.
- MARTÍN, A. 1987. *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios. Monografía 32. Tenerife.
- y LORENZO, J. A. 2001. *Aves del Archipiélago canario*. F. Lemus [Ed.], La Laguna, Tenerife.
- MARZOL, M. V. 2000. El clima. En: *Gran atlas temático de Canarias*, pp: 87-106. Interinsular Canaria [Ed.], Santa Cruz de Tenerife.
- MATEO, R., CARRILLO, J. y GUITART, R. 2000. p,p'- DDE residues in eggs of European Kestrel *Falco tinnunculus* from Tenerife, Canary Islands, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 65: 780-785.
- MEIJER, T., DAAN, S. y DIJKSTRA, C. 1988. Female condition and reproduction: Effects of food manipulation in free-living and captive kestrels. *Ardea* 76: 141-154.

- MØLLER, A. P. 1997. Parasitism and the evolution of host life history. En: D. H. Clayton and J. Moore [Eds.], *Host parasitism evolution: General principles and avian models*, pp: 105-127. Oxford University Press, Oxford.
- NAUROIS, R. de. 1987. Contribution à la connaissance de l' Ecologie de la Crécerelle (*Falco tinnunculus* Linné) dans l'Archipel du Cap Vert. *Bollettino di Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 5 (1): 195-210.
- NEWTON, I. 1977. Breeding strategies in birds of prey. *The Living Birds* 16: 51-82.
- 1979. *Population ecology of raptors*. T & A D Poyser. Berkhamsted.
- NOGALES, M. 1995. Breeding strategies of Ravens *Corvus corax* in an oceanic island ecosystem (El Hierro, Canary Islands). *Journal für Ornithologie* 136: 65-71.
- ORTLIEB, R. 1963. Übre die Brutbiologie des Turmfalken. *Falke* 10: 39-42.
- PALMER, R. S. (Ed.). 1988. *Handbook of North American Birds*, vol. 5. Yale University Press. Londres.
- PEDROCCHI-RENAULT, C. 1987. Fauna ornítica del Alto Aragón occidental. *Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología*. Nº 1. Jaca, Huesca.

- PERRINS, C. M. y BIRKHEAD, T. R. 1983. *Avian Ecology*. Blackie, Glasgow.
- PETERSEN, C. M. 1956. Ynglebiologiske studier over Tårnfalken (*Falco tinnunculus* L.) i København. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* 50: 134-159.
- PETTIFOR, R. A. 1984. Habitat utilisation and the prey taken by kestrels in arable fenland. *Bird Study* 31: 213-216.
- PIECHOCKI, R. 1982. *Der Turmfalke*. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- ROCKENBAUCH, D. von. 1968. Zur Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus* L.). *Anzeiger der Ornithologischen Gessellschaft in Bayern* 8 (3): 267-276.
- SANTOS, A. 1984. Flora y vegetación. En: *Geografía de Canarias. Geografía física*. Interinsular Canaria [Ed.], pp: 258-294. Santa Cruz de Tenerife.
- SHRUBB, M. 1993. *The Kestrel*. Hamlyn, Londres.
- SPSS Inc. 1999. *SPSS for Windows, Release 10.0*. SPSS Inc., Chicago.
- STATISTICA 1984-1995. *STATISTICA for Windows*. Volume IV. Industrial Statistics. Statsoft, Inc. Tulsa, Oklahoma.
- STEYN, P. 1985. *Birds of prey of southern Africa*. D. Philip [Ed.]. Cape Town and Johannesburg.

- SULLIVAN, B. L., KERSHNER, E. L., FINN, S. P., CONDON, A. N., COOPER, D. M. y GARCELON, D. K. 2003. Nest-site characteristics and linear abundance of cliff-nesting American Kestrel on San Clemente Island, California. *Journal of Raptor Research* 37 (4): 323-329.
- THIBAULT, J. C., PATRIMONIO, O. y TORRE, D. J. 1992. Does the diurnal raptor community of Corsica (Western Mediterranean) show insular characteristics? *Journal of Biogeography* 19: 363-373.
- VALKAMA, J. y KORPIMÄKI, E. 1999. Nestbox characteristics, habitat quality and reproductive success of Eurasian Kestrels. *Bird Study* 46 (1): 81-88.
- , ----- y TOLONEN, P. 1995. Habitat utilization, diet and reproductive success in the Kestrel in a temporally and spatially heterogeneous environment. *Ornis Fennica* 72: 49-61.
- , -----, WIEHN, J. y PAKKANEN, T. 2002. Inter-clutch egg size variation in kestrels *Falco tinnunculus*: seasonal decline under fluctuating food conditions. *Journal of Avian Biology* 33 (4): 426-432.
- VAURIE, C. 1965. *The birds of the Palearctic fauna*. A systematic reference: Non - Passeriformes. Whiterby. Londres.
- VILLAGE, A. 1982. The diet of kestrels in relation to vole abundance. *Bird Study* 29: 129-138.

- 1983. The role of nest-site availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of kestrels. *Journal of Animal Ecology* 52: 635-645.
- 1986. Breeding performance of kestrels at Eskdalemuir, south Scotland. *Journal of Zoology, London (A)* 208: 367-378.
- 1990. *The Kestrel*. T & A D Poyser. London.
- VOLSØE, H. 1950. Spring observations on migrant birds in the Canary Islands. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 112: 75-117.
- 1955. The breeding birds of the Canary Islands. II. Origin and History of the Canarian Avifauna. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 117: 117-178.
- WEBB, P. B., BERTHELOT, S. y MOQUIN-TANDON, D. A. 1842. Ornithologie Canarienne. En: P. B. Webb and S. Berthelot. *Histoire Naturelle des Iles Canaries*, Tome II, pp: 1-48 Béthune [Ed], Paris.
- WIGGINS, D. A., MØLLER, A. P., SØRENSEN, M. F. L. y BRAND, L. A. 1998. Island biogeography and the reproductive ecology of great tits *Parus major*. *Oecologia* 115: 478-482.
- WILLIAMSON, M. 1981. *Island populations*. Oxford University Press, Oxford.

Capítulo IV

Presencia de biocidas organoclorados en huevos de Cernícalo Vulgar

Falco tinnunculus* en la isla de Tenerife

*** Los resultados de este capítulo fueron publicados en:**

MATEO, R., J. CARRILLO and R. GUITART. 2000. p,p'- DDE residues in eggs of European Kestrel *Falco tinnunculus* from Tenerife, Canary Islands, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 65: 780-785.

INTRODUCCIÓN

Desde su aparición, los biocidas han perjudicado la salud de muchos organismos vertebrados (e. g. Dorst, 1987; Vos et al., 2000; Kleivane et al., 2000), incluido el hombre (e. g. Charlier y Plomteux, 1999; Jaga y Brosius, 1999; Garaj-Vrhovac y Zeljezic, 2002). El peligro que entrañan los biocidas para las aves depende de distintas variables, como el control de su aplicación por el hombre, el clima o diferencias en la fisiología, conducta y ecología de las especies (Hart, 1990). En las aves los efectos adversos de los compuestos organoclorados se manifiestan según la concentración de éstos: 1. Dosis letales. Envenenamiento directo o indirecto a través de su acumulación en la cadena trófica; 2. Dosis subletales. Alteración del equilibrio de las hormonas sexuales, bloqueo de la maduración de las gónadas, disminución del tamaño de puesta, disminución del grosor de la cáscara de los huevos, rotura de los mismos, muerte de los embriones, mayor mortalidad de los pollos, nidificación tardía, conducta parental aberrante y proporción alta de adultos en la población (Newton, 1979; McEwen y Stephenson, 1979 *fide* Hernández et al., 1986; Dorst, 1987). Las consecuencias asociadas a dosis subletales se han asociado principalmente con el uso de p,p'-DDT (Dorst, 1976; 1987) y su metabolito liposoluble p,p'-DDE, el cual produce disminución del grosor de la cáscara (Ratcliffe, 1970; Fyfe et al., 1988). Dicho fenómeno se ha descrito hasta ahora en 18 familias de aves (Blus, 1995).

Por su posición en la cadena trófica las aves rapaces son especialmente vulnerables a la acción de estos venenos (e. g. Newton, 1976, 1979; Walter, 1979; Ratcliffe, 1980; Mikkola, 1983; Mendelsohn et al., 1988; Potapov, 1994), aunque en el caso de las aves del género *Falco* no todas las especies muestran la misma sensibilidad a concentraciones similares de compuestos organoclorados (Fyfe et al., 1988). Los cernícalos sirven para detectar la presencia de numerosas sustancias contaminantes vertidas al medio, tanto en estudios de campo como en cautividad. Son, por lo tanto, buenos bioindicadores (Wiemeyer y Lincer, 1987). Los análisis realizados en tejidos (Cooke et al., 1982) y huevos (Falk y Møller, 1990; Village, 1990; Provini y Galassi, 1999) de Cernícalo Vulgar han demostrado, también, la existencia de compuestos organoclorados en esta especie.

Aunque el uso del insecticida p,p'-DDT fue prohibido en España en 1975, su metabolito p,p'-DDE continúa presente en la Naturaleza (González y Hiraldo, 1985; Hernández et al., 1986, 1988; Negro et al., 1993) y su efecto en las poblaciones de aves es escasamente conocido (Mateo et al., 2000). La contaminación química de los suelos en las Islas Canarias proviene del empleo excesivo de agroquímicos y biocidas en la agricultura (Aguilera et al., 1994; Sánchez et al., 1997a). Aunque en este archipiélago se han realizado algunos estudios sobre el impacto de insecticidas organofosforados en el Lagarto Tizón *Gallotia galloti* (Fossi et al., 1995; Sánchez et al., 1997a; 1998) y en algunas aves Passeriformes (Sánchez et al., 1997b), ninguno se ha

realizado para averiguar la repercusión de biocidas organoclorados en la avifauna canaria (Carrillo y Delgado, 1991; Martín y Lorenzo, 2001) y otros vertebrados.

Las poblaciones insulares de aves son especialmente sensibles a los cambios producidos en su medio y, en consecuencia, se pueden extinguir más fácilmente que las continentales (Dorst, 1976; Fuller, 1987). Algunas especies de aves rapaces, como el Milano Real *Milvus milvus*, se han extinguido en las Islas Canarias durante el siglo XX; y otras, como el Alimoche *Neophron percnopterus* están en regresión (Palacios, 2000; Donázar et al., 2002). Es probable que el uso de insecticidas para combatir la plaga de langosta *Schistocerca gregaria* en 1954 (del Cañizo, 1953-1954) pudiera afectar las poblaciones de estas rapaces (Martín, 1987; Martín y Lorenzo, 2001), y que los venenos estén perjudicando, no sólo al Alimoche (Palacios, 2000; Donázar et al., 2002) sino también a otras rapaces (Carrillo y Delgado, 1991; Martín y Lorenzo, 2001).

En este estudio hemos utilizado los huevos de un ave rapaz de Tenerife, el Cernícalo Vulgar, para determinar los niveles de p,p'-DDE con el fin de evaluar la función de estos contaminantes en la biología reproductiva de este halcón y en el posible declive de otras rapaces en esta isla.

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante el estudio de la biología reproductiva del Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* en Tenerife (ver Capítulo III) se recogieron 14 huevos estériles al final del período reproductivo y fragmentos de cáscaras de 70 huevos eclosionados en 46 nidos entre 1988 y 1994. Se congeló el contenido del huevo hasta su posterior análisis y el grosor de la cáscara fue medido en cinco puntos próximos al ecuador del huevo usando un calibrador digital de precisión ± 0.01 mm.

El contenido del huevo (0.2 g) fue procesado siguiendo la metodología publicada, usando o,p'-DDE como standard interno (Guitart et al. 1990). El análisis se realizó por medio de cromatografía de gases – detección de captura electrónica, GC-ECD, (Guitart et al., 1996; Mateo et al. 1998). El restablecimiento del método con 3 muestras reforzadas con p,p'-DDE fue del 83-88%. La concentración de p,p'-DDE fue corregida según la humedad del huevo debido al grado diferente de sequedad en el momento de la recolección. Por ello, los valores se expresan en peso seco (DW). La concentración en peso fresco (WW) fue estimada posteriormente con el valor del peso seco (27.11%) hallado por Provini y Galassi (1999) en huevos de Cernícalo Vulgar. Los análisis se efectuaron en el Laboratorio de Toxicología de la Facultad de Veterinaria de la Universidad Autónoma de Barcelona.

La concentración y la carga total de p,p'-DDE y el grosor de la cáscara de los huevos fueron comparados entre zonas o años de recolección mediante el test de ANOVA de una cola. La relación entre la concentración y carga total de p,p'-DDE y el grosor de la cáscara se estimó mediante correlaciones de Pearson's. Dado que los campos de cultivo en los que, probablemente, se utilizaron pesticidas organoclorados están en las zonas bajas de la isla, usamos correlaciones de Pearson's para estudiar la relación entre el grosor de la cáscara de los huevos y la altitud del nido.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El único compuesto organoclorado encontrado en los huevos fue p,p'-DDE (Tabla 1), y otros compuestos, suponiendo que estuvieran presentes, estarían en concentraciones muy inferiores a las del p,p'-DDE. La ausencia de compuestos organoclorados de origen industrial, tales como bifenilos policlorados (PCBs) y hexaclorobenceno (HCB), los cuales son encontrados en tejidos y huevos de aves salvajes en la Península Ibérica (Hernández et al., 1986; Mateo et al., 1998), sugiere que la agricultura es la fuente principal de compuestos organoclorados en la isla de Tenerife.

La ausencia de p,p'-DDT refleja que la prohibición, o el no vertido, de este compuesto se produjo hace más de diez años de la recolección de los huevos. En zonas de África en las que se emplea todavía el p,p'-DDT

contra la mosca tsetse, Douthwaite (1992) observó que el 92.2% de Σ DDTs está en forma de p,p'-DDE en los huevos de *Haliaeetus vocifer* en lugares no tratados hacía más de seis años, pero la proporción de p,p'-DDE disminuía al 77.5% en los lugares tratados durante el último año.

La concentración media de p,p'-DDE en los huevos de Cernícalo Vulgar en la isla de Tenerife fue de 17.9 $\mu\text{g/g}$ DW, cantidad equivalente a 4.9 $\mu\text{g/g}$ WW. Este valor es el más alto encontrado en huevos de aves rapaces analizados en España (Tabla 2). Aunque se desconoce la cantidad de p,p'-DDT usado en España en el pasado, sabemos que las Islas Canarias tienen los mayores gastos de biocidas agrícolas por ha en los años 90, s. XX (Aguilera et al., 1994; García-Baudín, 1998). Si comparamos la cantidad de p,p'-DDE hallada por nosotros con la de otros análisis de huevos de otras poblaciones europeas de Cernícalo Vulgar observamos que son similares a las de Inglaterra hace casi tres décadas atrás (3.64 $\mu\text{g/g}$ WW, Ratcliffe 1970), pero están mucho más contaminados que los de Calabria, Italia (1.30 $\mu\text{g/g}$ DW de p,p'-DDE; Provini y Galassi, 1999) o los de la República Checa (0.19 $\mu\text{g/g}$ DW de Σ DDTs; Kredl y Kren, 1986).

Zona	<i>N</i>	Media ± SD	Rango
El Bailadero	2	2.85±3.29	(0.53-5.18)
Taucho	2	14.28±1.50	(13.22-15.35)
Granadilla	5	19.68±17.69	(3.83-44.41)
El Médano	5	23.56±3.43	(19.93-27.81)
Total	14	17.89±12.30	(0.53-44.41)

Tabla 1. Residuos de p,p'-DDE($\mu\text{g/g DW}$) en huevos de Cernícalo Vulgar en Tenerife entre los años 1988 y 1994.

No hubo diferencias significativas en las concentraciones de p,p'-DDE ni en el grosor de la cáscara de los huevos entre años o entre zonas de recolección. Mientras las concentraciones más altas de p,p'-DDE se hallaron en huevos procedentes de áreas intensamente cultivadas del suroeste, las más bajas se encontraron en El Bailadero, zona montañosa del noreste de la isla (Tabla 1). Nuestros resultados, que diferencian la vertiente sur (proporciones altas de biocidas organoclorados), de la norte (proporciones bajas de biocidas organoclorados) son coincidentes con los análisis de acículas de pino realizados por Villa et al. (1998), quienes sugieren que estas diferencias entre ambas vertientes se deben a la agricultura intensiva en el sur de Tenerife.

La media aritmética estimada \pm s.d. de la cantidad de p,p'-DDE en los huevos ($N = 14$) fue de $43.49 \pm 40.17 \mu\text{g}$ y el grosor de la cáscara ($N = 84$) fue de $0.23 \pm 0.03 \text{ mm}$. Este último parámetro no estuvo correlacionado

significativamente con la concentración de p,p'-DDE ($r = - 0.26, P = 0.37$) ni con la cantidad total de p,p'-DDE ($r = - 0.27, P = 0.34$) del huevo. La altitud de los nidos no estuvo correlacionada significativamente con la concentración de p,p'-DDE ($r = -0.39, P = 0.17$), ni con la cantidad total de p,p'-DDE ($r = - 0.26, P = 0.38$) del huevo, ni con el grosor de la cáscara ($P > 0.9$). Aunque hay una tendencia a la disminución de la concentración de p,p'-DDE con la altitud, no es significativo probablemente debido al escaso tamaño muestral.

La concentración media de p,p' DDE encontrada en los huevos de cernícalos en Tenerife está en el límite de 4 - 5 $\mu\text{g/g}$ WW que, según Newton (1979), provoca un adelgazamiento de más del 15% en la cáscara de los huevos de muchas especies de aves rapaces.

Especies	Año	N	p,p'-DDE	Fuente ^a
<i>Falco tinnunculus</i>	1988-93	14	4.85 ^b (0.14-12.04)	Estudio presente
<i>Milvus migrans</i>	1981-83	11	1.54 ^b (0.20-4.44)	1
	1982-85	27	0.99 ^c (0.20-4.43)	2
	1985-86	21	0.17-0.69 ^{cd} (0.12-3.23)	3
<i>Milvus milvus</i>	1979-81	4	0.39 ^b	4
	1981-83	10	0.65 ^b (0.17-1.56)	1
<i>Aegypius monachus</i>	1982-85	9	0.07 ^c (0.05-0.10)	2
<i>Circus aeruginosus</i>	1982-85	17	1.45 ^c (0.20-5.00)	2
<i>Accipiter gentilis</i>	1982-85	2	41.45 ^c (37.4-45.9)	2
<i>Buteo buteo</i>	1979-81	2	0.20 ^b	4
	1985-86	4	0.20-0.29 ^{cd} (0.13-0.27)	3
<i>Aquila chrysaetos</i>	1985-86	3	0.26 ^c (0.06-0.68)	3
<i>Aquila adalberti</i>	1972-84	32	3.25 ^b (0.31-11.64)	5
<i>Hieraaetus pennatus</i>	1981-83	4	1.47 ^b (0.56-3.67)	1
	1985-86	6	1.68-2.38 ^{cd} (0.34-8.20)	3
<i>Falco subbuteo</i>	1982-83	7	3.29 (1.90-6.71)	1
<i>Falco naumanni</i>	1988-91	32	2.09 ^b (0.05-19.77)	6
<i>Falco peregrinus</i>	1985-86	3	9.75 ^c (2.60-65.8)	3

Tabla 2. Concentraciones ($\mu\text{g/g}$ WW) medias (rango) de p,p'-DDE en huevos de aves rapaces en España.

^a 1: González et al. (1984), 2: Hernández et al. (1986), 3: Hernández et al. (1988), 4: González et al. (1983), 5: González y Hiraldo (1988), 6: Negro et al. (1993).

^bMedia aritmética; ^cMedia geométrica; ^dMedia para las dos zonas.

El declive poblacional se ha observado, generalmente, con un adelgazamiento del 18 - 20%, o más, de la cáscara durante varios años (Blus, 1995). Según los estudios de las tendencias de residuos organoclorados en aves, después de la prohibición de p,p'-DDT (Newton et al., 1993), se podrían esperar altas concentraciones en los huevos de cernícalos de Tenerife dos décadas atrás, probablemente muy por encima del límite citado.

Sabemos que en el área de estudio se aplican en la agricultura plaguicidas no organoclorados como carbofurán (nombre comercial: furadán), metomilo (n. c.: lannate), abamectina (n. c.: vertimec), tetrametiltiuram disulfido (n. c.: thiram, o TMTD). Aunque las poblaciones de Cernícalo en las Islas Canarias, no parecen estar en peligro (Carrillo y Delgado, 1996; pero ver Carrillo, 2004 para *F. t. dacotiae*), podrían verse afectadas por estas sustancias, una de las cuales, el TMTD, cuyo efecto se desconoce en aves salvajes (Mateo, com. pers.), provoca en las gallinas la deposición de huevos sin cáscara o con ésta muy frágil (Guitart et al., 1996). En los barrancos del sur de la isla comprobamos la extrema fragilidad de la cáscara de los huevos en un nido, lo que provocaba la rotura de los mismos en cuanto la hembra trataba de incubarlos. No tenemos, sin embargo, pruebas fehacientes de que este fracaso reproductivo haya sido causado por el TMTD.

Sin embargo, otras aves rapaces, como el Milano Real o el Alimoche han desaparecido completamente, o en gran parte, de las Islas Canarias,

incluyendo Tenerife (Martín y Lorenzo, 2001). La regresión más notoria de la población de Milano Real ocurrió entre 1925 y 1950; por ello, probablemente comenzara antes de la introducción del p,p'-DDT, y otras causas influyeran en su rarefacción (Martín, 1987).

El declive poblacional del Alimoche es cronológicamente distinto porque empezó en la década de 1950 (Martín, 1987), justo después de la primera aplicación de biocidas organoclorados, principalmente γ -HCH, contra la plaga de langostas *Schistocerca gregaria* (del Cañizo, 1953 –1954). Martín (1987) comenta haber dialogado con agricultores de la época, que vieron aves muertas tras la ingestión de insectos contaminados. Probablemente, esta contaminación afectara a otros muchos predadores, como el Ratonero Común *Buteo buteo*, el Cuervo *Corvus corax* (Martín, 1987), la Gaviota Patiamarilla *Larus cachinnans* o el Cernícalo Vulgar, que pudieron recuperarse debido a sus costumbres alimentarias y tasa reproductiva más alta (Martín, 1987).

Los resultados de este estudio muestran concentraciones muy altas de p,p'-DDE en el Cernícalo Vulgar. Esta sustancia, probablemente muy superior dos o tres décadas atrás, podría haber provocado el adelgazamiento de la cáscara de los huevos de este falcónido en las Islas Canarias. Sugerimos que el uso de biocidas organoclorados puede haber contribuido al declive poblacional de otras especies de rapaces en nuestro

territorio, como el Milano Real o el Alimoche, por medio de dos mecanismos, mortalidad directa y fracaso reproductivo (Newton, 1979).

BIBLIOGRAFÍA

AGUILERA, F., BRITO, A., CASTILLA, C., DÍAZ, A., FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., RODRÍGUEZ, A., SABATÉ, F. y SÁNCHEZ, J. 1994. *Canarias. Economía, Ecología y Medio Ambiente*. Francisco Lemus (ed). La Laguna, Tenerife.

BLUS, L. J. 1995. Organochlorine pesticides. En: Hoffman, D. J., Rattner, B. A., Burton Jr, G. y Cairns Jr, J. (eds). *Handbook of Ecotoxicology*, pp: 275-300. Lewis Publishers, CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.

CAÑIZO, J. del (1953-54). Invasión de langosta peregrina en Canarias (Octubre de 1954). *Boletín de Patología Vegetal y Entomología Agrícola* 20:409-431.

CARRILLO, J. 2004. Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus dacotiae*). En: Madroño, A., González, C. y Atienza, J. C. (eds.). *Libro Rojo de las Aves de España*, pp: 164-166. Dirección General de Biodiversidad / Ministerio de Medio Ambiente - SEO/Birdlife. Madrid.

----- y DELGADO, G. 1991. Threats to and conservationist aspects of birds of prey in the Canary Islands. *Birds of Prey Bulletin* 4: 25-32.

- CHARLIER, C. J. y PLOMTEUX, G. J. 1999. Influence of pesticide residues on human health. *Acta Clinica Belgica*. Supplementum 1: 44-49.
- COOKE, A. S., BELL, A. A. y HAAS, M. B. 1982. *Predatory birds, pesticides and pollution*. Institute of Terrestrial Ecology. Huntingdon.
- DONÁZAR, J. A., NEGRO, J. J., PALACIO, C. J., GANGOSO, L., GODOY, J. A., CEVALLOS, O., HIRALDO, F. y CAPOTE, N. 2002. Description of a new subspecies of the Egyptian Vulture (Accipitridae: *Neophron percnopterus*) from the Canary Islands. *Journal of Raptor Research* 36 (1): 17- 23.
- DORST, J. 1976. *Las aves en su medio ambiente*. Ed. Destino. Barcelona.
- 1987. *Antes que la Naturaleza muera*. Ed. Omega. Barcelona.
- DOUTHWAITE, R. J. 1992. Effects of DDT on the fish eagle *Haliaeetus vocifer* population of Lake Kariba in Zimbabwe. *Ibis* 143: 250-258.
- FALK, K. y MØLLER, S. 1990. Clutch size effects on eggshell thickness in the Peregrine Falcon and European Kestrel. *Ornis Scandinavica* 21: 265-269.
- FOSSI, M. C., SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J. C., DÍAZ-DÍAZ, R., LARI, L., GARCÍA-HERNÁNDEZ, J. E. y GAGGI, C. 1995. The lizard *Gallotia galloti* as a bioindicator of organophosphorus contamination in the Canary Islands. *Environmental Pollution* 87: 289-294.

- FULLER, E. 1987. *Extinct Birds*. Rainbird Publishing Group Ltd. Londres.
- FYFE, R. W., RISEBROUGH, R. W., MONK, J. G., JARMAN, W. M., ANDERSON, D. W., KIFF, L. F., LINCER, J. L., NISBET, I. C. T., WALKER II, W. y WALTON, B. J. 1988. DDE, productivity and eggshell thickness relationships in the genus *Falco*. En: Cade, T. J., Anderson, J. H., Thelander, C. G. y White, C. M. (eds). *Peregrine Falcon Populations. Their management and recovery*, pp: 319-335. The Peregrine Fund. Boise, Idaho.
- GARAJ-VHROVAC, V. y ZELJEZIC, D. 2002. Assessment of genome damage in a population of Croatian workers employed in pesticide production by chromosomal aberration analysis, micronucleus assay and Comet assay. *Journal of Applied Toxicology* 22 (4): 249-255.
- GARCÍA-BAUDÍN, J. M. 1998. Los productos fitosanitarios en la agricultura española. En: García-Baudín (ed). *Los productos fitosanitarios en el marco del registro único europeo*, pp: 9-16. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria. Madrid.
- GONZÁLEZ, L. M. y HIRALDO, F. 1985. *Estudios sobre la reproducción del Águila Imperial Ibérica (Aquila adalberti Brehm, 1861)*. Parte II. *Estudio preliminar del efecto de los contaminantes organoclorados sobre la reproducción del Águila Imperial Ibérica (Aquila adalberti)*, pp: 45-60. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza. Monografías nº 36.

----- y ----- . 1988. Organochlorine and heavy metal contamination in the eggs of the Spanish imperial eagle (*Aquila (heliaca) adalberti*) and accompanying changes in the eggshell morphology and chemistry. *Environmental Pollution* 51:241-258.

GONZÁLEZ, M. J., RICO, M. C., FERNÁNDEZ-ACEYTUNO, M. C., HERNÁNDEZ, L. M. y BALUJA, G. 1983. Contaminación xenobiótica del Parque Nacional de Doñana. II. Residuos de insecticidas organoclorados, bifenilos policlorados, y metales pesados en Falconiformes y Strigiformes. *Doñana, Acta Vertebrata* 10:177-189.

-----, HERNÁNDEZ, L. M., RICO, M. C. y BALUJA, G. 1984. Residues of organochlorine pesticides, polychlorinated biphenyls and heavy metals in the eggs of predatory birds from Doñana National Park (Spain), 1980-1983. *Journal of Environmental Sciences of Health* B19: 759-772.

GUITART, R., RIU, J. L., PUIGDEMONT, A. y ARBOIX, M. 1990. Organochlorine residues in adipose tissue of chamois from the Catalan Pyrenees, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 44: 555 – 560.

-----, MATEO, R., GUTIÉRREZ, J. M. y TO-FIGUERAS, J. 1996 . An outbreak of thiram poisoning on Spanish poultry farms. *Veterinary and Human Toxicology* 38 (4): 287-288.

- HART, A. D. M. 1990. The assessment of pesticide hazards to birds: the problem of variable effects. *Ibis* 132: 192-204.
- HERNÁNDEZ, L. M., RICO, M. C., GONZÁLEZ, M. C., HERNÁN, M. A. y FERNÁNDEZ, M. A. 1986. Presence and time trends of organochlorine pollutants and heavy metals in eggs of predatory birds of Spain. *Journal of Field Ornithology* 57: 270-282.
- , GONZÁLEZ, M. J., RICO, M. C., FERNÁNDEZ, M. A. y ARANDA, A. 1988. Organochlorine and heavy metal residues in Falconiformes and Ciconiformes Eggs (Spain). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 40: 86-93.
- JAGA, K. y BROSIUS, D. 1999. Pesticide exposure: human cancers on the horizon. *Reviews on Environmental Health* 14 (1): 39-50.
- KLEIVANE, L., SEVERINSEN, T. y SKAARE, J. U. 2000. Biological transport and mammal to mammal transfer of organochlorines in Arctic fauna. *Marine Environmental Research* 49 (4): 343-357.
- KREDL, F. y KREN, K. 1986. Rezidua chlorovanych pesticidu a polychlorovanych bifenilu ve vejcich a tukovych tkanich. *Veterinarni Medicina (Praha)* 31: 423-432.
- MARTÍN, A. 1987. *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios. Tenerife.

- y LORENZO, J. A. 2001. *Aves del Archipiélago Canario*. Francisco Lemus (ed). La Laguna, Santa Cruz de Tenerife.
- MATEO, R., GÁMEZ, A. y GUITART, R. 1998. Organochlorine residues in hunted wild mallards in the Ebro Delta, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 60: 134-141.
- , CARRILLO, J. y GUITART, R. 2000. p,p'- DDE residues in eggs of European Kestrel *Falco tinnunculus* from Tenerife, Canary Islands, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 65: 780-785.
- MENDELSON, J. M., BUTLER, A. C. y SIBBALD, R. R. 1988. Organochlorine residues and eggshell thinning in southern African raptors. En: Cade, T. J., Enderson, J. H., Thelander, C. G. y White, C. M. (eds). *Peregrine Falcon Populations. Their management and recovery*, pp: 439-447. The Peregrine Fund. Boise, Idaho.
- MIKKOLA, H. 1983. *Owls of Europe*. T & A D Poyser. Calton.
- NEGRO, J. J., DONÁZAR, J. A., HIRALDO, F., HERNÁNDEZ, L. M. y FERNÁNDEZ, M. A. 1993. Organochlorine and heavy metal contamination in non-viable eggs and its relation to breeding success in a Spanish population of lesser kestrels (*Falco naumanni*). *Environmental Pollution* 82: 201-205.
- NEWTON, I. 1976. Breeding of Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in different environments. *Journal of Animal Ecology* 45: 831-849.

- 1979. *Population Ecology of Raptors*. T & AD Poyser. Londres.
- , WYLLIE, I. y ASHER, A. 1993. Long-term trends in organochlorine and mercury residues in some predatory birds in Britain. *Environmental Pollution* 79: 143-151.
- PALACIOS, C. J. 2000. Decline of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *Journal of Raptor Research* 34 (1): 61.
- POTAPOV, E. R. 1994. Time budget, organochlorines and productivity in the Peregrine Falcons *Falco peregrinus* in the Kolima Lowlands Region (North-Eastern Siberia). En: Meyburg, B.-U. y Chancellor, R. D. (eds.). *Raptor conservation today. Proceedings of the IV Conference on birds of prey and owls*, pp: 195-201. World Working Group on Birds of Prey and Owls. Berlin.
- PROVINI, A. y GALASSI, S. 1999. Polychlorinated biphenyls and chlorinated pesticides in bird eggs from Calabria (Southern Italy). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 43: 91-97.
- RATCLIFFE, D. A. 1970. Changes attributable to pesticide in egg breakage frequency and eggshell thickness in some British birds. *Journal of Applied Ecology* 7: 67-107.
- 1980. *The Peregrine Falcon*. T & A D Poyser. Calton.

- SÁNCHEZ, J. C. 1998. Assessing effects of organophosphorus insecticides on reptiles: Use of B esterase inhibition as a biochemical biomarker. Tesis doctoral. Universita' degli studi di Siena. Italia.
- , FOSSI, M. C. y FOCARDI, S. 1997a. Serum B esterases as a nondestructive biomarker in the lizard *Gallotia galloti* experimentally treated with parathion. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16 (9): 1954-1961.
- , -----, ----- 1997b. Serum B esterases as a nondestructive biomarker for monitoring the exposure of reptiles to organosphosphorus insecticides. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 37: 45-52.
- VILLA, S., FINIZIO, A., CALLIERA, M., DÍAZ, R. y VIGHI, M. 1998. Distribution of organochlorine pesticides in pine needles of an oceanic island. VII International Congress of Ecology. Florence.
- VILLAGE, A. 1990. *The Kestrel*. T & A D Poyser. Londres.
- VOS, J. G., DYBING, E., GREIM, H. A., LADEFOGED, O., LAMBRÉ, C., TARAZONA, J. V., BRANDT, I. y VETHAAK, A. D. 2000. Health effects of endocrine – disrupting chemicals on wildlife, with special reference to the European situation. *Critical Reviews in Toxicology* 30 (1): 71-133.
- WALTER, H. 1979. *Eleonora's Falcon. Adaptations to prey and habitat in a social raptor*. The University of Chicago Press. Chicago.

WIEMEYER, S. N. y LINCER, J. L. 1987. The use of kestrels in
Toxicology. *Raptor Research Report* 6: 165-178.

Capítulo V

Comportamiento de defensa del nido en el Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* frente a predadores humanos*

*Los resultados de este capítulo fueron publicados en:

CARRILLO, J. and J. M. APARICIO. 2001. Nest defence behaviour of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) against human predators. *Ethology* 107 (10): 865-875.

RESUMEN

Se estudian los factores que afectan la defensa del nido en el Cernícalo Vulgar, *Falco tinnunculus canariensis* frente a un posible predador humano en la isla de Tenerife (Islas Canarias). La población estudiada nidifica en cavidades rocosas naturales y no tiene más predadores que el hombre. El estudio se llevó a cabo considerando como predador a un hombre situado en la base de la pared rocosa del nido durante el período reproductivo dividido en cuatro fases: pre-puesta (1 mes anterior), incubación, pollos menores de 15 días y pollos de 15-30 días. La intensidad de la conducta defensiva no estuvo relacionada con la frecuencia de visitas humanas al nido, la disponibilidad de presas (ortópteros, coleópteros, lagartos, aves y ratones), la fecha de la puesta, el tamaño de la puesta ni con el número de pollos en el nido. La intensidad defensiva fue tanto menor cuanto más inaccesible (alto y profundo) era el nido. En los nidos más bajos (los más vulnerables) la defensa más agresiva es realizada por el macho. La intensidad de la defensa, tanto del macho como de la hembra, aumenta a lo largo del ciclo reproductivo, lo que sugiere que la edad de los pollos, sobre todo cuando las crías tienen más de 15 días, y lo conspicuo del nido, son los factores indicativos del aumento defensivo. Aunque la conducta defensiva del nido frente a predadores humanos parece similar a la dirigida hacia otros predadores, los beneficios parecen dudosos puesto

que la probabilidad de que el nido sea destruido por el hombre aumenta cuanto más agresiva es la conducta manifestada por los cernícalos hacia este intruso.

INTRODUCCIÓN

Todas las especies de aves, a excepción de los cucos y otros parásitos, exhiben alguna forma de cuidado parental, el cual está estrechamente asociado con la supervivencia de los jóvenes y el éxito reproductivo de los padres (Clutton-Brock, 1991). El cuidado parental consiste básicamente en la incubación de los huevos, la alimentación y la defensa de las crías frente a predadores. Las diferentes actividades relacionadas con el cuidado parental suelen ser incompatibles, es decir, un padre no puede alimentar a sus hijos mientras los está defendiendo de algún predador, o no puede defenderlos si está lejos buscando alimento. Por tanto, a veces, los padres deben buscar soluciones de compromiso entre alimentar a sus crías y defenderlas (Bierman y Robertson, 1983; Curio et al., 1985; Martin, 1992; Ueta, 1999).

Diferentes estudios teóricos sugieren algunos factores que podrían afectar a la solución de este compromiso:

- 1) La disponibilidad de alimento afectaría positivamente a la inversión en la defensa. Los padres que tarden menos tiempo en satisfacer las

- necesidades nutricionales de su prole podrían dedicarse más a su defensa (Martindale, 1982; Martin, 1992).
- 2) Un mayor riesgo de predación puede intensificar la defensa del nido (Redondo, 1989). El riesgo de predación aumenta según la vulnerabilidad del nido, bien por su situación (Gottfried, 1979), o por lo conspicuo del mismo a medida que avanza la estación y los pollos crecen (Harvey y Greenwood, 1978; Greig-Smith, 1980). La defensa del nido también podría estar determinada por el riesgo de predación que sufren los padres (Dale et al., 1996).
 - 3) Los resultados de la defensa serán tanto más beneficiosos cuanto más valiosa sea la descendencia, es decir, cuanto mayor sea el número y la edad de las crías (Curio, 1987). La intensidad defensiva se ha correlacionado con el número de descendientes (e. g. Ricklefs, 1977; Gottfried, 1979; Wallin, 1987), con la edad de éstos (e. g. Regelman y Curio, 1983; Curio et al., 1984; Redondo, 1989) y con las perspectivas de supervivencia de los mismos (Hakkarainen y Korpimäki, 1994).
 - 4) La defensa puede ser tanto más valiosa cuanto mayor sea la capacidad para defender. En especies con dimorfismo sexual la función del macho y la hembra en la defensa del nido puede variar según el tamaño de ambos (Jönsson y Alerstam, 1990). Se ha sugerido que en aves rapaces el mayor tamaño de la hembra puede estar relacionado

con una mayor actividad defensiva respecto al macho (Snyder y Wiley, 1976; Newton, 1979), aunque algunos estudios demuestran lo contrario (Wiklund y Stigh, 1983; Andersson y Wiklund, 1987; Wiklund, 1990).

Todas estas hipótesis parten de la asunción de que los beneficios de la defensa del nido superan sus costes, pues de otra forma dicho comportamiento posiblemente no hubiera evolucionado. La eficiencia del comportamiento defensivo, y en consecuencia el balance entre beneficios y costes, puede diferir dependiendo del tipo de predador. La asunción inicial de que la defensa del nido reporta beneficios para los padres no implica que la respuesta defensiva sea siempre la adecuada frente a cualquier predador. Así, actitudes que pueden ser disuasorias frente algunos predadores potenciales pueden no tener efecto o incluso ser contraproducentes frente a otros. Varios estudios han mostrado que algunas especies de aves son capaces de distinguir al predador, puesto que reaccionan con diferentes niveles de defensa ante distintos predadores (Armstrong, 1956; East, 1981; Curio et al., 1983; Byrkjedal, 1987; Brunton, 1990) e incluso según las diferentes posturas adoptadas por un intruso humano (Armstrong, 1956; Knight y Temple, 1986a). Sin embargo, esto no implica que en todos los casos la defensa sea igualmente beneficiosa.

En muchos ecosistemas el hombre ha llegado a ser el principal predador, e incluso, en algunos casos el único. Esto sucede con el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus canariensis*) en la isla de Tenerife (Islas Canarias), donde nosotros estudiamos su comportamiento de defensa del nido. En esta isla viven algunas especies que pueden preda sobre el Cernícalo, como *Accipiter nisus* (Newton, 1979), *Falco peregrinus / pelegrinoides* (Ratcliffe, 1980), *Tyto alba* (Mikkola, 1983), *Buteo buteo* (Carrillo obs. pers.), *Corvus corax* y *Larus cachinnans* (A. Martín com. pers.), pero la única que vive en el área de estudio es la Lechuza Común. No hemos observado predación de gatos o ratas en nidos de cernícalos. Sin embargo, el hombre es el principal predador de nidos de cernícalos, destruyendo puestas y robando pollos. Todos los casos de predación observados en tres años en el área de estudio durante un trabajo sobre la biología reproductiva del Cernícalo han sido causados por el hombre (ver Capítulo III). El Cernícalo se comporta ante el hombre que se acerca a su nido aparentemente como ante cualquier predador terrestre: emite sonidos de alarma que alertan al otro miembro de la pareja y a los pollos para que se alejen de la entrada del nido y permanezcan inmóviles; incluso puede volar en picado hasta un metro del intruso para intentar disuadirlo (Carrillo, obs. pers.). En este estudio examinamos los efectos de la disponibilidad trófica, el valor de la descendencia y el riesgo de predación en el comportamiento

defensivo del cernícalo frente a un posible predador humano. Analizamos, también, el balance entre costes y beneficios de esta conducta defensiva.

MÉTODOS

Especie y área de estudio

El área de estudio tiene unos 100 km² y está situada en la vertiente sudeste (0-400 m s. n. m.) de la isla de Tenerife. El clima se caracteriza por la escasez de precipitaciones (100-350 mm / año), temperatura media anual de 16 a 21° C con subidas térmicas esporádicas ocasionadas por vientos cálidos saharianos y fuerte insolación (González Henríquez et al., 1986). En estas condiciones xéricas se desarrolla un matorral de plantas suculentas del género *Euphorbia*, el denominado “tabaibal-cardonal” (ver González Henríquez et al., 1986). La zona tiene tres núcleos humanos de relativa importancia, un aeropuerto, una autovía y zonas agrestes con invernaderos dispersos y escasas edificaciones, algunas de ellas utilizadas como rediles.

Los cernícalos de esta población son sedentarios y crían en cavidades rocosas naturales (el 98 % de los nidos examinados, $N = 49$) y en nidos viejos abandonados construidos por cuervos (2 %). Incluso crían en las inmediaciones del aeropuerto o en los taludes de la autovía. La altura media

del nido sobre el suelo es de 4.04 m ($N = 49$, mín. 1.20, máx. 10.11 m). En 1995, fuera de la época del presente estudio, se encontró un nido en un agujero en el suelo (N.Trujillo y J.Carrillo, obs. pers.). El tamaño de la puesta y el número de pollos tienen escasas fluctuaciones interanuales: el tamaño medio de la puesta de 1992 a 1994 fue 4.22 ($N = 18$), 4.94 ($N = 18$) y 4.27 ($N = 11$), respectivamente; el número medio de pollos eclosionados fue 3.72 ($N = 18$ nidos), 3.66 ($N = 18$) y 4.09 ($N = 12$); el número medio de pollos que vuelan fue 3.33 ($N = 18$ nidos), 3.38 ($N = 18$) y 3.16 ($N = 12$), respectivamente. La dieta de la población local de cernícalos se compone de lagartos *Gallotia galloti*, ratones *Mus* sp, Coleoptera (Tenebrionidae, Scarabaeidae), Hymenoptera (Formicidae) y Orthoptera (Gryllidae, Acrididae); sin embargo, los pollos son alimentados básicamente con lagartos, presas que aparecen con más frecuencia en los nidos (91.1 %, $N = 550$) (Carrillo, datos no publicados).

Métodos generales

El estudio se realizó durante 1993 y 1994. Los datos reproductivos registrados fueron la fecha y el tamaño de la puesta, número de pollos que eclosionan, número de pollos que vuelan. Estos parámetros fueron determinados por observación directa. Los pollos se anillaron entre los 15-20 días de edad y eran pesados y medidos (para detalles ver Aparicio,

1994). Para calcular la accesibilidad de los nidos se midió la profundidad, la altura máxima y el diámetro máximo de la oquedad, la altura desde el suelo transitable hasta el nido y la distancia de éste a la cima de la pared rocosa donde estaba ubicado.

Los muestreos para determinar la disponibilidad de presas en el medio se realizaron cada quince días durante 24 meses (48 prospecciones en los dos años) en siete parcelas de 12.5 ha aproximadamente cada una. Se censaban cuatro parcelas un día y tres al día siguiente, siempre en días soleados para captar la máxima actividad de los animales. El censo se empezaba a las 10.30 hora solar. La abundancia mensual de cada grupo de presas era la media de las parcelas muestreadas. Los lagartos *Gallotia galloti* se contaban anotando los vistos y oídos en una franja de dos metros a ambos lados del observador, recorriendo los perímetros de las siete parcelas, en total 3500 m (700 pasos, 500 m aproximadamente cada una). Las aves que podían ser presas potenciales del Cernícalo fueron censadas en transectos rectilíneos de 700 pasos (500 m) en cada parcela, según el método del taxiado (Tellería, 1977). Para estimar la disponibilidad relativa de artrópodos se contaban los mayores de 5 mm durante períodos de 2 minutos, en 15 superficies circulares de 1 m de radio, separadas entre sí por 10 pasos. Por lo tanto, se muestreaban 47.12 m² durante 30 minutos en cada una de las siete parcelas. Los ratones fueron muestreados por la noche instalando en cada parcela 10 trampas en 2 grupos de 5, separados 5 m uno

de otro, en la base de dos muros paralelos distanciados 9.9 m de media. Es decir, se colocaban 70 trampas en cada muestreo, o sea, 140 mensuales.

Protocolo experimental

Se examinó la defensa del nido efectuada por machos y hembras de 29 parejas, cuya reproducción también se estudió. Como el hombre es el principal predador de los cernícalos en el área de estudio, se consideró al investigador como un predador potencial. Se observaron las reacciones defensivas que los cernícalos mostraban ante el investigador situado en la base del acantilado del nido durante veinte minutos. La respuesta de los cernícalos se evaluó según una escala, de 1 a 5, basada en el experimento de Wiklund y Village (1992): 1) las aves no eran observadas en la zona 2) las aves se observaban abandonando el lugar antes de que concluyera la prueba 3) las aves estaban en los alrededores del nido pero no manifestaban respuesta defensiva alguna 4) las aves estaban presentes, emitiendo sonidos de alarma, mientras permanecían posadas en las inmediaciones del nido o sobrevolando en círculos al observador 5) las aves hacían ataques “en picado” al observador a una distancia igual o mayor a 1 m de éste. Los cálculos se hicieron utilizando la respuesta de valor más alto si las aves exhibían conductas variadas.

Dado que los cernícalos ven al hombre que se acerca al nido como un predador potencial, la mayor frecuencia de visitas sería equiparable a una mayor densidad de predadores. Por ello, se manipuló experimentalmente la densidad de predadores variando la frecuencia de visitas al nido durante el período reproductivo.

Para los análisis se dividió el ciclo reproductivo en cuatro fases: (A) pre-puesta (1 mes antes de la puesta de los huevos), (B) puesta-incubación, (C) pollos menores de 15 días y (D) pollos mayores de 15 días. Se consideró la respuesta media de cada ave en cada período.

RESULTADOS

Diferencias sexuales en la defensa del nido

Durante los tres primeros períodos, pre-puesta, incubación y primera quincena con pollos, el macho estaba ausente del nido (respuesta 1) en más ocasiones que la hembra (Test de Fisher de probabilidad exacta: $P = 0.05$; $P = 0.01$ y $P = 0.04$ respectivamente para los tres períodos). Este resultado era esperable puesto que la hembra pone los huevos, incuba, empolla y reparte la comida entre los pollos durante sus primeros días de edad. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en el grado de agresividad entre ambos sexos en ninguno de los cuatro períodos estudiados (test apareado de Wilcoxon: $Z_s < 0.9$; $P_s > 0.3$; Figura 1).

Durante los períodos de incubación y pollos menores de 15 días, la intensidad defensiva de ambos miembros de la pareja estaba positivamente correlacionada (en ambos casos $r_s > 0.4$, $N = 27$, $P < 0.02$). Sin embargo, la correlación no fue significativa ni durante el período de pre-puesta ($r_s = 0.35$; $P = 0.13$, $N = 20$) ni en la etapa final de los pollos en el nido ($r_s = 0.06$; $P = 0.76$, $N = 24$).

Efecto de la accesibilidad del nido

Los nidos más bajos (el 16.3%, $N = 8$, altura media ≤ 2 m) fueron defendidos con más agresividad. A excepción del período de pre-puesta, la intensidad defensiva del macho fue negativamente correlacionada con la altura del nido. La agresividad de la hembra también estuvo negativamente relacionada con la altura del nido durante los períodos de incubación y pollos de 1 a 15 días de edad, pero no durante la fase previa a la puesta y la segunda fase de cría de los pollos (de 15 días de edad en adelante). En la fase C (pollos menores de 15 días) la intensidad defensiva, tanto del macho como de la hembra, está correlacionada negativamente con la profundidad del nido. El diámetro de la entrada de la cavidad-nido no está relacionado con la agresividad de los cernícalos (Tabla 1).

Sexo	Período	Altura	Diámetro Máximo	Profundidad
Macho	A	-0.11 (20) NS	-0.19 (20) NS	-0.05 (20) NS
“	B	-0.60 (27)**	-0.04 (27) NS	-0.25 (27) NS
“	C	-0.40 (27)*	0.07 (27) NS	-0.36 (27) +
“	D	-0.52 (24)*	0.30 (24) NS	-0.05 (24) NS
Hembra	A	-0.38 (20) NS	-0.37 (20) NS	-0.11 (20) NS
“	B	-0.42 (27) *	0.01 (27) NS	0.01 (27) NS
“	C	-0.40 (27) *	-0.17 (27) NS	-0.35 (27) +
“	D	0.02 (24) NS	0.10 (24) NS	-0.17 (24) NS

Tabla 1: Coeficientes de correlación de Spearman entre la respuesta defensiva de los padres y tres variables relacionadas con la accesibilidad del nido en el Cernícalo Vulgar en la isla de Tenerife. NS: $P > 0.1$; + $P < 0.1$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Entre paréntesis el tamaño muestral.

Efecto del valor de la descendencia

El valor de la descendencia está probablemente relacionado con el número de huevos / pollos en el nido, la fecha de la puesta (dado que ésta determina frecuentemente la supervivencia de los jóvenes) y la edad de las crías. Por ello, si el valor de la descendencia afecta al comportamiento defensivo del nido, deberíamos esperar que la intensidad de la defensa del nido y cualquiera de esas variables estén correlacionadas. Sin embargo, ni el número de crías (huevos o pollos) presentes en el nido ni la fecha de la puesta están correlacionados significativamente con la conducta defensiva de ambos sexos. En contraste, tanto machos como hembras incrementaron el grado de agresividad hacia el predador a lo largo del ciclo reproductivo (media en las hembras: $r_s = 0.51 \pm 0.09$ SE, $N = 28$ parejas, $P < 0.0001$; media en los machos: $r_s = 0.51 \pm 0.08$, $N = 28$, $P < 0.0001$; ver también Fig. 1).

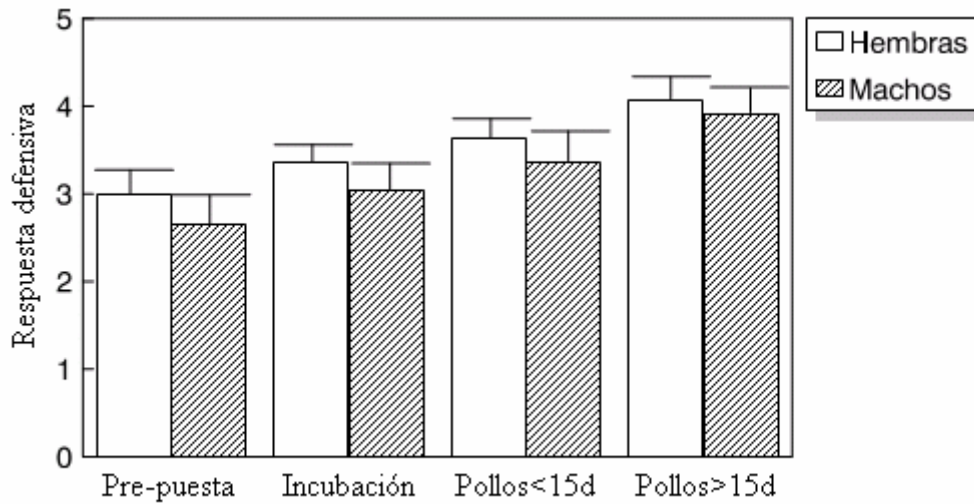


Figura 1: Variación en la respuesta defensiva del macho y la hembra de cernícalos en la isla de Tenerife durante el ciclo reproductivo. Datos de 1993 y 1994.

Efecto de la densidad de predadores

En el experimento variamos el número de visitas al nido para simular una presión predatoria variable. No hubo correlación entre la intensidad defensiva del macho o de la hembra y el número de visitas al nido realizadas por el investigador en cualquiera de los períodos (Tabla 2).

Sexo	Período	Nº de descendientes	Fecha de puesta
Macho	A	-0.16 (20) NS	0.13 (20) NS
“	B	-0.35 (27) +	0.03 (27) NS
“	C	0.02 (27) NS	-0.08 (27) NS
“	D	-0.11 (24) NS	0.17 (24) NS
Hembra	A	0.13 (20) NS	0.10 (20) NS
“	B	-0.07 (27) NS	0.11 (27) NS
“	C	0.08 (27) NS	-0.04 (27) NS
“	D	-0.05 (24) NS	-0.32 (24) NS

Tabla 2: Coeficientes de correlación de Spearman entre la respuesta defensiva de los cernícalos padres en la isla de Tenerife en relación con el número de crías, fecha de la puesta y el número de visitas previas del observador al nido. El tamaño muestral se muestra entre paréntesis. NS: $P > 0.1$; + $P < 0.1$.

Efecto de la disponibilidad de presas

Durante las cuatro fases reproductivas consideradas en este estudio se estimó la disponibilidad de cinco grupos de presas (ortópteros, coleópteros, lacértidos, aves y roedores). Se hicieron correlaciones entre todos estos grupos y la respuesta defensiva del macho y de la hembra en cada uno de los cuatro períodos, no encontrando correlación entre la abundancia de presas y la intensidad defensiva (en todos los casos $r_s = < 0.35$, $N > 20$, $P > 0.1$).

Agresividad defensiva y predadores

Cuatro de los 29 nidos estudiados fueron predados. En los cuatro hubo evidencia directa o indirecta de que el predador había sido el hombre. En tres de ellos los pollos fueron robados cuando tenían alrededor de 15 días y en el otro la puesta fue destruida durante la incubación.

La probabilidad de expolio en relación a la agresividad de la pareja fue analizada mediante una regresión logística. Como medida de agresividad se tomó la respuesta media del macho y de la hembra en el experimento anterior a los expolios. En los nidos no expoliados se tomó la respuesta media en el período C, es decir con pollos menores de 15 días, período anterior al momento que ocurrieron tres de los cuatro expolios. La intensidad de la respuesta defensiva estuvo fuertemente relacionada con la probabilidad de predación del nido (Wald = 9.12; SPSS 1992; $P = 0.025$; $N = 27$; Figura 2). Este fenómeno podría haber ocurrido por un efecto indirecto de la altura del nido, pues los nidos más bajos son defendidos más intensamente y además pueden ser más vulnerables ante los predadores. Sin embargo, esta posibilidad fue descartada porque la altura media de los nidos expoliados (media \pm SD: 424 ± 138 , $N = 4$) no era significativamente menor que la de los no expoliados (339 ± 134 , $N = 25$; U-test: $Z = 0.94$, $P = 0.34$). Esto sugiere que el comportamiento agresivo frente a un predador humano puede ser contraproducente para el éxito reproductivo de la pareja en el Cernícalo Vulgar.

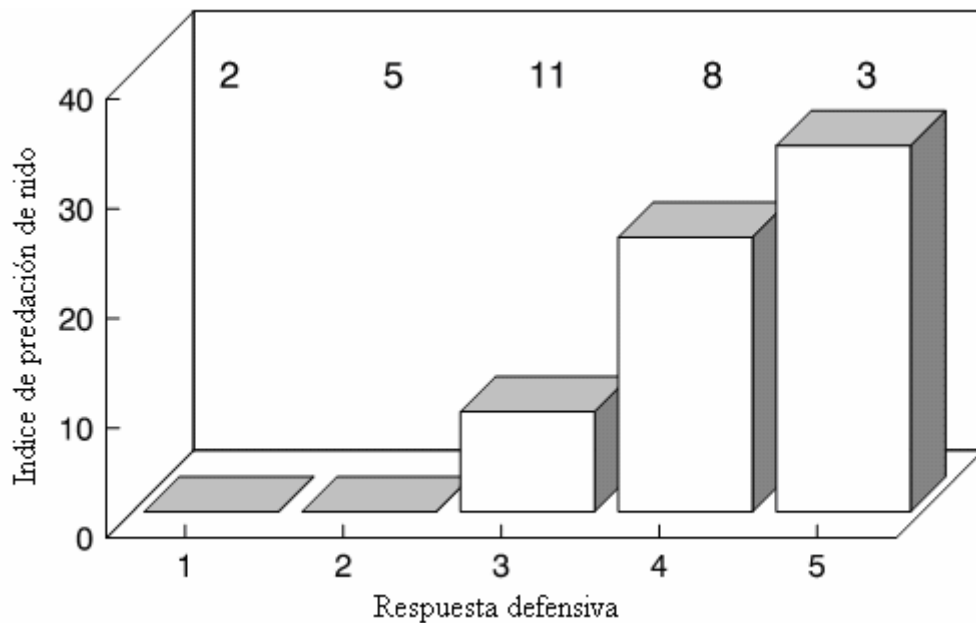


Figura 2: Probabilidad de predación en relación con la intensidad de la defensa parental del nido en el Cernícalo Vulgar en la isla de Tenerife. Experimento realizado durante los ciclos reproductivos de 1993 y 1994. Los números encima de las barras indican el tamaño muestral.

DISCUSIÓN

En muchos ecosistemas el hombre ha llegado a ser el principal predador de algunos animales, bien porque otros predadores hayan sido eliminados, o en el caso de ciertas islas porque nunca existieron. Las características del predador humano son distintas de las de otros predadores, puesto que el hombre puede usar instrumentos para cazar y para acceder a los nidos u otros refugios de los animales. Aunque las habilidades humanas difieren de las de otros predadores terrestres, los cernícalos parecen desarrollar una conducta antipredador contra el hombre

parecida a la de desarrollada contra otros predadores (Tolonen y Korpimäki 1995).

No hubo diferencias significativas en el grado de agresividad entre machos y hembras en nuestro estudio. En el Cernícalo Vulgar, como en otras muchas aves rapaces (Brown, 1976; Newton, 1979), la división de funciones entre machos y hembras es notoria. Mientras que el macho caza para su familia desde las dos semanas previas a la puesta, la hembra incuba, empolla, alimenta y protege las crías durante sus dos primeras semanas de vida. A partir de la tercera semana de edad de los pollos macho y hembra cooperan en el suministro de alimento (Masman et al., 1989; Meijer et al., 1989; Tolonen y Korpimäki, 1994). A pesar de que la hembra permaneció en el nido, o cerca de él, más tiempo que el macho ésta no manifestó una reacción más agresiva que su pareja, aunque sí intensificó sus gritos de alarma. Es probable que la mayor intensidad en los gritos de alarma de la hembra desempeñen una doble función: 1) Silenciar a las crías (Curio, 1978; Greig-Smith, 1980) advirtiéndoles de la presencia de un predador intruso, lo que provocaría que los pollos se introdujeran en el nido y permanecieran agachados y en silencio (Carrillo, obs. pers.); 2) Atraer al macho para que colabore en la defensa (Curio, 1978).

Nuestros resultados de similitud de agresividad entre ambos padres ante un predador están en desacuerdo con la hipótesis que sugiere que la

hembra es mayor que el macho porque una de las funciones de aquella es la defensa del nido (Snyder y Wiley, 1976; Newton, 1979; Breitwisch, 1988). Otros estudios en aves rapaces sugieren que el macho defiende el nido más agresivamente que la hembra (*Nyctea scandiaca*, Wiklund y Stigh, 1983; *Buteo lagopus*, Andersson y Wiklund, 1987; *Falco columbarius*, Wiklund, 1990). No obstante, Tolonen y Korpimäki (1995) encuentran en *F. tinnunculus* una relación positiva entre la intensidad defensiva de los padres y su tamaño corporal.

Tanto las hembras como los machos intensificaron su conducta defensiva a lo largo del ciclo reproductivo, desde el período de celo o pre-puesta hasta que los pollos tenían más de 15 días de edad. Esta variación estacional en la defensa del nido a medida que avanza la estación reproductiva ha sido observada en otras aves rapaces (*Buteo lagopus*, Andersson y Wiklund, 1987; *Strix aluco*, Wallin, 1987; *Buteo jamaicensis*, Andersen, 1990; *Aquila adalberti*, Ferrer et al., 1990; *Falco columbarius*, Wiklund, 1990; *Otus asio*, Sproat y Ritchison, 1993; *Asio otus*, Galeotti et al., 2000). Sin embargo, difiere de la de otras poblaciones de *F. tinnunculus* ante la presencia de otros mamíferos predadores (Tolonen y Korpimäki, 1995). El incremento de la agresividad podría haber sido provocado por el aumento del número de visitas del investigador (“hipótesis de la visita repetida”, Knight y Temple, 1986 b), dado que los cernícalos podrían sentir una situación más peligrosa cuantos más predadores pudieran ser

detectados alrededor del nido. No obstante, tal posibilidad fue descartada pues no hubo correlación entre la respuesta defensiva, tanto del macho como de la hembra, y el número de visitas.

Es posible que el aumento de agresividad antipredador a lo largo del ciclo reproductivo sea debido al incremento del valor reproductivo de la descendencia, puesto que cuanta más edad tienen las crías más posibilidad tienen de llegar a adultos y reproducirse (Trivers, 1972). Por ello, cuanta más edad tengan más valiosos son para los padres. Si este fuera el motivo para el aumento de agresividad a lo largo de la reproducción, también podríamos esperar una correlación positiva con el número de crías y / o una correlación negativa con la fecha de la puesta, dado que el valor de la puesta también depende de estas dos variables. No hemos encontrado, sin embargo, relación alguna entre la intensidad de la respuesta defensiva y la fecha de la puesta o el número de crías. Del mismo modo, el índice de defensa de los machos de cernícalo de una población del oeste de Finlandia no estuvo asociado con el tamaño de la puesta o con el número de pollos, y la defensa de las hembras incrementó con el tamaño de la puesta pero no con el número de pollos (Tolonen y Korpimäki, 1995).

El comportamiento defensivo del nido también podría estar condicionado por la disponibilidad de presas en el medio. Algunos autores han sugerido la existencia de un compromiso entre alimentar y defender a

las crías (Bierman y Robertson, 1983; Curio et al., 1985). Así, la defensa del nido podría incrementarse si el alimento fuera abundante (Martin, 1992). Si esto sucediera en la población estudiada el incremento estacional en la defensa del nido podría ser explicado por la abundancia de ciertas presas, especialmente lagartos y ortópteros (Carrillo, datos no publicados). Sin embargo, no hemos encontrado efecto alguno de la abundancia de presas sobre la conducta defensiva del nido. Además, contrariamente a esta hipótesis, Tolonen y Korpimäki (1995) descubrieron que los cernícalos defienden sus pollos con más intensidad cuando el alimento es escaso.

Nuestros resultados sugieren que un mayor riesgo de predación intensifica la defensa del nido. Los nidos más vulnerables (los más bajos) fueron defendidos con más intensidad, tal como predice la hipótesis del riesgo potencial para el nido (Ricklefs, 1977; Gottfried 1979; Montgomery y Weatherhead, 1988; Redondo, 1989). Un nido también puede hacerse más conspicuo, y por lo tanto, más vulnerable, a medida que crecen los pollos (Harvey y Greenwood, 1978; Greig-Smith, 1980). Este fenómeno podría estar ocurriendo en los cernícalos, ya que la frecuencia de visitas paternas para aportar alimento, la abundancia y blancura de los excrementos en la roca, los reclamos y andanzas de los pollos por las inmediaciones del nido o su permanencia a la entrada del mismo, la acumulación de egagrópilas y restos de comida y el revoloteo de moscas sobre estos restos provocan que el nido sea muy conspicuo a los predadores

a medida que el ciclo reproductivo avanza. En efecto, muchos casos de predación humana en el área de estudio suele ocurrir a partir de la segunda o tercera semana de edad de los pollos. De acuerdo con la hipótesis del riesgo de predación del nido, también encontramos que los nidos más próximos al suelo (por ello los más vulnerables) fueron defendidos más intensamente que los más altos.

En definitiva, el riesgo de predación es el único factor que parece afectar claramente la conducta de la defensa del nido en el Cernícalo Vulgar en Tenerife. Aunque no podemos excluir que esta conducta sea adaptativa, nuestros datos indican que la defensa del nido tiene un efecto adverso sobre la probabilidad de ser predado, ya que dicha probabilidad es tanto más alta cuanto más agresiva sea la respuesta parental (Fig. 2). Sin embargo, este resultado fue independiente del riesgo de predación del nido, dado que los nidos predados no fueron más accesibles que los no predados. Las aves rapaces, aunque pueden sufrir menos predación en sus nidos que otros grupos de aves, también procuran evitar el hallazgo de éstos, bien ocultándolos, desarrollando pautas conductuales apropiadas o criando en lugares inaccesibles (e. g. Newton, 1979; Mueller y Meyer, 1985; Sonerud, 1985; Donázar et al., 1993; Negro y Hiraldo, 1993). La conducta desarrollada por los cernícalos padres en la isla de Tenerife para defender sus nidos, no obstante, atrae la atención del predador humano hacia las aves, facilitando el hallazgo de los mismos. Por lo tanto, el interrogante que

se origina sería: ¿Por qué los cernícalos conservan esta conducta?. No tenemos, por ahora, una respuesta concluyente a esta pregunta. Es posible, sin embargo, que esta conducta agresiva haya evolucionado en el pasado cuando fuera ventajosa hacia otros predadores, y aún persista porque reporte ciertos beneficios, por ejemplo, en interacciones intraespecíficas, y ambos tipos de agresividad, intraespecífica e interespecífica, estén relacionadas genéticamente.

BIBLIOGRAFÍA

ANDERSEN, D. E. 1990. Nest-defence behaviour of red-tailed hawks.

Condor 92: 991-997.

ANDERSSON, S. y WIKLUND, C. G. 1987. Sex role partitioning during

offspring protection in the Rogh-legged Buzzard *Buteo lagopus*. *Ibis*

129: 103-107.

APARICIO, J. M. 1994. The seasonal decline in clutch size: an experiment

with supplementary food in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *Oikos* 71:

451-458.

ARMSTRONG, E. A. 1956. Distraction display and the human predator.

Ibis 98: 641-654.

- BIERMANN C. G. y ROBERTSON R. J. 1983. Residual reproductive value and parental investment. *Animal Behaviour* 31(1): 311-312.
- BREITWISCH, R. 1988. Sex differences in defence of eggs and nestlings by northern mockingbirds (*Mimus polyglotus*). *Animal Behaviour* 36: 62-72.
- BROWN, L. 1976. *British birds of prey*. Collins. London.
- BRUNTON, D. H. 1990. The effects of nesting stage, sex and type of predator on parental defense by Killdeer (*Charadrius vociferous*): testing models of avian parental defense. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 26: 181-190.
- BYRKJEDAL, Y. 1987. Antipredator behaviour and breeding success in the Greater Golden-Plover and Eurasian Dotterel. *The Condor* 89: 40-47.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Oxford.
- CURIO, E. 1978. The adaptive significance of avian mobbing. Y. Teleonomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift Tierpsychologie*. 48: 175-183.
- 1987. Brood defence in the Great Tit: The influence of age, number and quality of young. *Ardea* 75: 35-42.

- , KLEMP, G. y REGELMANN, K. 1983. An anti-predator response in the great-tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk?. *Oecologia (Berlin)*. 60: 83-88.
- , REGELMAN, K. y ZIMMERMANN, U. 1984. The defence of first and second broods by Great Tit (*Parus major*) parents: A test of predictive sociobiology. *Zeitschrift Tierpsychologie*. 66 (2): 101-127.
- , ----- y ----- 1985. Brood defence in the great tit (*Parus major*): the influence of life-history and habitat. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 16: 273-283.
- DALE, S., GUSTAVSEN, R. y SLAGSVOLD, T. 1996. Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 31: 31-42.
- DONÁZAR, J. A., HIRALDO, F. y BUSTAMANTE, J. 1993. Factors influencing nest site selection, breeding density and breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Applied Ecology* 30: 504-514.
- EAST, M. 1981. Alarm calling and parental investment in the robin *Erithacus rubecula*. *Ibis* 123: 223-230.
- FERRER, M., GARCÍA, L. y CADENAS, R. 1990. Long-term changes in nest-defence intensity of the spanish imperial eagle, *Aquila adalberti*. *Ardea* 78: 395-398.

- GALEOTTI, P., TAVECCHIA, G. y BONETTI, A. 2000. Parental defence in long-eared owls *Asio otus*: effects of breeding stage, parent sex and human persecution. *Journal of Avian Biology* 31: 431-440.
- GONZÁLEZ HENRÍQUEZ, M^a. N., RODRIGO, J. D. y SUÁREZ, C. 1986. *Flora y vegetación del Archipiélago Canario*. Ed. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria.
- GOTTFRIED, B. M. 1979. Anti-predator aggression in birds nesting in old field habitats: an experimental analysis. *Condor* 81: 251-257.
- GREIG-SMITH, P. W. 1980. Parental investment in nest defence by Stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour* 28: 604-619.
- HAKKARAINEN, H. y KORPIMÄKI, E. 1994. Nest defence of Tengmalm's owls reflects offspring survival prospects under fluctuating food conditions. *Animal Behaviour* 48: 843-849.
- HARVEY, P. H. y GREENWOOD, P. J. 1978. Anti-predator defence strategies: Some evolutionary problems. En: J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.). *Behavioral Ecology: An evolutionary approach*, pp: 129-151. Blackwell, Oxford.
- JÖNSSON, P. E. y ALERSTAM, A. 1990. The adaptive significance of parental role division of sexual size dimorphism in breeding shorebirds. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 301-314.
- KNIGHT, R. L. y TEMPLE, S. A. 1986a. Methodological problems in studies of avian nest defence. *Animal Behaviour* 34: 561-566.

- y ----- 1986b. Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle? *The Auk* 103(2): 318-327.
- MARTIN, T. E. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* 9: 163-167.
- MARTINDALE, S. 1982. Nest defence and central place foraging: A model and experiment. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 10: 85-89.
- MASMAN, D., DIJKSTRA, C., DAAN, S. y BULT, A. 1989. Energetic limitation of avian parental effort: Field experiments in the Kestrel (*Falco tinnunculus*). *Journal of Evolutionary Biology* 2: 435-455.
- MEIJER, T., MASMAN, D. y DAAN, S. 1989. Energetic of reproduction in female kestrels. *The Auk* 106 (4): 549-559.
- MIKKOLA, H. 1983. *Owls of Europe*. T & A D Poyser. Calton.
- MONTGOMERY, R. D. y WEATHERHEAD, P. J. 1988. Risks and rewards of nest defence by parents birds. *The Quaterly Review of Biology*. 63(2): 167-187.
- MUELLER, H. C. y MEYER, K. 1985. The evolution of reversed sexual dimorphism in size. A comparative analysis of the Falconiformes of the Western Palearctic. En: Johnston, R. F. (de.). Vol 2. *Current Ornithology* 65-101. Plenum Press. Nueva York.
- NEGRO, J. J. y HIRALDO, F. 1993. Nest site selection and breeding success in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study* 40: 115-119.

- NEWTON, I. 1979. *Population ecology of raptors*. T & A D Poyser. Herfordshire.
- RATCLIFE, D. 1980. *The Peregrine Falcon*. Poyser, Calton.
- REDONDO, T. 1989. Avian nest-defence: theoretical models and evidence. *Behaviour* 111: 161-195.
- REGELMANN, K. y CURIO, E. 1983. Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 13: 131-145.
- RICKLEFS, R. E. 1977. Reactions of some panamanian birds to human intrusion at the nest. *The Condor* 79: 376-379.
- SNYDER, N. F. R. y WILEY, J. W. 1976. Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. *Ornithological Monographs* 20: 1-96. The American Ornithologist's Union.
- SONERUD, G. A. 1985. Nest hole shift in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *Journal of Animal Ecology* 54: 179-192.
- SPROAT, T. M. y RITCHISON, G. 1993. The nest defense behavior of eastern screech-owls: effects of nest stage, sex, nest type and predator location. *Condor* 95: 288-296.
- SPSS 1992: *SPSS for windows: Base System User's Guide. Release 5.0*. SPSS, Chicago.

- TELLERÍA, J. L. 1977(1978). Introducción a los métodos de estudio de las comunidades nidificantes de aves. *Ardeola* 24: 18-69.
- TOLONEN, P. y KORPIMÄKI, E. 1994. Determinants of parental effort: a behavioural study in the Eurasian Kestrel, *Falco tinnunculus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 35: 355-362.
- y ----- 1995. Parental effort of kestrels (*Falco tinnunculus*) in nest defense: effects of laying time, brood size, and varying survival prospects of offspring. *Behavioural Ecology* 6(4): 435-441.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: B. Campbell (ed.). *Sexual selection and the descent of man*, pp: 136-179. Aldine. Chicago, IL.
- UETA, M. 1999. Cost of nest defense in azure-winged magpies. *Journal of Avian Biology* 30: 326-328.
- WALLIN, K. 1987. Defence as parental care in Tawny Owl (*Strix aluco*). *Behaviour* 102 (3-4): 213-230.
- WIKLUND, C. G. 1990. Offspring protection by merlin *Falco columbarius* females; the importance of brood size and expected offspring survival for defense of young. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 26: 217-223.
- y STIGH, J. 1983. Nest defense and evolution of reversed sexual size dimorphism in snowy owls (*Nyctea scandiaca*). *Ornis Scandinavica* 14: 58-62.

----- y VILLAGE, A. 1992. Sexual and seasonal variation in territorial behavior of kestrels, *Falco tinnunculus*. *Animal Behaviour* 43: 823-830.

Capítulo VI

Variaciones geográficas en los parámetros reproductivos del Cernícalo

Vulgar *Falco tinnunculus* en la región del Paleártico occidental*

***Los resultados de este capítulo fueron presentados parcialmente en:**

CARRILLO J. y E. GONZÁLEZ-DÁVILA. 2003. Variaciones geográficas en el tamaño de la puesta del Cernícalo Vulgar, *Falco tinnunculus*, en el Paleártico occidental. IV Congresso Portugûes de Ornitología e II Jornadas Ibéricas de Ornitología. Aveiro (Portugal).

RESUMEN

Se estudió el tamaño y la fecha de la puesta y el número de pollos que vuela en el Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* según la latitud, longitud y altitud en el Paleártico occidental. Se compararon los parámetros reproductivos de la isla de Tenerife con los de Marruecos y áreas septentrionales de la región zoogeográfica estudiada. Las áreas consideradas se extienden desde los 65° N a los 28° N. La fecha media de puesta en el Cernícalo está afectada positivamente por la latitud, retrasándose unos 8 días por cada 10° hacia el norte. Sugerimos que los factores climáticos de la altitud elevada serían los responsables del retraso observado en algunas áreas meridionales en las que no se cumple esta relación. También en la isla de Tenerife la altitud retrasa la fecha de puesta. Excluyendo Canarias y Marruecos la fecha media de puesta en el Paleártico es el 2 de mayo (sd = 6.06, n = 14, mín. 22 abril, máx. 14 mayo). Tanto la latitud como la longitud se correlacionan con el tamaño medio de puesta, pero la latitud parece ser el factor más condicionante. El 52.1% de las puestas consideradas oscila entre 4 y 5 huevos. Se observa una variación latitudinal descendente N - S del tamaño de puesta, siendo el de Tenerife inferior al de las poblaciones del Paleártico consideradas. También parece menor que en Marruecos, pero se necesitarían estudios rigurosos en este país que lo confirmaran. El número medio de pollos que abandona el nido,

3.55 ± 0.60 excluyendo Tenerife, no se correlaciona con la latitud ni con la longitud. El tamaño medio de puesta y el número medio de pollos que vuela de cada población estudiada no estuvieron correlacionados cuando el efecto de la latitud se mantuvo constante. El número de horas de luz diaria no parece un factor que explique por sí sólo el incremento del tamaño de puesta según aumenta la latitud. Parece probable que el fotoperíodo sea determinante en la fecha de puesta. La hipótesis de Ashmole no parece confirmarse ya que las poblaciones de áreas templadas, e. g. Iberia, realizan puestas más pequeñas y no crían un número diferente de pollos que las de áreas septentrionales, más inestables. Esta hipótesis, sin embargo, sí podría corroborar el tamaño de puesta reducido en la isla de Tenerife. Los datos considerados son insuficientes para validar o refutar la hipótesis de la predación del nido.

INTRODUCCIÓN

Las tendencias geográficas en los parámetros reproductivos de las aves han despertado gran interés entre los ornitólogos desde las primeras décadas del siglo XX (Moreau, 1944; Lack, 1947, 1948, 1950). Ha quedado establecido que las aves han desarrollado diversas adaptaciones

reproductivas (e. g. duración de la estación reproductiva, puestas de reemplazo y variación en las fechas y el tamaño de puesta) según las condiciones ambientales impuestas por la latitud, la longitud y la altitud (Lack, 1968; Dorst, 1976; Newton, 1977; Perrins y Birkhead, 1983), viéndose favorecidas por la selección natural aquellas estrategias que producen el mayor número de crías posible sin comprometer la supervivencia de los padres y su futura reproducción (Lack, 1950; Ricklefs, 1977; Phillips et al., 1985).

Las aves insulares pueden tener ciclos reproductivos distintos de aquellas de la misma especie que se reproducen en el continente cercano, diferenciándose las fechas de puesta de ambas poblaciones (Blondel et al., 1990; Clamens y Martin, 1991; Thibault. et al., 1992). Estas diferencias pueden estar fijadas genéticamente (Blondel et al., 1990; Lambrechts y Dias, 1993) y se marcan en particular en islas pequeñas y alejadas del continente (Wiggins et al., 1998).

Se ha hecho especial hincapié en tratar de explicar las tendencias geográficas en el tamaño de puesta de las aves mediante diferentes hipótesis. Las principales son las siguientes:

1. El tamaño de puesta aumenta con la latitud y la duración del día. Al aumentar la duración del día según aumenta la latitud los padres dispondrían de más horas de luz, lo que les permitiría disponer de más

tiempo para buscar alimento, y por tanto, hacer puestas más grandes y mantener más crías ([hipótesis de la limitación trófica] Hesse et al., 1937; Lack, 1947). Por consiguiente, el número de huevos estaría determinado “últimamente”, en la mayoría de especies, por el número máximo de crías para el que los padres pudieran proporcionar suficiente alimento (Lack, 1947). Este modelo es perfeccionado por Royama (1969), Haartman (1973) y Owen (1979) teniendo en cuenta la disponibilidad de alimento. Royama (1969) también alude a la energía requerida por los pollos en relación con la temperatura, además de la eficiencia y el tiempo disponible por los padres para cazar.

2. Las poblaciones de aves están reguladas por la escasez de alimento. En las áreas templadas la escasez invernal de comida provocaría que el nivel poblacional de aves estuviera por debajo de la capacidad de carga del sistema. Por lo tanto, las parejas supervivientes en primavera tendrían suficiente alimento para realizar puestas más grandes y criar más pollos ([hipótesis de Ashmole] Ashmole, 1961; Ricklefs, 1980; Koenig, 1984). Esta hipótesis se ha comprobado relacionando el tamaño de la puesta con la variación estacional de la evapotranspiración actual (AE), que varía en proporción directa con la producción primaria de plantas y, probablemente y de forma más general, con la producción de recursos (Ricklefs, 1980; Møller, 1984; Koenig, 1984).

3. La evolución del tamaño de puesta está determinada por el nivel de predación ([hipótesis de la predación del nido] Moreau, 1944; Skutch, 1949; Cody, 1966; Slagsvold, 1982; Murphy y Haukioja, 1987; Lima, 1987; pero ver Trevelyan y Read, 1989; Martin, 1993). Es probable que criar pocos pollos rápidamente o muchos más lentamente, para una misma cantidad de alimento disponible, sea posible dependiendo del riesgo que corra el nido (Lack, 1948). Aunque se considera que la proporción de nidos perdidos por predación aumenta desde los polos al ecuador (Cody, 1971), hay estudios que contradicen esta hipótesis (Martin, 1996; Stutchbury y Morton, 2001).

4. Cody (1966) sugiere que en las regiones templadas existen fenómenos catastróficos locales que mantienen las poblaciones por debajo de la capacidad de carga del hábitat. Por tanto, la selección natural maximizaría el índice reproductivo r (estrategia de la r , según MacArthur y Wilson, 1967). Sin embargo, en islas, en las costas y en zonas tropicales, más estables climáticamente, cualquier variación adaptativa que incremente la capacidad de carga K se verá favorecida por la selección natural (estrategia de la K , según MacArthur y Wilson, 1967). Es decir, según la “hipótesis de la selección K ” el tamaño de puesta disminuiría a favor del incremento en la supervivencia de los adultos.

5. El tamaño de puesta en islas es menor que en el continente cercano en una misma latitud y en regiones templadas (Lack, 1947; Cody, 1966;

Hutchison, 1981), pero no en regiones tropicales (Cody, 1966; MacArthur y Wilson, 1967) donde la ausencia de predadores favorece puestas grandes (Pianka, 1974). Lack (1968) trató de explicar este “efecto isla” por la escasez de alimento en dichos ecosistemas; hipótesis que Cody (1971) no compartió, aludiendo una reducida eficiencia en el aprovechamiento de amplios recursos realizado por pocas especies. Por otra parte, Crowell y Rothstein (1981) argumentaron que la estabilidad ambiental en las islas provocaría una menor mortalidad en aves adultas, por lo que aves de diferente edad, con diferentes tamaños de puesta (Lack, 1947), proporcionarían una menor variabilidad al tamaño de puesta medio de la población.

Diversas observaciones sugieren que el tamaño de puesta tiende a incrementar con la altitud en regiones templadas pero no en los trópicos (Cody, 1966; Cody, 1971; Ricklefs, 1973; Pianka, 1974). No obstante, se ha apuntado que unas condiciones climáticas inestables y rigurosas, propias de las montañas elevadas, reduciría la disponibilidad de alimento y ello podría afectar el éxito reproductivo (Sanz, 1997).

También se ha apuntado que en ciertas especies se produce un incremento en el tamaño de puesta de oeste hacia el este en el hemisferio N (Lack, 1947; Cody, 1971; Hutchison, 1981), aunque no siempre se ha comprobado (Møller 1984; Donázar, 1990; Sanz, 1997). Dado que el índice de predación parece disminuir hacia el norte, se podría predecir que dicho

incremento de oeste a este será menos acusado cuanto más al norte estemos (Slagsvold, 1982).

Todas estas hipótesis no tienen que ser mutuamente excluyentes, mas su estudio detallado requeriría ingente cantidad de datos, no sólo de tamaño y fechas de puesta sino también, por ejemplo, demográficos, de condiciones climáticas y disponibilidad de alimento de las regiones a estudiar.

De antiguo la puesta de las aves de las Islas Canarias llamó la atención de los investigadores, sugiriendo éstos que el tamaño medio de puesta de las aves en este archipiélago es inferior al de las mismas especies en latitudes septentrionales (Lack, 1943, 1947; Isenmann, 1987), y que muchas especies adelantan el inicio de la puesta a los meses de Enero y Febrero (Ennion y Ennion, 1962). Lack (1947), basándose en datos no publicados de Bannerman, citó que las Falconiformes en las Islas Canarias tienen un tamaño de puesta inferior al de Inglaterra (1.3) y que la puesta habitual del Cernícalo Vulgar en este archipiélago es de 4-6 huevos.

El Cernícalo es una de las rapaces cosmopolitas que puebla la región del Paleártico occidental, donde cría desde los 70° N, *F. tinnunculus tinnunculus* (Cramp y Simmons, 1980) hasta los 15° N, *F. tinnunculus alexandri* (de Naurois, 1987). En Canarias (27° 37' - 29° 25' N y 13° 20' - 18° 10' W) nidifican dos subespecies, *F. t. canariensis* y *F. t. dacotiae*, de

las cuales sólo han sido estudiados los parámetros reproductivos de la primera en la isla de Tenerife (estudio presente, capítulo III).

Pese a que el Cernícalo es una de las aves rapaces mejor estudiadas, ningún estudio aborda las variaciones geográficas de sus parámetros reproductivos. En este trabajo se recogen los datos de estos parámetros en la región del Paleártico occidental para contrastar las diferentes hipótesis sobre las tendencias en la fecha y el tamaño de la puesta y el número de pollos que vuela. Además, se pretende examinar qué efecto tiene la insularidad sobre la puesta en Tenerife comparándolo con el de las poblaciones continentales cercanas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Seleccionamos todas aquellas publicaciones en las que constara el tamaño y la fecha de la puesta y el número de pollos que abandona el nido de diferentes regiones geográficas de la región del Paleártico occidental. Los estudios considerados incluyen aquellas puestas en las que por lo menos voló un pollo. No consideramos el posible efecto de las

cajas-nido sobre los parámetros reproductivos analizados (Gehlbach, 1994a, 1994b; Valkama y Korpimäki, 1999).

Sólo se analizaron los datos de aquellas regiones en las que el número de nidos controlados era superior a 30 durante cuatro años como mínimo, para minimizar el sesgo producido por diferencias locales o interanuales en la productividad (Donázar, 1990). Por lo tanto, quedaron cubiertas las posibles diferencias entre años debidas a fluctuaciones de las presas de los cernícalos, especialmente notorias en ambientes inestables. Los datos así obtenidos corresponden a 17 áreas diferentes a los cuales añadimos nuestros propios datos de 133 nidos examinados entre 1985 y 1994 en la isla de Tenerife (ver Métodos y área de estudio en el Capítulo III).

El tamaño de puesta utilizado se obtuvo como el promedio ponderado por el número de puestas de las distintas medias anuales. En el caso de la República Checa se combinaron los datos de Village (1990) y Plesník y Dusík (1994) por estar en la misma latitud. Puesto que no encontramos diferencias significativas en el tamaño de puesta ni en el número de pollos que vuela entre los distintos hábitats de Tenerife consideramos la media insular de estos parámetros reproductivos como cifras comparativas con el resto de regiones (ver Capítulo III). Cuando relacionamos la latitud con la fecha de puesta incluimos los datos de otros

estudios (período de estudio < 4 años, Aparicio, 1998; Avilés et al., 2000, 2001; número de puestas < 30, Salvati, 2002) para suplir la carencia de información existente entre los 30° y 50° de latitud.

Es probable que el análisis del número de pollos que vuela sea el menos fiable porque este dato se suele medir con menor precisión y de diferentes maneras por cada investigador (Village, 1990; Aparicio, com. pers.). Este parámetro reproductivo lo analizamos añadiendo tres estudios para completar la carencia de estos datos en las respectivas áreas (sur de Botnia, Finlandia, 63° N 22° E, Korpimäki y Norrdahl, 1991; Colonia, Bonn, Alemania, 51° N 9° E, Kostrzewa, 1989; este de Península Ibérica, España, 39° N 0° W, Gil-Delgado et al., 1995).

Las coordenadas geográficas (longitud y latitud) relativas al meridiano de Greenwich fueron medidas en grados y cuando no se precisaban en la bibliografía se obtenían de los mapas topográficos. En las muestras de áreas muy extensas consideramos como referencia el punto central de la región. De las 18 áreas estudiadas 17 % estaban entre 60° y 70° N, 39 % entre 50° y 60° N, 28 % entre 40° y 50° N, 11 % entre 30° y 40° N y 5 % entre 20° y 30° N. Las áreas más al norte estudiadas fueron las de Noruega (65° N; Hagen, 1969) y Finlandia (65° N; Kuusela, 1983) y la más sureña fue la isla de Tenerife (28° N, estudio presente).

La relación entre dos variables continuas (e. g. latitud vs longitud, tamaño de puesta vs longitud, etc) se estableció aplicando el coeficiente de

correlación de Pearson, mientras que la relación entre variables de interés frente a otras variables independientes (e. g. número de pollos que vuela vs latitud y longitud) se examinó con la técnica de regresión lineal múltiple. La comparación del tamaño de puesta de Tenerife frente al resto del Paleártico occidental, y frente al de Marruecos, se calculó mediante la *t* de Student (Fisher y van Belle, 1993). Las estimaciones son suministradas en forma de intervalos de confianza a un nivel del 95% y los valores se presentan como la media \pm 1 s. d. El análisis estadístico se elaboró con el programa STATISTICA 5.0 (1984-1995) y SPSS (2001).

RESULTADOS

La fecha de la puesta

La fecha media de puesta (FP) en el Paleártico es 122.23 (sd = 6.06, $N = 14$, mín. 112 días, máx. 134 días) excluyendo los datos de las Islas Canarias y Norte de África. Este parámetro reproductivo se correlaciona con la latitud cuando se incluyen todos los países considerados en el estudio ($r = 0.707$, $P < 0.001$, $N = 19$), obteniendo como modelo de predicción: fecha de puesta estimada = $70.793 + 0.999 * \text{latitud}$. Se observa que tanto los hábitats de Tenerife (tabaibal-cardonal del norte, tabaibal-cardonal del sur y retamar de cumbre) como los datos de Iberia se alejan de la tendencia marcada por la recta de regresión, aunque ambos grupos de datos se compensen unos a otros (Fig. 1). Según el modelo considerado para una latitud de 28° , donde se encuentra Tenerife, correspondería una FP de $98.76 \text{ días} \pm 7.025$; para una latitud de 39° correspondería una FP de $107.76 \text{ días} \pm 4.50$ (en el estudio examinado [Avilés et al., 2000] se expone una FP de 125 ± 5.96 , $N = 26$ en 1989 y otra de 123 ± 4.62 , $N = 49$ en 1990, en ambos casos altitud: 700 m); y para una latitud de 40° correspondería una FP de 110.75 ± 4.21 (en el estudio examinado

[Aparicio, 1998] se expone una FP de 134.5 ± 5.88 , $N = 37$, altitud: 700 - 800 m).

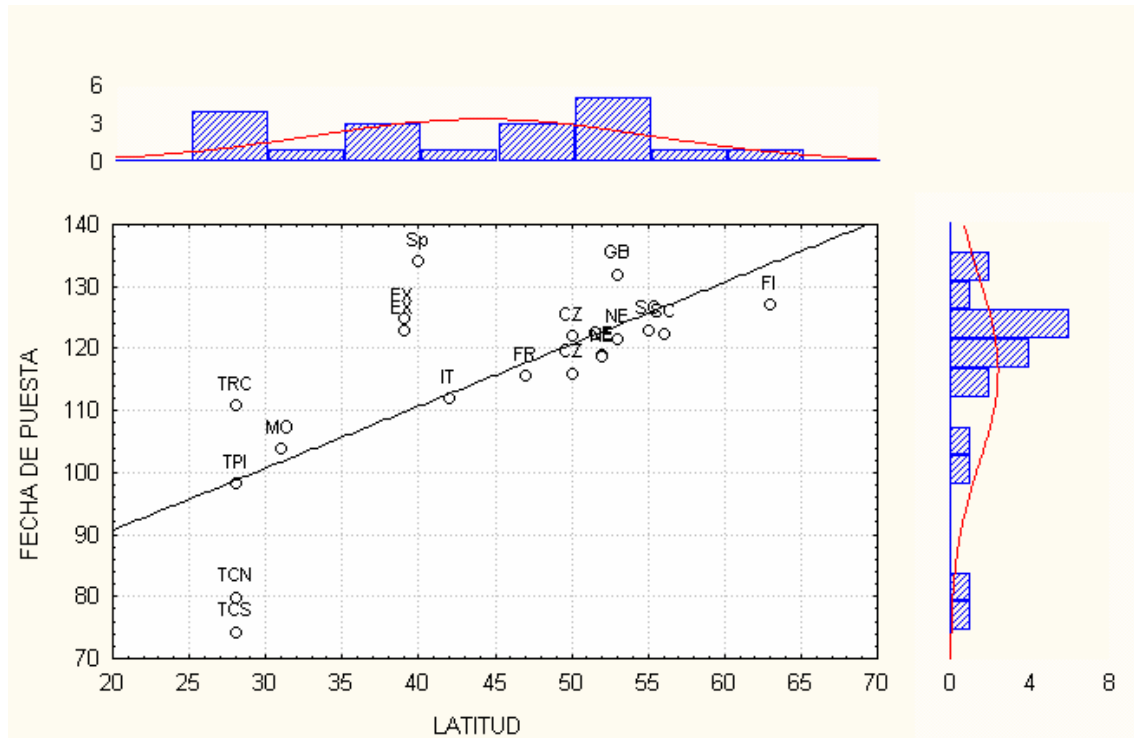


Figura 1. Relación entre la fecha media de puesta y la latitud en los cuatro hábitats de la isla de Tenerife (TRC, retamar de cumbre; TPI, pinar de vertiente norte; TCN, tabaibal-cardonal de vertiente norte; TCS, tabaibal-cardonal de vertiente sur; 28° latitud Norte, estudio presente) y todas las regiones consideradas en el estudio (MO Marruecos, 31° N, Bergier, 1987; Ex, Extremadura, España, 38° N, Avilés et al., 2000; Sp Cuenca, España, 40° N, Aparicio, 1998; IT Roma, Italia, 41° N, Salvati, 2002; FR Auxois, Francia, 47° N, Bonnin y Strenna, 1986; CZ República Checa, 50° N, Village, 1990; GB Gran Bretaña, 53° N, Village, 1990; NE Holanda, 53° N, Cavé, 1968; NE Holanda, 53° N, Meijer et al., 1988; SC Escocia, 55° N, Village, 1990; SC Escocia, 56° N, Village, 1986; FI Finlandia, 63° N, Korpimäki y Wiehn, 1998). Fecha 1 = 1 de enero.

El tamaño de la puesta

El tamaño medio de puesta (TP) para todas las áreas es 4.98 ± 0.32 huevos ($N = 18$, mín. 4.41, máx. 5.46). El 52.1 % de las medias de las puestas consideradas oscilan entre 4 y 5 huevos y el 47.9% tienen más de 5 huevos. TP está correlacionado con la latitud ($r = 0.641$, $P = 0.004$, $N = 18$; Fig. 2) y con la longitud ($r = 0.514$, $P = 0.029$, $N = 18$; Fig. 3). Dado que los valores de la latitud están correlacionados con los de la longitud ($r = 0.710$, $P < 0.001$, $N = 18$) aplicamos una regresión múltiple “paso a paso” (stepwise multiple regression) para averiguar cuál de los dos gradientes geográficos es el más importante. La correlación parcial entre la latitud y TP fue de $r = 0.457$ cuando el efecto de la longitud se mantuvo constante, mientras que la correlación parcial entre la longitud y TP fue de $r = 0.109$ cuando el efecto de la latitud se mantuvo constante. Esto nos permitió determinar que la latitud es el factor más importante que afecta TP.

TP de la población de cernícalos de Tenerife estudiada es menor que el de las poblaciones más nórdicas del Paleártico occidental consideradas ($t = 7.75$, $df = 16$, $P < 0.001$), observando una variación latitudinal descendente N - S (Fig. 4). Esta variación también se observa cuando excluimos del análisis la población de Tenerife por sus condiciones de insularidad ($r = 0.55$, $P = 0.021$, $N = 17$).

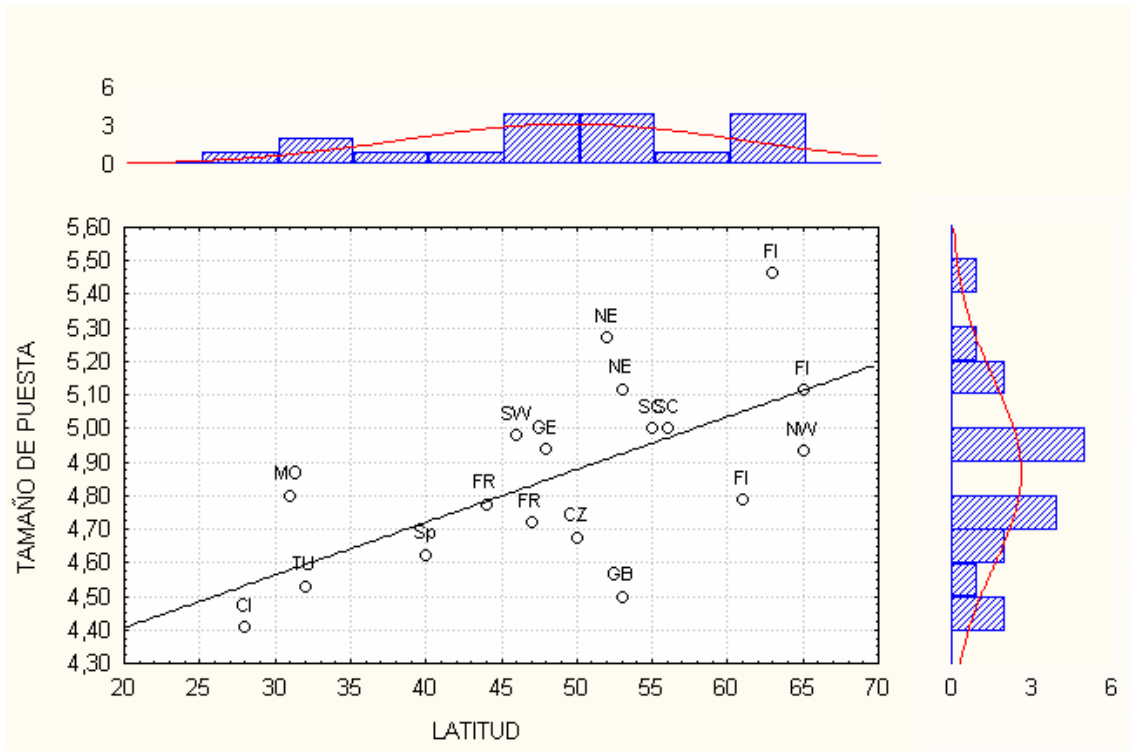


Figura 2. Relación entre el tamaño medio de puesta de *Falco tinnunculus* y la latitud en la región del Paleártico occidental. Recta de regresión: $C = 4.093 + 0.0157 * L$ (C: tamaño medio de puesta y L: latitud). Las siglas corresponden a los siguientes países y latitudes: NW, Noruega 65° latitud Norte (Hagen 1969); FI, Finlandia 65° (Kuusela 1983); FI, Finlandia 63° (Korpimäki y Wiehn 1998); FI, Finlandia 61° (Kuusela 1983); SC, Escocia 56° (Village 1986); SC, Escocia 55° (Village 1990); NE, Holanda 53° (Meijer et al. 1988); GB, Inglaterra 53° (Village 1990); NE, Holanda 52° (Cavé 1968); CZ, República Checa 50° (Village, 1990; Plesník y Dusík 1994); GE, Alemania 48° (Rockenbauch 1968); FR, Francia 47° (Bonin y Strenna 1986); SW, Suiza 46° (Géroudet 1978); FR, Francia 44° (FR, Nore 1979); Sp, España, Península Ibérica 40° (Aparicio 1998); TU, Túnez 32° (Heim de Balsac y Mayaud 1962); MO, Marruecos 31° (Bergier 1987); CI, isla de Tenerife (Islas Canarias, España) 28° (estudio presente).

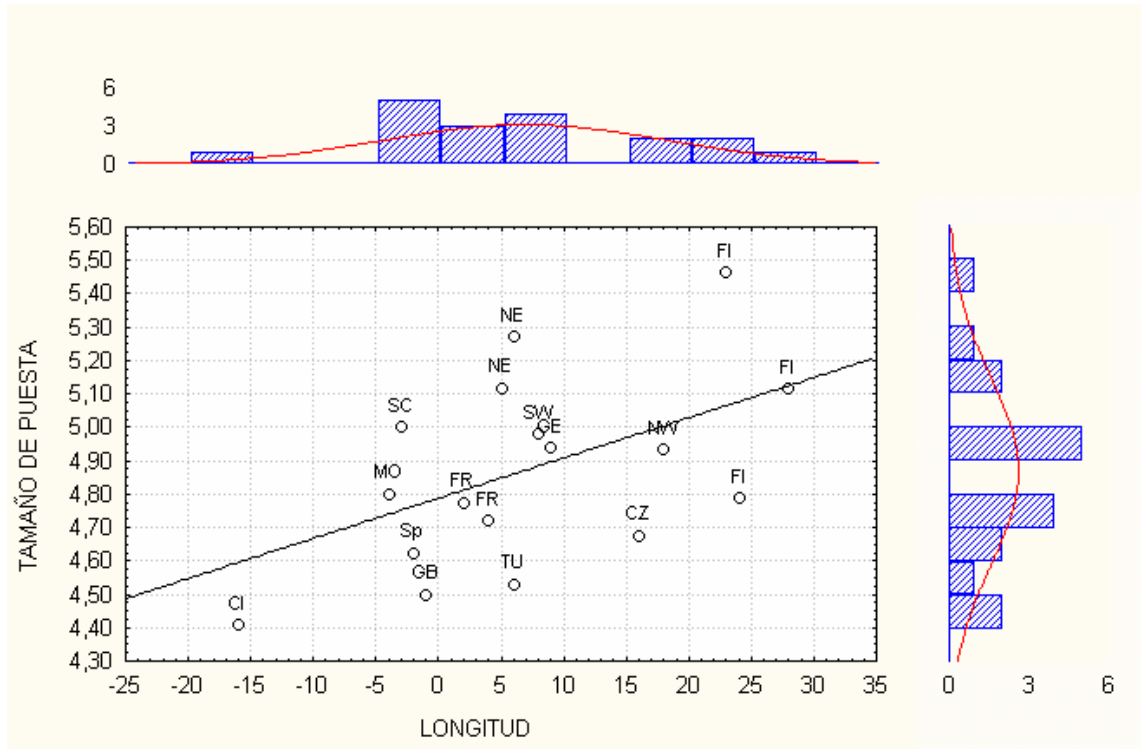


Figura 3. Relación entre el tamaño medio de puesta de *Falco tinnunculus* y la longitud geográfica en la región del Paleártico occidental. Recta de regresión: $T = 4.79 + 0.012 * L$ (T: tamaño de puesta, L: longitud geográfica). Las siglas corresponden a los siguientes países y longitudes: CI, isla de Tenerife (Islas Canarias, España) - 16° longitud Este (estudio presente); MO, Marruecos - 4° (Bergier 1987); SC, Escocia - 3° (Village 1986); Sp, España, Península Ibérica - 2° (Aparicio 1998); GB, Inglaterra - 1° (Village 1990); FR, Francia 2° (Nore 1979); FR, Francia 4° (Bonin y Strenna 1986); NE, Holanda 5° (Meijer et al. 1988); TU, Argelia-Túnez 6° (Heim de Balsac y Mayaud 1962); NE, Holanda 6° (Cavé 1968); SW Suiza 8° (Géroudet 1978); GE, Alemania 9° (Rockenbauch 1968); CZ, República Checa 16° (Village, 1990; Plesník y Dusík 1994); NW, Noruega 18° (Hagen 1969); FI, Finlandia 23° (Korpimäki y Wiehn 1998); FI, Finlandia 24° (Kuusela 1983); FI, Finlandia 28° (Kuusela 1983).

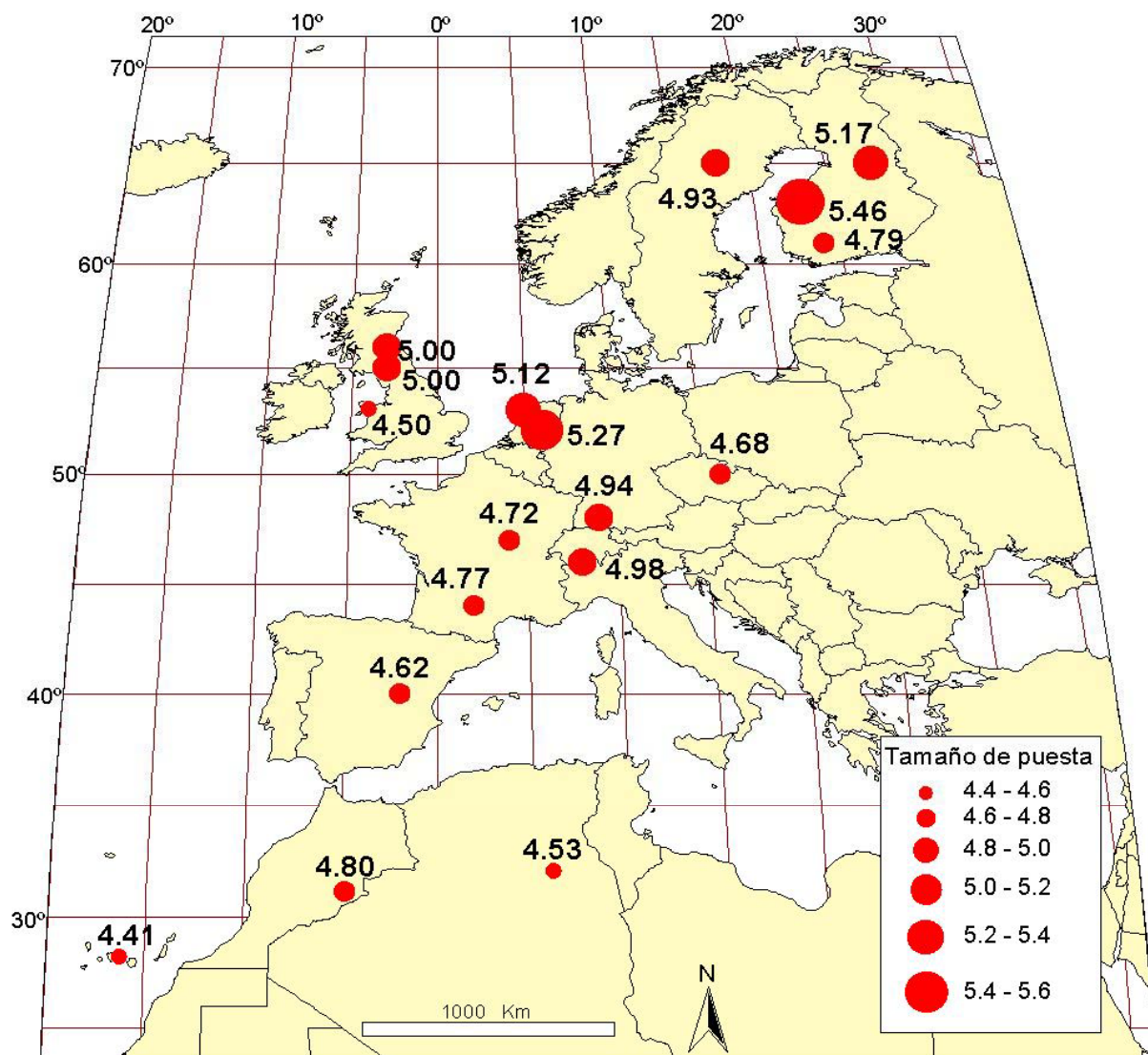


Figura 4. Variaciones geográficas en el tamaño medio de puesta de *Falco tinnunculus* en la región Paleártica occidental. Los datos corresponden a Noruega, 65° de latitud Norte (Hagen 1969); Finlandia 65° (Kuusela 1983); Finlandia, 63° (Korpimäki y Wiehn 1998); Finlandia, 61° (Kuusela 1983); Escocia, 56° (Village 1986); Escocia, 55° (Village 1990); Holanda, 53° (Meijer et al. 1988); Inglaterra, 53° (Village 1990); Holanda, 52° (Cavé 1968); República Checa, 50° (Village, 1990; Plesník y Dusík 1994); Alemania, 48° (Rockenbauch 1968); Francia, 47° (Bonin y Strenna 1986); Suiza, 46° (Géroutet 1978); Francia, 44° (Nore 1979); Península Ibérica, 40° (Aparicio 1998); Túnez, 32° (Heim de Balsac y Mayaud 1962); Marruecos, 31° (Bergier 1987); isla de Tenerife (Archipiélago Canario), 28° (estudio presente).

Cuando comparamos TP de Marruecos (media = 4.8, $sd = 0.94$, $N = 40$; Bergier, 1987), con el de Tenerife (media = 4.4, $sd = 0.88$, $N = 133$; estudio presente, capítulo III) comprobamos una reducción significativa en esta isla canaria ($t = 2.51$, $df = 176$, $P = 0.013$).

El número de pollos

La media del número de pollos que abandona el nido (PA) para todas las áreas es 3.50 ± 0.59 jóvenes ($N = 12$, mín. 2.40, máx. 4.30). Excluyendo el dato de Tenerife, PA en el resto de áreas es 3.55 ± 0.60 . Este parámetro no se correlaciona con la latitud ($r = 0.30$, $P = 0.34$, $N = 12$) ni con la longitud ($r = 0.21$, $P = 0.50$, $N = 12$). El porcentaje de PA respecto a TP es de $72\% \pm 12\%$ ($N = 12$, rango = 50% - 87%). PA y TP de cada población estudiada no estuvieron correlacionados cuando el efecto de la latitud fue controlado (r parcial = 0.32, $df = 9$, $P = 0.40$; Fig. 5).

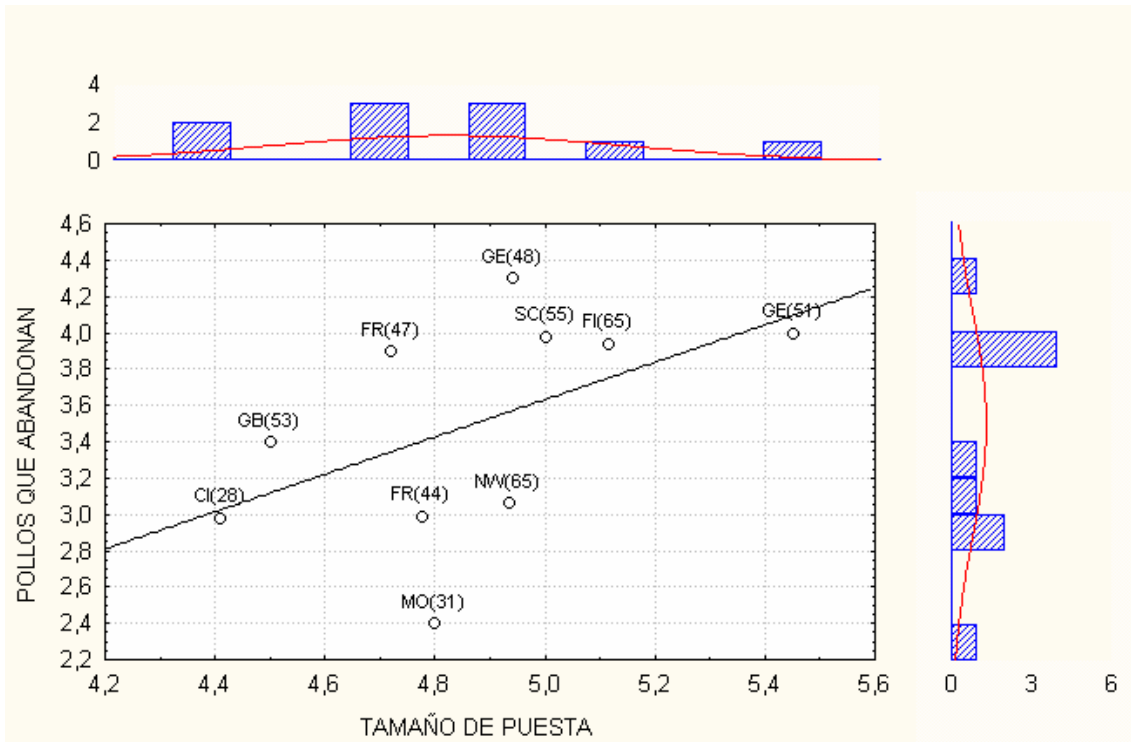


Figura 5. Relación entre el tamaño medio de puesta y el número medio de pollos que abandona el nido en *Falco tinnunculus* en la región del Paleártico occidental. Las siglas corresponden a los siguientes regiones: CI isla de Tenerife, Archipiélago Canario, 28° latitud Norte, estudio presente; MO Marruecos, 31°, Bergier 1987; FR Francia, 44°, Nore 1979; FR Francia, 47°, Bonin y Strenna 1986; GE Alemania, 48°, Rockenbauch, 1968; GE Alemania, 51°, Kostrzewa, 1989; GB Gran Bretaña, 53°, Village, 1990; SC Escocia, 55°, Village, 1990; FI Finlandia, 65°, Kuusela, 1983; NW Noruega, 65°, Hagen, 1969. Entre paréntesis se indican los grados de latitud Norte de cada región.

DISCUSIÓN

La fecha de puesta

La fecha media de puesta en el Cernícalo está afectada positivamente por la latitud en la región Paleártica occidental, retrasándose unos 8 días por cada 10° hacia el norte. Diversos autores han confirmado el retraso en la reproducción de las aves al aumentar la latitud norte (Lack, 1950; Dorst, 1976; Perrins y Birkhead, 1983; revisión en Soler y Soler, 1987), aunque había escasos indicios de esta tendencia en el Cernícalo (Village, 1990).

El Cernícalo es una especie que generalmente hace una sola puesta durante un período de 70 días aproximadamente, desde principios de Abril hasta principios de Junio, en Europa (Meijer et al., 1992). Durante la fase de cortejo, y hasta que los pollos tienen unos diez días de edad, la hembra deja de cazar y es alimentada por el macho (Meijer et al., 1989). Los factores climáticos, como la lluvia y la temperatura en invierno y primavera, relacionados con las fechas de puesta (Cavé, 1968), actuarían sobre la actividad de caza de los machos, atenuándola o activándola. Por ello, el macho entregaría mayor o menor cantidad de comida a su pareja dependiendo de la densidad y actividad de sus presas que, a su vez, dependería del clima. Y esta entrega de alimento a la hembra determinaría

la formación de reservas corporales y de huevos (Meijer et al., 1990). Así pues, parece probable que el incremento en el aporte de comida por el macho (ver también experimentos con alimento suplementario en Meijer et al., 1988; Aparicio, 1994) pudiera determinar el comienzo de la reproducción dentro de unos límites anuales marcados por un sistema endógeno sincronizado por el fotoperíodo (Meijer, 1989; Meijer et al., 1990, 1992), el cual actuaría como factor próximo, incluso cuando la temperatura o la disponibilidad de alimento fueran bajas (Bird et al., 1980; Meijer 1989). El fotoperíodo, pues, parece estar relacionado inversamente con la fecha de comienzo de la puesta en los cernícalos (Meijer et al., 1992).

Los datos conocidos de fechas de puesta de cernícalos en islas son escasos, poco precisos y apuntan a una cierta variabilidad inter-insular poco dependiente de la latitud. A pesar de las grandes diferencias en superficie, altitud, clima, orografía y distancia mínima a la costa continental más cercana, en algunas islas mediterráneas las fechas medias de puesta parecen seguir patrones temporales parecidos a los de la Europa templada, es decir, desde mediados a finales de abril (Muntaner y Congost, 1979; Siracusa, 1985; Thibault et al., 1992; A. Mestre y S. Vidal *in litt.*). Pero ni Siracusa (1985) ni Thibault et al. (1992) tuvieron en cuenta el marcado gradiente altitudinal en la fenología reproductiva del Cernícalo en islas tan escarpadas como Sicilia y Córcega, respectivamente. Las fechas que en

Tenerife se adaptan mejor a la tendencia de nuestro modelo, y por tanto, que más se asemejan a las de los países más septentrionales considerados (situados al norte de los 45° de latitud y con una altitud aproximada de 500 m), son las de los cernícalos que viven en hábitats por encima de 1000 m (retamar de cumbre, 2158.75 m, FP 110.92; pinar, 1300 m, FP 98.20), y las que más se alejan son las de aquellos que residen en hábitats por debajo de 1000 m (tabaibal-cardonal del sur, 120.30 m, FP 74.28; tabaibal-cardonal del norte, 235.88 m, FP 79.93). Es decir, el incremento en altitud compensaría el efecto isla observado. También el ciclo reproductivo de los cernícalos que viven en otras islas canarias cuya orografía no supera los 1000 m de altitud (Lanzarote, Concepción 1992; Fuerteventura, Martín y Lorenzo 2001; Alegranza, Varios 1994, 1995, 1997) es muy semejante al de aquellos que están en cotas inferiores a 1000 m en Tenerife.

La reproducción del Cernícalo en el noroeste de África, región continental más cercana a Tenerife, no se retrasa demasiado en comparación con la de la Europa templada (Heim de Balsac y Mayaud, 1962; Brown et al., 1982; Bergier, 1987). A este respecto, Bergier (1987) y Thévenot et al. (2003) precisaron que en Marruecos el 56.7% de las puestas (n = 37; 3 años) fue observado en abril, que las puestas más tempranas eran las de la costa atlántica (29° N) y que la más tardía fue encontrada a 2700 m de altitud. Por lo tanto, los datos que conocemos de Marruecos indican un retraso de las fechas medias de puesta de aproximadamente un mes

respecto a las poblaciones de Tenerife que viven por debajo de 1000 m de altitud, pero son similares a los de las poblaciones que habitan por encima de esta cota. Probablemente un estudio detallado sobre la fenología reproductiva del Cernícalo en Marruecos pudiera demostrar diferencias altitudinales como las de Tenerife, y, quizás, latitudinales dentro de ese territorio (en Marruecos hay un gradiente latitudinal de 8°).

La variación altitudinal encontrada en la fecha de puesta en el Cernícalo en la isla de Tenerife (presente estudio, capítulo III) parece corroborar la hipótesis del retraso de la estación reproductiva con la altitud (Immelmann, 1971; Perrins y Birkhead, 1983), comprobada, también, en la nidificación del Cuervo *Corvus corax* en la isla canaria de El Hierro (Nogales, 1995). Existen indicios de que pudiera estar sucediendo dicha demora en la fenología reproductiva del Cernícalo en diversas regiones montañosas del Paleártico (Marruecos, Chaworth-Musters 1939, Bergier 1987; Suiza, Géroudet 1978; Pirineos franceses occidentales, Leconte 1984; Aragón, España, Pedrocchi-Renault 1987; Inglaterra, Shrubbs 1993; isla de El Hierro, Padrón com. pers.).

El tamaño de puesta y el número de pollos

Nuestro estudio confirma la disminución del tamaño de puesta en el Cernícalo a medida que desciende la latitud en la región del Paleártico occidental, tendencia ya sospechada por S. Daan (*in litt.*). Son conocidas las variaciones regionales del tamaño de puesta según la latitud en diversos grupos de vertebrados (Cody, 1971), entre ellos las aves (Lack, 1947, 1968; Perrins y Birkhead, 1983), comprobándose que muchas especies realizan puestas más grandes en latitudes septentrionales. Desde hace tiempo se considera que el tamaño de puesta de muchas Falconiformes, en especial aquellas que ponen más de 1 - 2 huevos, desciende a medida que desciende la latitud (Lack, 1947; Newton, 1977, 1979). Esta tendencia latitudinal también ha sido comprobada en el Cernícalo Americano *Falco sparverius* (Palmer, 1988).

El tamaño de puesta aumenta cuando asciende la latitud y el número de horas diurnas, lo que permite a los padres de especies nidícolas disponer de más horas para hacer acopio de alimento para su prole y tener, de esa manera, más descendencia (Lack, 1947). Al ser el Cernícalo un ave esencialmente diurna, su período de actividad está condicionado por el número de horas diurnas del día. Masman et al. (1988) estudiaron la actividad de los cernícalos en Holanda y descubrieron que el número de

horas de luz disponibles no limita el tiempo invertido en el vuelo de caza (flight-hunting), variedad de caza más utilizada (flight-hunting vs perching-hunting) y con más éxito por los cernícalos en la estación reproductiva (Village, 1983); y que, además, a lo largo de todo al año estos falcónidos empiezan y terminan su actividad prácticamente a las mismas horas (tiempo relativo al alba y al crepúsculo: 0.34 h después del alba y 0.37 h antes del crepúsculo). Es decir, el tiempo invertido por los padres en la búsqueda de alimento no parece un factor limitante en los cernícalos, dado que éstos no dedican a dicha actividad más que tres horas al día, aunque las horas de luz sean 17 (Masman et al., 1988; Meijer et al., 1989). Además, los cernícalos machos con puestas grandes (referidas a número de pollos en nido) incrementan sus vuelos de caza para aportar a su prole la misma cantidad de alimento por pollo ($62.6 \text{ g} \cdot \text{d}^{-1}$) que los machos con puestas pequeñas, realizando, por tanto, el mismo esfuerzo que éstos (Masman et al., 1989; pero ver las diferencias intersexuales en el ajuste del esfuerzo parental, Wiehn y Korpimäki, 1997). Por otra parte, para las Strigiformes el número de horas de actividad se reduce al ascender en latitud y, sin embargo, el tamaño de puesta de diversas especies aumenta (Lack, 1947; Mikkola, 1983). Esto nos sugiere que el número de horas de luz diaria no es un factor que explique por sí solo el aumento del tamaño de la puesta en el Cernícalo a medida que asciende la latitud (Meijer et al., 1990).

Según la hipótesis de Ashmole (1961) las poblaciones de aves podrían estar reguladas por el alimento disponible fuera de la estación reproductiva. En ambientes estables, más meridionales, la mortalidad invernal sería exigua y las aves competirían por el alimento con muchos congéneres en la época reproductiva primaveral. Así pues, una mayor densidad poblacional en zonas meridionales provocaría que la competencia por los recursos disponibles fuera más fuerte que en zonas septentrionales, más inestables y con densidad poblacional más baja. Por ello, una reducción en la competencia por los recursos en zonas septentrionales favorecería puestas mayores. Si los individuos invernantes (poblaciones septentrionales, “emisoras”) pudieran reducir el número de individuos locales (poblaciones meridionales, “receptoras”) a través de la competencia por los recursos de invierno, entonces los individuos supervivientes de la población receptora tendrían acceso a una mayor proporción de recursos en la estación reproductiva siguiente, y por ello, podrían tener un tamaño de puesta mayor. Sin embargo, nuestros resultados indican que los cernícalos de la Península Ibérica, área de invernada de muchos cernícalos de latitudes más nórdicas (Díaz et al., 1996), tienen un tamaño de puesta inferior (de 0.32 huevos) al de los más septentrionales ($t = 4.85$, d. f. 13, $p < 0.001$). Bajo estas premisas se confirmaría un aspecto de la hipótesis de Ashmole (1961), el de la tendencia a incrementar el tamaño de puesta con la latitud. Sin embargo, otro aspecto la refutaría, pues si los “emisores” mermaran la

población receptora en invierno, el tamaño de puesta de los residentes (“receptores”) debería ser mayor, ya que los supervivientes dispondrían de más recursos en la estación reproductiva siguiente. Es probable que el mayor tamaño de puesta de las poblaciones ibéricas se deba a una gran disponibilidad de alimento y, por tanto, que la población invernante (individuos septentrionales) no merme la densidad poblacional local residente (individuos meridionales). O quizás, que la densidad de los individuos invernantes sea baja y no afecte la de la población residente.

Los cernícalos pueden invernar en su misma área reproductiva, efectuar movimientos dispersivos a distancias variables o hacer grandes migraciones, ajustando sus desplazamientos a la disponibilidad de alimento en invierno (Village, 1990). Aunque desconocemos la mortalidad de los cernícalos migradores frente a la de los no migradores en las poblaciones del norte y centro de Europa, en las que unos individuos migran y otros no, se sabe que el esfuerzo parental desarrollado por progenitores con muchos pollos en el nido (frente a otros que tienen menos), y que invernán en su territorio, provoca una alta mortalidad parental durante el invierno siguiente (Daan et al., 1996), quizás favorecida por las duras condiciones meteorológicas y la baja disponibilidad de alimento. Por ello, en latitudes nórdicas, probablemente, sería más ventajoso criar menos pollos porque los padres que así lo hicieran tendrían más probabilidades de sobrevivir a las adversas condiciones invernales en su área, o a superar con más éxito los

costes energéticos de la migración. Sin embargo, la falta de correlación entre el número de pollos que vuela y la latitud refutaría esta suposición.

Otra de las hipótesis emitidas para explicar las tendencias latitudinales en el tamaño de la puesta es la predación del nido (Moreau, 1944; Skutch, 1949; Cody, 1966; Slagsvold, 1982; Murphy y Haukioja, 1987; Lima, 1987), la cual predice que un descenso en la predación a medida que ascendemos en latitud favorecería puestas mayores. Los nidos de las aves rapaces también son predados, aunque en menor proporción que los de otras especies. En la región Paleártica los cernícalos pueden ser presas de diferentes aves rapaces (Newton, 1979; Ratcliffe, 1980; Mikkola, 1983; Real, 1987; Village, 1990), córvidos (Shrubb, 1993; Fargallo et al., 2001), mamíferos (Tolonen y Korpimäki, 1995; Fargallo et al., 2001) y el hombre (Carrillo y Aparicio, 2001). No podemos validar o desmentir esta hipótesis ya que no disponemos de índices de predación ni de densidad de predadores en las diferentes zonas consideradas. No obstante, se ha sugerido que la densidad de predadores no condiciona el tamaño de puesta ni el número de pollos que vuela en nidos naturales (Carrillo y Aparicio, 2001). Es probable, además, que los parámetros reproductivos no fueran comparables, pues muchas de las poblaciones nórdicas examinadas crían en cajas-nido y la frecuencia de predación en estos nidales suele ser inferior a la de los nidos naturales (Nilsson, 1984; Fargallo et al., 2001). Si los nidos naturales son

relativamente accesibles a los predadores estas diferencias podrían aumentar debido a la conducta defensiva parental (Carrillo y Aparicio, 2001). Probablemente tampoco podríamos comparar los cernícalos de Tenerife, donde esta especie apenas tiene predadores naturales y su principal enemigo es el hombre (Carrillo y Aparicio, 2001). Además, la hipótesis de la predación no se cumple en esta isla, donde la escasez de predadores naturales debería favorecer un mayor tamaño de puesta.

En la isla de Tenerife el tamaño de puesta del Cernícalo Vulgar es inferior al de otras poblaciones más nórdicas del Paleártico occidental, resultado que corrobora lo sugerido para aves Passeriformes en el archipiélago canario (Lack, 1943; Isenmann, 1987). No obstante, nuestro dato debe interpretarse con precaución porque la reducción del tamaño de puesta de las aves que habitan en islas es una adaptación aceptada generalmente (Lack, 1968; Cody, 1971; Isenmann 1982). Además, la insularidad afecta los parámetros reproductivos de las aves rapaces de forma diferente (Thibault et al., 1992). En nuestra latitud observamos una reducción significativa del tamaño de puesta en Tenerife comparada con la del noroeste de África, lo que parece corroborar la hipótesis de la reducción de este parámetro reproductivo en islas (Lack, 1947, 1968; Cody, 1966, 1971; Wiggins et al., 1998). Este dato, no obstante, también se debería confirmar con estudios posteriores dada la gran diferencia latitudinal de Marruecos (35° - 27° N). Además, los datos del tamaño de puesta de las

poblaciones de Cernícalo que habitan ambientes insulares no parecen concluyentes en otras latitudes (Brown, 1976; Kuusela, 1983; Thibault et al., 1992; Shrubbs, 1993; A. Mestre y S. Vidal *in litt*).

Nuestros resultados sobre el Cernícalo confirman la reducción del tamaño de puesta en diversas especies de aves en las Islas Canarias (Lack, 1947; Volsøe, 1955; Delgado et al., 1987; Nogales, 1995), y quizás, la hipótesis del descenso del tamaño de puesta en ambientes estables (Crowell & Rothstein, 1981) como los de este Archipiélago. No parece probable que la disminución del tamaño de puesta de los cernícalos de Tenerife sea explicable por la escasez de alimento (Lack, 1968), ya que los recursos tróficos utilizados por la especie en esta isla, principalmente insectos y lagartos (Carrillo, datos no publicados), son abundantes y tienen escaso aprovechamiento por pocos predadores (Martín y Lorenzo, 2001). Cody (1971) sugirió que el “efecto isla” sobre el tamaño de puesta de las aves se debería a una reducción en la explotación de amplios recursos realizado por pocas especies. Por lo tanto, nuestros resultados parecen adaptarse mejor a la hipótesis de Cody (1971).

La longitud ha sido un gradiente menos discutido en las variaciones geográficas de los parámetros reproductivos de las aves. Inicialmente, Lack (1947) sugirió un incremento del tamaño de puesta de muchas especies de aves europeas según el sentido oeste – este, lo que confirmaría, según él, la tendencia latitudinal. Entre los grupos afectados por este gradiente están las

Strigiformes (pero ver Donázar, 1990) y las Falconiformes (Lack, 1947; Newton, 1979). Nuestro estudio parece confirmar las observaciones de Lack (1947) en el Cernícalo en la región Paleártica, a pesar de que la latitud sea un factor mucho más influyente. Es probable que esta tendencia sea debida a un descenso en la estabilidad climática, lejos de la influencia del Océano Atlántico (Cody, 1971), inestabilidad que afectaría la disponibilidad de alimento.

Las variaciones altitudinales del tamaño de puesta en aves ofrecen resultados contradictorios (Cody, 1966; Ricklefs, 1973; Slagsvold, 1981; Sanz, 1997), aunque inicialmente se sugiriera un aumento de este parámetro reproductivo a medida que ascendíamos en altitud (Cody, 1966; Perrins y Birkhead, 1983). A pesar de que la altitud no se relaciona con el tamaño de puesta en el Cernícalo, no podemos considerarlo orientativo de tendencia alguna en esta especie porque las zonas de estudio de la región Paleártica consideradas muestran escasa variabilidad altitudinal. Además, aunque el Cernícalo es una de las rapaces diurnas mejor estudiadas ningún estudio establece comparaciones altitudinales en su tamaño de puesta en una misma región. En Tenerife las diferencias meteorológicas y fitosociológicas en el gradiente altitudinal 0 – 2400 m, donde cría el Cernícalo, no parece que alteren el tamaño de puesta de esta rapaz en la isla debido, probablemente, a la estabilidad interanual que caracteriza estos ambientes insulares.

BIBLIOGRAFÍA

- APARICIO, J. M. 1994. The seasonal decline in clutch size: an experiment with supplementary food in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *Oikos* 71: 451-458.
- 1998. Individual optimization may explain differences in breeding time in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Journal of Avian Biology* 29: 121-129.
- ASHMOLE, N. P. 1961. The biology of certain terns. Tesis doctoral. University of Oxford. Citado en Lack (1968).
- AVILÉS, J., SÁNCHEZ, J. M. y SÁNCHEZ, A. 2000. Breeding biology of the Eurasian Kestrel in the steppes of southwestern Spain. *Journal of Raptor Research* 34 (1): 45-48.
- , ----- y PAREJO, D. 2001. Breeding rates of Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*) in relation to surrounding habitat in southwest Spain. *Journal of Raptor Research* 35 (1): 31-34.
- BERGIER, P. 1987. *Les rapaces diurnes du Maroc. Statut, répartition et ecologie*: Annales du Centre d' Etudes sur les Ecosystèmes de Provence (ex – C. R. O. P.) nº 3. Aix-en-Provence. France.
- BIRD, D. M., WEIL, P. G. y LAGUE, P. C. 1980. Photoperiodic induction of multiple breeding seasons in captive American Kestrels. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1022-1026.

- BLONDEL, J., PERRET, P. y MAISTRE, M. 1990. On the genetical basis of the laying-date in an island population of blue tits. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 469-475.
- BONIN, B. y STRENNA, L. 1986. Sur la biologie du Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* en Auxois. *Alauda* 54 (4): 241-262.
- BROWN, L. 1976. *British Birds of Prey*. Collins Sons & Co Ltd. London.
- BROWN, L. H., URBAN, E. K. y NEWMAN, K. 1982. *The Birds of Africa*. Vol I. Academic Press. Londres.
- CARRILLO, J. y APARICIO, J. M. 2001. Nest defence behaviour of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) against human predators. *Ethology* 107: 865-875.
- CAVÉ, A. J. 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Netherlands Journal of Zoology* 18 (3): 313-407.
- CLAMENS, A. y MARTIN, J. L. 1991. Laying date in Mediterranean Blue Tits: effect of habitat type and geographic isolation. *Ornis Scandinavica* 22 (4): 401-403.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- 1971. Ecological aspects of avian reproduction. In: Farner, D. S. y King, J. R. (eds.). *Avian Biology*. Vol. I, pp: 461-512. Academic Press. Nueva York.

- CONCEPCIÓN, D. 1992. *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censo y Análisis*. Red de Parques Nacionales. ICONA. Madrid.
- CRAMP, S. y SIMMONS, K. E. L. (ed.)1980. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic*. Vol. II. Oxford University Press. Oxford.
- CROWELL, K. L. y ROTHSTEIN, S. I. 1981. Clutch sizes and breeding strategies among Bermudan and North American passerines. *Ibis* 123 (1): 42-50.
- CHAWORTH-MUSTERS, J. L. 1939. Some notes on the birds of the High Atlas of Morocco. *Ibis* 14 (3): 269-281.
- DAAN, S., DEERENBERG, C., y DIJKSTRA, C. 1996. Increased daily work precipitates natural death in the kestrel. *Journal of Animal Ecology* 65: 539-544.
- DELGADO, G., MARTÍN, A., EMMERSON, K. y QUILIS, V. 1987. Biologie de la reproduction de l'Épervier (*Accipiter nisus*) à Tenerife (Iles Canaries). *Alauda* 55 (2): 116-121.
- DÍAZ, M., ASENSIO, B. y TELLERÍA, J. L. 1996. *Aves ibéricas*. I. *No Paseriformes*. J. M. Reyero (ed.). Madrid.
- DONÁZAR, J. A. 1990. Geographic variation in clutch ad brood size of the Eagle Owl *Bubo bubo* in the western Palearctic. *Journal für Ornithologie* 131 (4): 439-443.
- DORST, J. 1976. *La vida de las aves*. Tomo II. Ed. Destino. Barcelona.

- ENNION, E. A. R. y ENNION, D. 1962. Early breeding in Tenerife. *Ibis* 104: 158- 168.
- FARGALLO, J. A, BLANCO, G., POTTI, J. y VIÑUELA, J. 2001. Nestbox provisioning in a rural population of Eurasian Kestrels: breeding performance, nest predation and parasitism. *Bird Study* 48: 236-244.
- FISHER, L. D. y van BELLE, G. 1993. *Biostatistics: A methodology for the health sciences*. Wiley & Sons, Inc. Nueva York.
- GEHLBACH, F. R. 1994a. A symposium on using nest boxes to study raptors: Do the boxes provide virtual reality? *Journal of Raptor Research* 28 (3):125-126.
- 1994b. Nest-box versus natural-cavity nests on the Eastern Screech-Owl: An exploration study. *Journal of Raptor Research* 28 (3): 154-157.
- GÉROUDET, P. 1978. *Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*. Delachaux et Niestlé (Ed.). Paris.
- GIL-DELGADO, J. A., VERDEJO, J. y BARBA, E. 1995. Nestling diet and fledgling production of Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*) Eastern Spain. *Journal of Raptor Research* 29 (4): 240-244.
- HAARTMAN, L. von. 1973. Discussion. In: Farner, D. S. (ed.). *Breeding biology of birds*, pp: 435-437. National Academy of Sciences. Washington, D. C.

- HAGEN, I. 1969. Norske undersøkelser over avkomproduksjonen hos rovfugler og ugler sett i relasjon til smånagerbestandens vekslinger. *Fauna* 22: 73-126.
- HEIM DE BALSAC, H. y MAYAUD, N. 1962. *Les oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique*. Ed. Paul Lechevalier. París.
- HESSE, R., ALLEE, W. C. y SCHMIDT, K. P. 1937. *Ecological animal geography*. Nueva York. Citado en Moreau (1944).
- HUTCHISON, G. E. 1981. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Ed. Blume. Barcelona.
- IMMELMANN, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. In: Farner, D. S. & King, J. R. (Eds.). *Avian Biology*. Vol. I. Pp. 341-389. Academic Press. Londres.
- ISENMANN, P. 1982. The influence of insularity on fecundity in tits (*Aves, Paridae*) in Corsica. *Acta Oecologica* 3 (2): 295-301.
- 1987. Geographical variation in clutch size: the example of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in the Mediterranean area. *Die Vogelwarte* 34 (2): 93-99.
- KOENIG, W. D. 1984. Geographic variation in clutch size in the northern flicker (*Colaptes auratus*): Support for Asmole's hypothesis. *The Auk* 101: 698-706.

- KORPIMÄKI, E. y NORRDAHL, K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-Eared Owls, and Long-Eared Owls to vole densities. *Ecology* 72 (3): 814-826.
- y WIEHN, J. 1998. Clutch size of kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 259-272.
- KOSTRZEWA, R. 1989. Achtjährige Untersuchungen zur Brutbiologie und Ökologie der Turmfalken *Falco tinnunculus* in der Niederrheinischen Bucht im Vergleich mit verschiedenen Gebieten in der Bundesrepublik Deutschland und Wets-Berlin. Tesis doctoral. Universität Köln, Alemania.
- KUUSELA, S. 1983. Breeding success of the Kestrel *Falco tinnunculus* in different habitats in Finland. *Proceedings of the third Nordic Congress of Ornithologie* 1981: 53-58.
- LACK, D. 1943. *The life of the Robin*. Witherby. Londres. Citado por Perrins y Birkhead (1983).
- 1947. The significance of clutch size. Part I - Intraspecific variation. *Ibis* 89: 302-352.
- 1948. The significance of clutch size. Part III.- Some interspecific comparisons. *Ibis* 90: 25-45.
- 1950. The breeding seasons in the European birds. *Ibis* 92: 288-316.

- 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen & Co. Ltd. Londres.
- LAMBRECHTS, M. M. y DIAS, P. C. 1993. Differences in the onset of laying between island and mainland Mediterranean Blue Tits *Parus caeruleus*: phenotypic plasticity or genetic differences? *Ibis* 135: 451-455.
- LECONTE, M. 1984. Insertion de *Chionomys (Microtus) nivalis* dans les ecosistemas supraforestiers des Pyrenees-occidentales. I.: Interactions prédateurs-proies. *Acta biologica montana* (IV): 75-91.
- LIMA, S. L. 1987. Clutch size in birds: A predation perspective. *Ecology* 68 (4): 1062-1070.
- MACARTHUR, R. H. y WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- MARTIN, T. E. 1993. Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: Nest predation or limited breeding opportunities?. *The American Naturalist* 142 (6): 937-946.
- 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27 (4): 263-272.
- MARTÍN, A. y LORENZO, J. A. 2001. *Aves del Archipiélago Canario*. Francisco Lemus (Ed.). La Laguna, Santa Cruz de Tenerife.

- MASMAN, D., DAAN, S. y DIJKSTRA, C. 1988. Time allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the principle of energy minimization. *Journal of Animal Ecology* 57 (2): 411-432.
- , DIJKSTRA, C., DAAN, S. y BULT, A. 1989. Energetic limitation of avian parental effort: Field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *Journal of Evolutionary Biology* 2: 435-455.
- MEIJER, T. 1989. Photoperiodic control of reproductive decisions and moult in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *Journal of Biological Rhythms* 4: 351-364.
- , DAAN, S. y DIJKSTRA, C. 1988. Female condition and reproduction: Effects of food manipulation in free-living and captive kestrels. *Ardea* 76: 141-154.
- , MASMAN, D. y DAAN, S. 1989. Energetics of reproduction in female kestrels. *The Auk* 106: 549-559.
- , DAAN, S. y HALL, M. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114 (1-4): 117-136.
- , DEERENBERG, C., DAAN, S. y DIJKSTRA, C. 1992. Egg-laying and photorefractoriness in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Ornis Scandinavica* 23 (3): 405-410.

- MIKKOLA, H. 1983. Owls of Europe. T & A D Poyser. Calton.
- MØLLER, A. P. 1984. Geographical trends in breeding parameters of Swallows *Hirundo rustica* and House Martins *Delichon urbica*. *Ornis Scandinavica* 15: 43-54.
- MOREAU, R. D. 1944. Clutch size: A comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* 86: 286-347.
- MUNTANER, J. y CONGOST, J. 1979. Avifauna de Menorca. *Treballs del Museu de Zoologia Barcelona* 1. Museu de Zoologia, Ajuntament de Barcelona.
- MURPHY, E. C. y HAUKIOJA, E. 1987. Clutch size in nidicolous birds. *Current Ornithology* 4: 141-180.
- NAUROIS, R. de. 1987. Contribution à la connaissance de l'écologie de la Crécerelle (*Falco tinnunculus* Linné) dans l'Archipel du Cap Vert. *Bollettino di Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 5 (1): 195-210.
- NEWTON, I. 1977. Breeding strategies in birds of prey. *The Living Bird* 16: 51-82.
- 1979. *Population ecology of raptors*. T & A D Poyser. Berkhamsted.
- NILSSON, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.

- NOGALES, M. 1995. Breeding strategies of Ravens *Corvus corax* in an oceanic island ecosystem (El Hierro, Canary Islands). *Journal für Ornithologie* 136: 65-71.
- NORE, T. 1979. Rapaces diurnes communs en Limousin pendant la période de nidification (II: Autour, Epervier et Faucon crécerelle). *Alauda* 47 (4): 259-269.
- OWEN, D. F. 1979. Latitudinal gradients in clutch size: an extension of David Lack's theory. En: Stonehouse, B. y Perrins, C. M. (eds.). *Evolutionary Ecology*, pp: 171-179. MacMillan. Londres.
- PALMER, R. S. (ed.). 1988. *Handbook of North American Birds*. Vol. 5. Yale University Press. Londres.
- PEDROCCHI-RENAULT, C. 1987. Fauna ornítica del Alto Aragón occidental. *Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología*. Nº 1. Jaca, Huesca.
- PERRINS, C. M. y BIRKHEAD, T. R. 1983. *Avian ecology*. Blackie. Glasgow.
- PHILLIPS, J. G., BUTLER, P. J. y SHARP, P. J. 1985. *Physiological strategies in avian biology*. Blackie. Glasgow.
- PIANKA, E. R. 1974. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row. Nueva York.
- PLESNÍK, J. y DUSÍK, M. 1994. Reproductive output of the Kestrel *Falco tinnunculus* in relation to small mammal dynamics in intensively cultivated farmland. En: Meyburg, B.-U. y Chancellor, R. D. (eds.).

Raptor conservation today. Proceedings of the IV World Conference on Birds of Prey and Owls. Berlin 1992, pp: 61-65. WWGBP y Pica Press.

RATCLIFE, D. 1980. *The Peregrine Falcon*. T & A D Poyser. Calton.

REAL, J. 1987. Evolución cronológica del régimen alimenticio de una población de *Hieraaëtus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. En: Baccetti, N. y Spagnesi, M. (eds.), pp: 185-205. *Rapaci Mediterranei III. Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina*. Vol. XII.

RICKLEFS, R. E. 1973. Fecundity, mortality, and avian demography. En: Farner, D. S. (ed.). *Breeding biology of birds*, pp: 366-435. National Academy of Sciences. Washington, D. C.

----- 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: Reproductive effort. *The American Naturalist* 111 (979): 453-478.

----- 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* 97: 38-49.

ROCKENBAUCH, D. 1968. Zur Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus* L.). *Anzeiger der ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 8 (3): 267-276.

ROYAMA, T. 1969. A model for the global variation of clutch size in birds. *Oikos* 20: 562-567.

- SALVATI, L. 2002. Spring weather and breeding success of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) in urban Rome, Italy. *Journal of Raptor Research* 36 (1): 81-84.
- SANZ, J. J. 1997. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 139: 107-114.
- SHRUBB, M. 1993. *The Kestrel*. Hamlyn Publishing. Londres.
- SIRACUSA, M. 1985. Gheppio *Falco tinnunculus*. En: Massa, B. Atlante degli uccelli nidificanti in Sicilia (1979-1983), pp. 54-55. *Il Naturalista Siciliano* vol. 9, serie quarta, numero speciale.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- SLAGSVOLD, T. 1981. Clutch size and population stability in birds: A test of hypotheses. *Oecologia (Berl)* 49: 213-217.
- 1982. Clutch size variation in Passerine birds: The nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169.
- SOLER, M. y SOLER, J. J. 1987. Fenología de puesta en *Corvus monedula*. Análisis de los factores que pueden afectarla. *Ardeola* 34 (1): 3-14.
- SPSS 2001: SPSS for Windows: Standard Version 11.0. SPSS, Inc. Chicago.
- STATISTICA 1984-1995: STATISTICA for Windows. Volume IV. Industrial Statistics. Statsoft, Inc. Tulsa, Oklahoma.

- STUTCHBURY, B. J. M. y MORTON, E. S. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press. Londres.
- THÉVENOT, M., VERNON, R., y BERGIER, P. 2003. *The Birds of Morocco. An annotated checklist*. British Ornithologists' Union and British Ornithologists' Club. BOU checklist n° 20. Herts. UK.
- THIBAUT, J. C., PATRIMONIO, O. y TORRE, J. 1992. Does the diurnal raptor community of Corsica (Western Mediterranean) show insular characteristics? *Journal of Biogeography* 19: 363-373.
- TOLONEN, P. y KORPIMÄKI, E. 1995. Parental effort of kestrels (*Falco tinnunculus*) in nest defense: effects of laying time, brood size, and varying survival prospects of offspring. *Behavioural Ecology* 6 (4): 435-441.
- TREVELYAN, R. y READ, A. F. 1989. Nest predators and the evolution of avian reproductive strategies: a comparison of Australian and New Zealand birds. *Oecologia* 81: 274-278.
- VALKAMA, J. y KORPIMÄKI, E. 1999. Nestbox characteristics, habitat quality and reproductive success of Eurasian Kestrels. *Bird Study* 46 (1): 81-88.
- VARIOS 1994. Proyectos de campo de la asignatura de Zoología de Vertebrados. Departamento de Biología Animal (Zoología). Universidad de La Laguna. Curso 1993-1994.

- 1995. Proyectos de campo de la asignatura de Zoología de Vertebrados. Departamento de Biología Animal (Zoología). Universidad de La Laguna. Curso 1994-1995.
- 1997. Proyectos de campo de la asignatura de Zoología de Vertebrados. Departamento de Biología Animal (Zoología). Universidad de La Laguna. Curso 1996-1997.
- VILLAGE, A. 1983. Seasonal changes in the hunting behaviour of Kestrels. *Ardea* 71: 117-124.
- 1986. Breeding performance of kestrels at Eskdalemuir, south Scotland. *Journal of Zoology, London (A)* 208: 367-378.
- 1990. *The Kestrel*. T & A D Poyser. Londres.
- VOLSØE, H. 1955. The breeding birds of the Canary Islands. II. Origin and History of the Canarian Avifauna. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 117: 117-178.
- WIEHN, J. y KORPIMÄKI, E. 1997. Food limitation on brood size: Experimental evidence in the Eurasian Kestrel. *Ecology* 78 (7): 2043-2050.
- WIGGINS, D. A., MØLLER, A. P., SØRENSEN, M. F. L. y BRAND, L. A. 1998. Island biogeography and the reproductive ecology of great tits *Parus major*. *Oecologia* 115: 478-482.

Re.	Lat.	Long.	Alt.	T P	N	F P	N	P V	N (nº nidós)	AUTORES
Noruega	65°	18°	-	4.9	31	-	-	3.06	31	Hagen 1969
Finlandia	65°	28°	-	5.1	233	-	-	3.94	139	Kuusela 1983
Finlandia	63°	23°	300	5.5	287	127	287	-	-	Korpimäki y Wiehn 1998
Finlandia	63°	22	< 200	*	*	*	*	2.61	176	Korpimäki y Norrdahl 1991
Finlandia	61°	24°	-	4.8	43	-	-	-	-	Kuusela 1983
Escocia	56°	-3°	200-540	5.0	120	122	129	2.3	144	Village 1986
Escocia	55°	-3°	200-540	5.0	139	123	127	4.00	81	Village 1990
Holanda	53°	6°	0	5.1	213	122	213	-	-	Meijer et al. 1988
Inglaterra	53°	-1°	50	4.5	247	132	263	3.45	165	Village 1990
Holanda	52°	5°	0	5.3	492	119	492	-	-	Cavé 1968
Alemania	51°	9°	< 200	5.4	40	119	-	4.00	-	Kostrzewa 1989
República Checa	50°	16°	200	4.7	268	121	268	-	-	Village 1990; Plesník y Dusík 1994
Alemania	48°	9°	820	4.9	46	-	-	4.30	76	Rockenbauch 1968
Francia	47°	4°	400	4.7	82	122	82	3.90	82	Bonnin y Strenna 1986
Suiza	46°	8°	-	5.0	100	-	-	-	-	Géroudet 1978
Francia	44°	2°	400	4.8	40	-	-	2.99	59	Nore 1979
Italia	41°	12°	43-139	*	*	112	13	*	*	Salvati 2002
P. Ibérica	40°	-2°	700-800	4.6	37	134	37	-	-	Aparicio 1998
P. Ibérica	39°	-5°	300-400	*	*	123	75	*	*	Avilés et al. 2000
P. Ibérica	39°	-5°	300-400	*	*	146	88	*	*	Avilés et al. 2001
P. Ibérica	39°	0°	300-1400	*	*	*	*	4.73	47	Gil –Delgado et al. 1995
Túnez	32°	6°	-	4.6	32	-	-	-	-	Heim de Balsac y Mayaud 1962
Marruecos	31°	-4°	-	4.8	40	104	40	2.40	27	Bergier 1987
Tenerife ¹	28°	-16°	0-2400	4.4	138	80	127	3.00	130	Estudio presente
Tabaibal-cardonal sur ²	28°	-16°	75-500	4.4	84	74	72	3.00	81	Estudio presente
Tabaibal-cardonal norte ²	28°	-16°	100-300	4.7	28	80	28	2.8	26	Estudio presente
Pinar norte ²	28°	-16°	1200-2000	4.0	3	98	5	3.5	2	Estudio presente
Retamar cumbre ²	28°	-16°	2000-2400	4.1	15	111	12	3.4	13	Estudio presente

Apéndice. Región (Re.), latitud (lat.), longitud (long.), altitud (alt.), tamaño de puesta (TP), fecha de puesta (FP) y número de pollos que vuela (PV) del Cernícalo Vulgar en la región del Paleártico occidental. – datos desconocidos; * datos conocidos pero no utilizados (ver Material y métodos); ¹ datos promedio para la isla de Tenerife; ² datos de cuatro hábitats de Tenerife.

Capítulo VII

Influencia del clima en la reproducción del Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* en un ambiente semidesértico insular

RESUMEN

Estudiamos los efectos de la lluvia sobre el éxito reproductivo del Cernícalo Vulgar en un ambiente semidesértico en la isla de Tenerife, Islas Canarias, en un período muy lluvioso y otro muy seco. Encontramos diferencias interanuales en la fecha media de puesta y una relación negativa entre ésta y la lluvia del otoño anterior. En el período lluvioso la mayoría de las parejas (67%) realizaron la puesta entre la primera y segunda semana de marzo, mientras que en el seco lo hicieron entre la segunda y tercera semana de marzo (63% de parejas). Fueron significativas las diferencias interanuales en el tamaño medio de puesta (superior en el año lluvioso que en el seco), observando que la lluvia de febrero muestra una relación positiva con dicho parámetro. Sugerimos que la lluvia podría ser el desencadenante del comienzo de los procesos fisiológicos de la actividad reproductiva a través de cambios en la conducta, pero dentro de unos límites anuales fijados por el fotoperíodo. La similitud en la disponibilidad de presas en las estaciones reproductivas de ambos períodos y la relación entre la lluvia de febrero con el tamaño medio de puesta nos sugiere que quizás el agua caída facilite el proceso de ovogénesis. No encontramos diferencias interanuales en el número de pollos eclosionados ni en el número de pollos que vuelan. El ciclo reproductivo del Cernícalo en el área

de estudio parece sincronizar el desarrollo de los pollos en el nido con el período de máxima disponibilidad de presas en el medio. Sugerimos que la captura de lagartos como base dietética de los pollos pueda estar relacionada con una mayor estabilidad interanual en la producción de pollos volanderos.

INTRODUCCIÓN

El alimento es uno de los condicionantes principales en la reproducción de las aves (Lack, 1950, 1968; Drent y Daan, 1980; Martin, 1987; pero ver Murphy, 2000) y actúa como regulador del inicio de la puesta (Perrins, 1970; Daan et al., 1988; Aparicio, 1998), del tamaño de la misma (Högstedt, 1981; Aparicio, 1994a) y del número de pollos criados (factores últimos; Phillips et al., 1985). El período reproductivo en las aves parece estar ajustado por selección natural a la estación del año en la que el alimento es lo suficientemente abundante para criar a los pollos, y está controlado por diversos factores próximos y últimos diferentes según las especies (Lack, 1950; Perrins y Birkhead, 1983). A través de los cambios en la vegetación y la disponibilidad trófica, diversos factores climáticos como la temperatura y la lluvia (factores próximos y últimos, Lack, 1950;

Immelmann, 1971; Elkins, 1983) pueden influir en el comienzo y desarrollo de la reproducción de las aves (Phillips et al., 1985).

Los ciclos vitales de los organismos que viven en ecosistemas áridos o semiáridos están limitados por la escasez e irregularidad de las lluvias en estos ambientes (Maclean, 1970; Noy-Meir, 1973). En algunas regiones áridas la precipitación se concentra en una parte del año, período que alterna con otro seco o de escasa pluviosidad. El inicio, la duración y la cantidad de lluvia en la estación húmeda pueden ser muy variables entre años (Rotenberry y Wiens, 1991). Por ello, los organismos que viven en zonas desérticas tienen que ajustar su reproducción y supervivencia a diversas señales del medio, como la lluvia (Noy-Meir, 1973). Así pues, las precipitaciones son consideradas como el factor limitante final en los ambientes desérticos (Ernest et al., 2000). Diferentes parámetros de la biología reproductiva de las aves desertícolas se han relacionado con la distribución y la cantidad de lluvia, pues generalmente la disponibilidad de alimento se relaciona con la pluviosidad en los ecosistemas áridos (Immelmann, 1970, 1971; Rotenberry y Wiens, 1991). Las aves que viven en desiertos muy áridos adaptan sus parámetros reproductivos al ritmo de las lluvias, llegando incluso a la ausencia de periodicidad anual en la reproducción (Dorst, 1976; Newton, 1979, 1998). En cambio, en zonas desérticas o semidesérticas menos áridas los ciclos reproductivos de las aves pueden ser más regulares, adaptación que indicaría un control de la

reproducción realizado por factores endógenos menos dependientes de estímulos externos como la lluvia (Serventy, 1971). La lluvia también se ha relacionado con la productividad de las aves residentes en medios desérticos o semidesérticos (Rotenberry y Wiens, 1991; Lloyd, 1999; Grant et al., 2000; Illera, 2004). Se ha considerado tradicionalmente que el tamaño de puesta guarda una correlación estadística positiva con la precipitación de la estación lluviosa (Newton, 1998). Pero también se ha sugerido, como hipótesis alternativa, que el tamaño de puesta estaría influido por la lluvia caída durante el período en el que se produce la oogénesis (Patten y Rotenberry, 1999), pues el agua facilitaría la formación de los huevos (Reynolds y Waldron, 1999).

Las variaciones climáticas influyen en la reproducción de las Falconiformes actuando a través de la eficiencia en la caza, la disponibilidad de alimento, la infestación por ectoparásitos o las necesidades tróficas de estas aves, aunque también provocando muertes directas (Newton, 1979, 1998; Steenhof et al., 1999; M^cDonald et al., 2004). En latitudes septentrionales europeas los factores climáticos de los meses previos a la puesta influyen en la reproducción del Cernícalo *Falco tinnunculus* (Cavé, 1968; Kostrzewa y Kostrzewa, 1990, 1991). Así, se considera que la temperatura y la lluvia del otoño e invierno previos a la puesta pueden afectar los parámetros reproductivos a través de la disponibilidad de alimento (Cavé, 1968; Meijer et al., 1988). Las hembras

de Cernícalo pueden incrementar el número de huevos puestos y adelantar la fecha media de puesta, aunque no el comienzo de la reproducción, si los recursos tróficos son abundantes durante el período de formación de los huevos y de la puesta (Aparicio, 1994a; Korpimäki y Wiehn, 1998). Así mismo, el número de pollos que vuelan puede estar condicionado por el alimento aportado por los padres en poblaciones de cernícalos que dependen de niveles fluctuantes de presas, tanto en años con recursos abundantes como en otros con escasez (Wiehn y Korpimäki, 1997). Por tanto, la disponibilidad de alimento parece ser un factor esencial en el éxito reproductivo del Cernícalo.

La plasticidad trófica del Cernícalo le permite la colonización de gran variedad de hábitats (Village, 1990), entre ellos los semidesérticos (Brown et al., 1982). En el Archipiélago Canario cría en zonas áridas y semiáridas aunque rechaza aquellas de aridez extrema, como grandes superficies arenosas o algunas coladas volcánicas (Concepción, 1992; Carrillo y Delgado, 1996). Los cernícalos que viven en la isla de Tenerife nidifican en los tabaibales y cardonales (ver capítulo III), vegetación propia del piso termocanario árido y semiárido caracterizado por un clima semidesértico en el que las lluvias pueden no producirse durante algunos años (Santos, 1984). Aunque son numerosos los estudios sobre la biología reproductiva del Cernícalo (e. g. Cavé, 1968; Village, 1986; Kostrzewa, 1989; Valkama et al., 1995; capítulo III) ninguno examina la influencia del

clima sobre los recursos tróficos y la repercusión de éstos sobre los parámetros reproductivos en ambientes desérticos, semidesérticos o insulares.

En este estudio revisamos la influencia de los factores climáticos sobre la disponibilidad de presas y su efecto en los parámetros reproductivos del Cernícalo en dos años sucesivos, uno lluvioso y otro muy seco, en un ambiente semidesértico insular.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y especie

El área de estudio tiene unos 100 km² y está situada en la vertiente sudeste (0-400 m s. n. m.) de la isla de Tenerife (27° 55' -28° 40' N, 16°-17° W), archipiélago Canario (28° N, 17° W). La vegetación es arbustiva con plantas xerofíticas del género *Euphorbia* constituyendo la comunidad denominada tabaibal-cardonal (Santos, 1984). El ecosistema estudiado adquiere las características de árido o semiárido según la cantidad de lluvia caída en diferentes años (en el período 1990-1994 la precipitación media fue de 99 mm). El clima se caracteriza por la escasez de lluvia (no suele

exceder los 100 mm al año; Marzol, 1988) caída sobre todo entre los meses de noviembre a marzo, fuerte insolación y temperatura media anual de 16 a 21° C con subidas térmicas esporádicas ocasionadas por vientos cálidos saharianos (González Henríquez et al., 1986; ver material y métodos en capítulo V).

En el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife el Cernícalo cría en cavidades rocosas naturales (98%) y en nidos viejos construidos por cuervos *Corvus corax* (2%) (Carrillo y Aparicio, 2001). Las fechas de puesta del Cernícalo en Tenerife no parecen variar entre años en el tabaibal-cardonal, del norte y del sur, ni en el retamar de cumbre. El tamaño de puesta varía entre años en el tabaibal-cardonal, tanto en el norte como en el sur de la isla. No se han demostrado diferencias entre años en el número de pollos que eclosiona ni en el número de pollos que abandona el nido (ver capítulo III).

La dieta de la población local de cernícalos en la época reproductiva está basada en insectos (Coleoptera [Tenebrionidae, Scarabaeidae] 40.1%, Hymenoptera [Formicidae] 18.1%, Orthoptera [Gryllidae, Acrididae] 12.8%) y lagartos *Gallotia galloti* (14.2%) (n = 1119 presas; análisis de egagrópilas, Carrillo datos no publicados). Los pollos son alimentados básicamente con lagartos, cuyos restos aparecen con más frecuencia en los nidos (91,1 %, n = 550; Carrillo y Aparicio, 2001).

Métodos generales

El hallazgo de los nidos se realizó observando la conducta de los cernícalos, especialmente paradas nupciales y cópulas (Village, 1990). El conocimiento previo de la fecha media de puesta en este hábitat (15 de marzo \pm 12.4 días, ver capítulo III) nos permitió controlar el desarrollo del ciclo reproductivo en el período adecuado. Estudiamos 18 nidos en 1993 y 11 en 1994. Aunque examinamos los mismos nidos en ambos años, sólo encontramos once de ellos en el área de estudio en 1994, sin que pudiéramos precisar si las siete parejas restantes, cuyas puestas no encontramos ese año, no criaron o cambiaron la ubicación de los nidos. Los parámetros reproductivos (fecha y tamaño de puesta, número de huevos que eclosiona, número de pollos de quince días y número de pollos que vuela) fueron determinados por observación directa, accediendo a los nidos con la ayuda de una escalera. Codificamos la variable “fecha de puesta” considerando como fecha 1 el día 1 de enero y contando consecutivamente a partir de esta fecha. Cuando no se sabía la fecha de la puesta se determinaba restando 30 días de la fecha de eclosión del primer huevo, asumiendo 2 días como intervalo de puesta entre 2 huevos (Village, 1986; Hasenclever et al., 1989). Fueron considerados todos aquellos nidos en que por lo menos había 1 huevo puesto

recientemente. Un nido con cuatro huevos, abandonado tras intensas lluvias en marzo de 1993, no fue tenido en cuenta en los análisis.

Los pollos eran pesados, medidos (ala plegada, tarso, cola) y anillados a los 15-20 días de edad (Carrillo y Aparicio, 2001).

Las variables meteorológicas se obtuvieron en el Centro Meteorológico Territorial en Canarias Occidental (Santa Cruz de Tenerife), y se consideraron mensualmente desde 1990 a 1994 las siguientes: precipitación en forma de lluvia, temperatura media, mínima y máxima. Se relacionó las variaciones climáticas con los parámetros reproductivos del período citado para averiguar posibles tendencias en una serie de años más larga y poder contrastar esos resultados con los del bienio 1993-94 en el que, además, se averiguó la disponibilidad de presas. Se consideró como período otoñal los meses de octubre, noviembre y diciembre.

Disponibilidad de presas

Los muestreos para determinar la disponibilidad de presas (artrópodos, lagartos, ratones y aves) en el medio se realizaron cada quince días durante 24 meses en siete parcelas de 12.5 ha aproximadamente cada

una. Se censaban cuatro parcelas un día y tres al día siguiente, siempre en días soleados para captar la máxima actividad de los animales (Carrillo y Aparicio, 2001). Las condiciones climáticas adversas impidieron realizar los censos de artrópodos y aves en la segunda quincena de enero y en la segunda de febrero de 1993. La disponibilidad de presas en un período determinado se estimó como la media de los muestreos efectuados en las siete parcelas y la variabilidad estacional de las mismas se representó como el porcentaje mensual de cada grupo respecto al total del año.

Análisis

Se consideraron cuatro índices para medir el éxito reproductivo: de eclosión, de abandono o predación de nidos, de supervivencia de pollos pequeños y de supervivencia de pollos grandes. El cálculo de estos dos últimos índices se hizo teniendo en cuenta aquellos nidos en los que se sabía con precisión el número de pollos nacidos, el número de pollos que llegaba a la edad de 15 días y el número de pollos que volaba (ver Métodos en Capítulo III). La comparación de estos índices entre años se calculó mediante la *t* de Student.

La relación entre las medias mensuales de precipitaciones y temperaturas frente a los parámetros reproductivos se calculó mediante correlaciones de Spearman y la posible diferencia entre las fechas de puesta por año se contrastó aplicando el test de Mann-Whitney. La relación entre fecha y tamaño de puesta se obtuvo mediante regresión de Pearson. Considerando como período de cortejo para la población estudiada enero - primera quincena de febrero y como período de oogénesis segunda quincena de febrero - primera de marzo, comprobamos la posible diferencia interanual en la disponibilidad de los distintos grupos de presas en esos períodos aplicando un ANOVA a dicha variable después de realizar una transformación logarítmica para normalizar los datos. Los resultados se presentan como la media \pm SD y los contrastes se consideran significativos cuando $P < 0.05$. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 5.0 (STATISTICA 1984-1995) y SPSS 11.0 (SPSS Inc., 2001).

RESULTADOS

Precipitación y temperatura

El año 1993 fue uno de los más lluviosos (145.5 mm) en el período de 1981 a 2000, recogándose sólo durante el invierno de ese año 115 mm, de los cuales 101.2 mm cayeron en el mes de marzo, máximo valor alcanzado en ese mes durante esos veinte años. El año 1994, con 29 mm, fue el más seco del período citado, registrándose 0.7 mm de agua de lluvia en el invierno y 0 mm en marzo (Fig. 1, Fig. 2). Entre 1993 y 1994 no encontramos diferencias en la temperatura media mensual, ni entre la media de las máximas ni entre la media de las mínimas (Fig. 3).

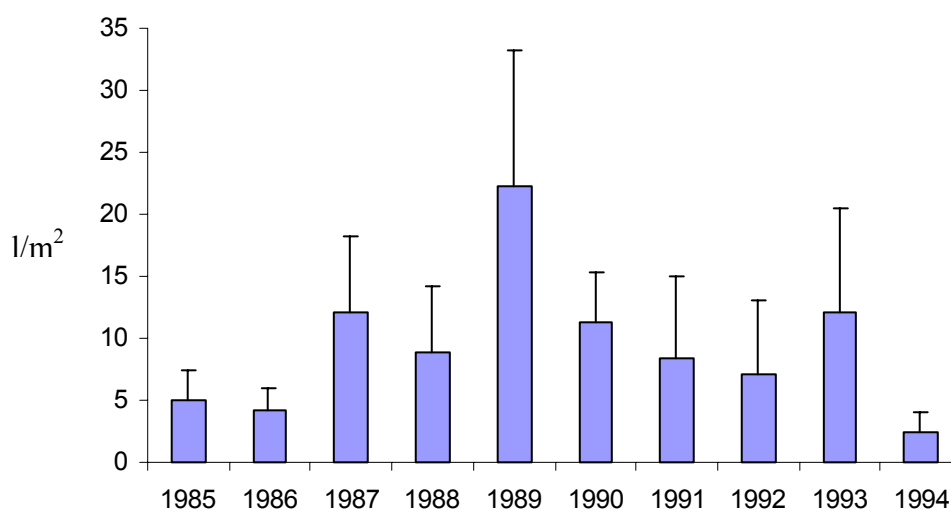


Figura 1. Evolución anual de la lluvia (media mensual) en el tabaibal-cardonal en el sur de la isla de Tenerife desde 1985 a 1994 (T error típico).

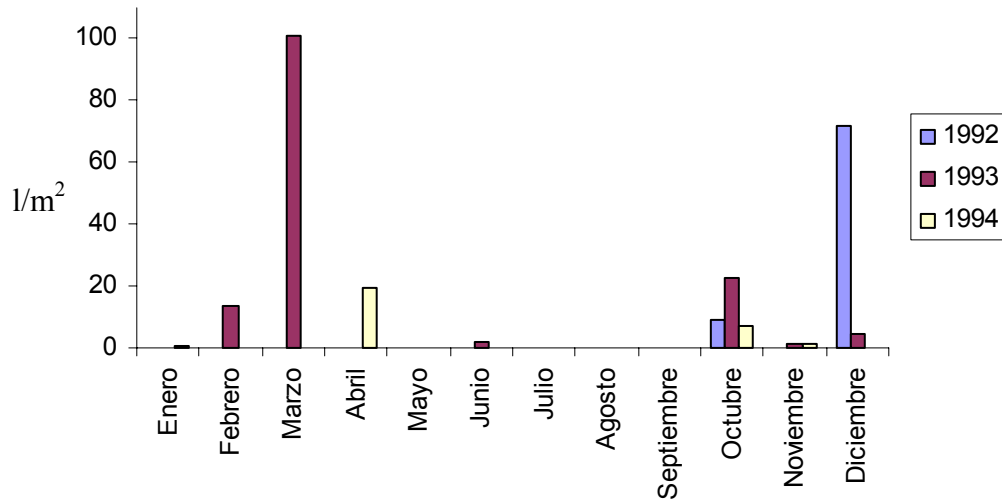


Figura 2. Evolución mensual de la lluvia (media mensual) en el tabaijal-cardonal en el sur de la isla de Tenerife desde octubre de 1992 a diciembre de 1994.

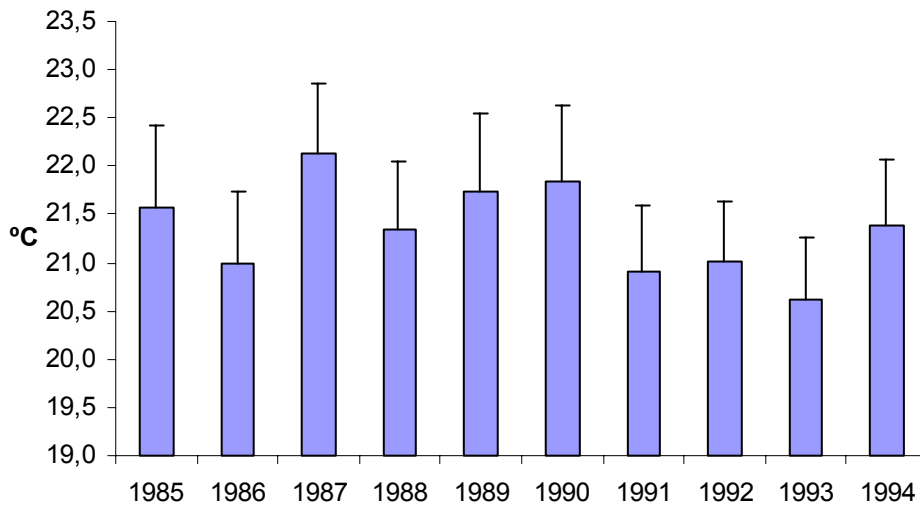


Figura 3. Evolución anual de la temperatura media (°C) en el tabaijal-cardonal en el sur de la isla de Tenerife desde 1985 a 1994 (T error típico).

Disponibilidad de presas

La abundancia de presas (artrópodos, lagartos, ratones y aves) cambió intra e interanualmente (Fig. 4), pero no encontramos diferencias significativas (media \pm SD) en la disponibilidad de las mismas entre los periodos reproductivos (enero-mayo) de 1993 y 1994 (Tabla 1). Encontramos diferencias interanuales en los artrópodos durante el período de cortejo ($F_{3,136} = 5.795$, $P = 0.001$), siendo inferior su disponibilidad en 1993. No encontramos diferencias interanuales en la disponibilidad de presas en el periodo de oogénesis ($F_{1,81} = 1.423$, $P = 0.236$). Observamos un gran aumento de las poblaciones de artrópodos a los tres meses de las lluvias, mostrando este grupo de presas una relación positiva con la lluvia mensual con dicho retraso ($r_s = 0.547$, $P = 0.01$, $N = 21$). Los ortópteros es el grupo más influido por los factores climáticos (temperatura media mensual: $r_s = 0.455$, $P = 0.029$, $N = 23$; temperatura máxima: $r_s = 0.502$, $P = 0.015$, $N = 23$; lluvia con retraso de tres meses: $r_s = 0.541$, $P = 0.01$, $N = 21$; insolación: $r_s = 0.774$, $P < 0.001$, $N = 23$).

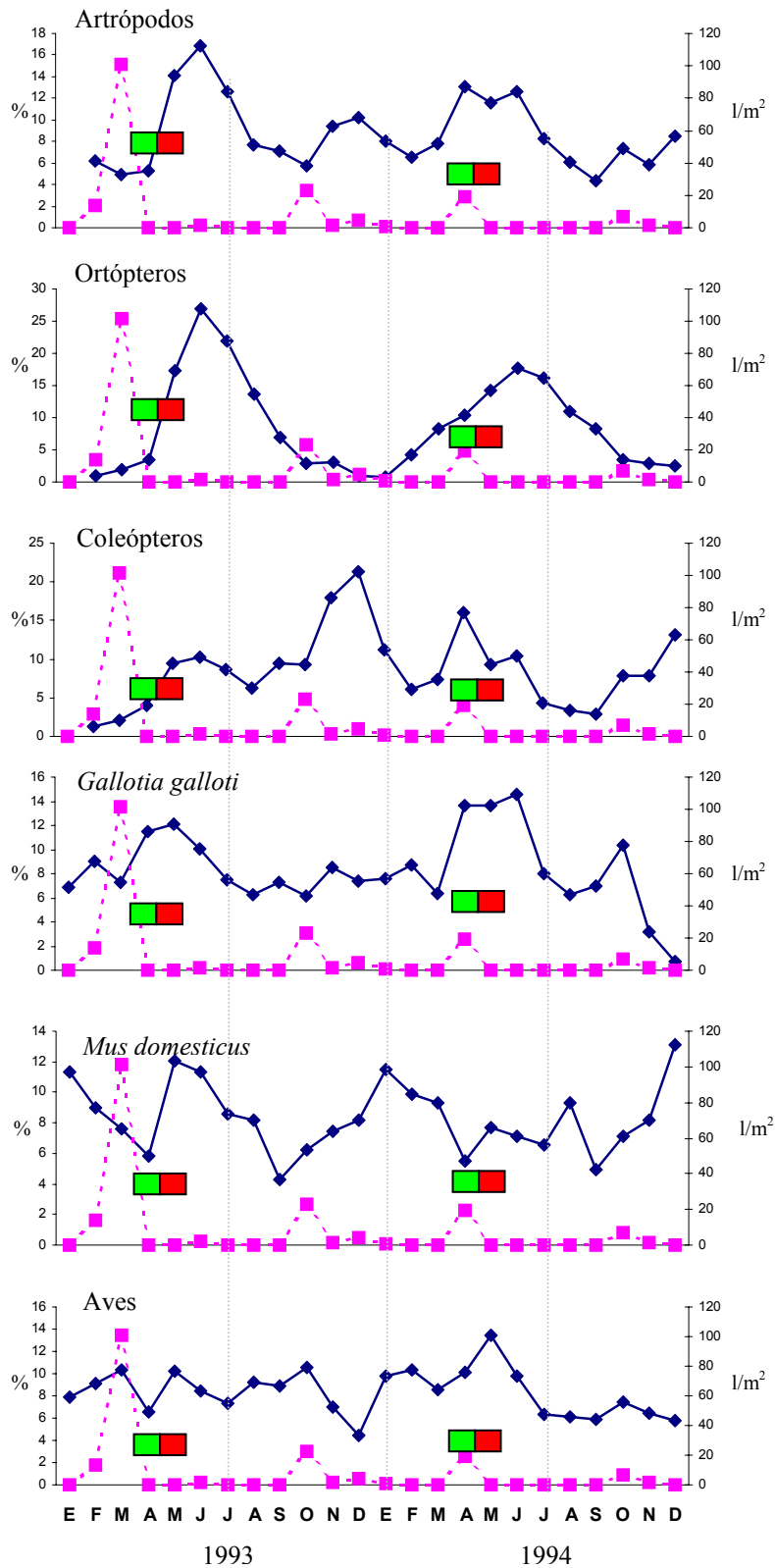


Figura 4. Variabilidad estacional (porcentaje mensual referido al total de cada año) de las presas de Cernícalo Vulgar censadas en 1993 y 1994 en el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife (línea continua) y lluvia caída en ese bienio (línea discontinua). Cuadrado verde: período de incubación. Cuadrado rojo: período de permanencia de los pollos en el nido.

	1993	1994	<i>P</i>
	(<i>N</i>)	(<i>N</i>)	
artrópodos (total)	30.30 ± 18.26 (48)	28.24 ± 8.34 (56)	0.84
coleópteros	6.10 ± 5.60 (48)	14.90 ± 5.82 (56)	0.056
ortópteros	8.55 ± 10.88 (48)	7.59 ± 5.26 (56)	0.88
lagartos	53.51 ± 18.75 (60)	44.06 ± 15.25 (60)	0.41
ratones	1.70 ± 0.46 (70)	1.14 ± 0.30 (70)	0.06
aves	17.67 ± 5.63 (49)	13.11 ± 2.27 (51)	0.15

Tabla 1. Número medio de presas (\pm SD) por parcela muestreada en el período reproductivo (enero-mayo) en el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife en 1993 y 1994.

Fecha de puesta

El 67% de las parejas de cernícalos estudiadas en 1993 inició la puesta entre la primera y segunda semana de marzo, siendo la puesta más temprana el 26 de febrero y la última el 6 de abril. En 1994 el 63% de las parejas inició la puesta entre la segunda y tercera semana de marzo, siendo la primera el 7 de marzo y la última el 2 de abril (Fig. 5). Hemos encontrado diferencias significativas en la fecha media de puesta entre los dos años estudiados (U-test = 51.5, $Z = -2.136$, $P = 0.031$; 1993, media = 71.17, SD = 9.33, $N = 18$; 1994, media = 78.82, SD = 9.05, $N = 11$).

En el período 1990-1994 la lluvia del otoño previo a la estación reproductiva está relacionada negativamente con la fecha media de puesta ($r = -0.96$, $P < 0.05$, $N = 5$, Fig. 6).

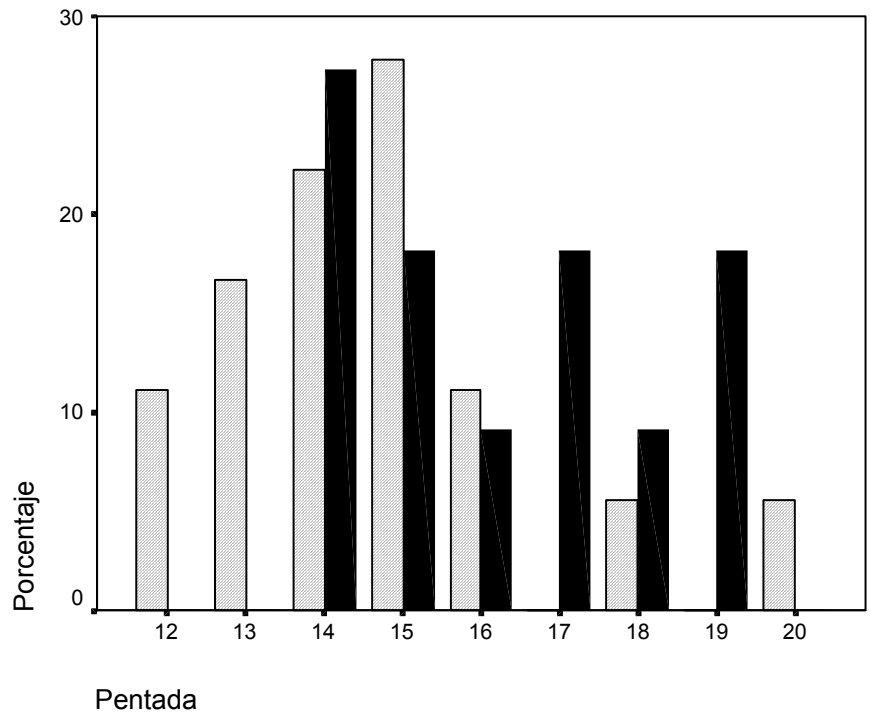


Figura 5. Fechas de puesta de Cernícalo Vulgar distribuidas en períodos de cinco días (“pentadas”) en el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife en 1993 (barras con franjas) y 1994 (barras oscuras). La “pentada” 12 corresponde a los primeros cinco días de marzo.

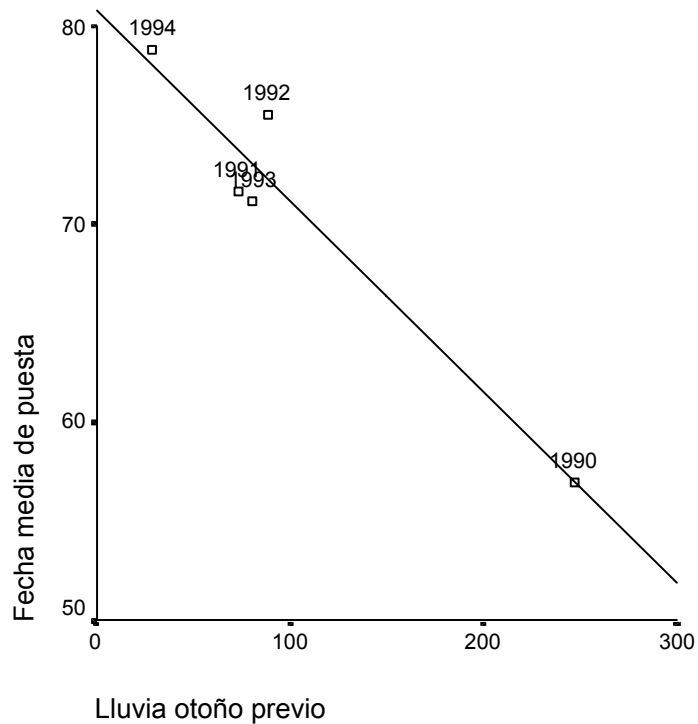


Figura 6. Relación entre la lluvia del otoño previo a la estación reproductiva y la fecha media de puesta en el Cernícalo Vulgar en el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife desde 1990 a 1994. Fecha de puesta: día 50 = 19 de febrero.

Tamaño de puesta y número de pollos

El tamaño de puesta estuvo comprendido entre 3 y 6 huevos, representando las puestas de 4 huevos un 31.03% y las de 5 un 48.28% sobre el total ($N = 29$). El tamaño medio de puesta (TMP) difirió significativamente entre 1993 y 1994 ($t_{27} = 2.345$, $P = 0.027$, Tabla 2).

Entre 1993 y 1994 no existen diferencias significativas en el número de pollos nacidos, el número de pollos ≤ 15 días, el número de pollos que abandona el nido, así como tampoco en los índices empleados (Tabla 2). En el período 1990-1994 la lluvia y la temperatura media del otoño previo no influyó sobre el tamaño de la puesta, pero la lluvia de febrero se correlacionó positivamente con dicho parámetro reproductivo ($r = 0.89$, $P = 0.043$, $N = 5$).

	1993	1994	P
Fecha de puesta	71.17 ± 9.33 (18)	78.82 ± 9.05 (11)	U = 51.5 0.033 ^a
Tamaño de puesta	4.94 ± 0.80 (18)	4.27 ± 0.65 (11)	$\chi^2_{1}=5.55$ 0.018 ^b
Pollos nacidos	3.67 ± 1.78 (18)	4.09 ± 0.54 (11)	$\chi^2_{1}=0.56$ 0.454 ^b
Pollos 15 días	3.39 ± 1.72 (18)	3.45 ± 0.93 (11)	$\chi^2_{1}=0.01$ 0.908 ^b
Pollos que vuelan	3.39 ± 1.72 (18)	3.45 ± 0.93 (11)	$\chi^2_{1}=0.01$ 0.908 ^b
Mortalidad	0.31	0.64	$t_{25}=-1.11$
Indice eclosión	0.84 (16)	0.96 (11)	$t_{25}=-1.66$ 0.110
Indice abandono	0.11 (18)	0.0 (11)	$t_{27}=1.13$ 0.268
Indice pollos 15 días	0.93 (16)	0.85 (11)	$t_{25}=1.02$ 0.317
Indice pollos que vuelan	1.0 (16)	1.0 (11)	- -

Tabla 2. Parámetros y éxito reproductivos (este último representado por cuatro índices) del Cernícalo Vulgar en el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife en 1993 (año lluvioso) y 1994 (año seco). Fecha de puesta: día 1 = 1 de enero. Se muestran las medias ± SD. Entre paréntesis el tamaño muestral.

^a Test de Mann-Whitney.

^b Modelo Lineal Generalizado.

DISCUSIÓN

Los parámetros reproductivos del Cernícalo se ven afectados de diferente manera por los factores climáticos en el tabaibal-cardonal semidesértico del sur de la isla de Tenerife. Mientras la fecha y el tamaño de puesta parecen estar afectados por la lluvia y diferir entre años, el número de pollos eclosionados, los que alcanzan la edad de quince días y los que vuelan no son influidos por la pluviosidad o la temperatura, y son similares entre el año lluvioso y el seco. Nuestros resultados muestran diferencias en la fecha y el tamaño medio de puesta entre el año lluvioso y el seco y sugieren que cuanto más llueve en el otoño anterior a la estación reproductiva más puede adelantarse la fecha media de puesta y que unas precipitaciones abundantes en febrero pueden favorecer un aumento en el tamaño medio de puesta. Los factores climáticos de los meses previos a la puesta influyen en la reproducción del Cernícalo en países templados de Europa central (Cavé, 1968; Kostrzewa y Kostrzewa, 1990, 1991). Así, se considera que la temperatura y la lluvia del otoño e invierno previos a la puesta (Cavé, 1968; Meijer et al., 1988), actuando a través de la disponibilidad de alimento, pueden afectar la fecha de puesta, pero no el tamaño de la misma (Meijer et al., 1990). Parece probable, pues, que estos

meteoros puedan influir, a través del alimento, en el crecimiento y desarrollo de los oocitos en las hembras de Cernícalo desde el otoño anterior a la estación reproductiva (Cavé, 1968).

La fecha de la puesta

En los ecosistemas semidesérticos los períodos de máxima disponibilidad de alimento varían anualmente según la distribución y cantidad de lluvia (Immelmann, 1970), siendo considerado este meteoro el factor que induce a las aves a reproducirse (Boag y Grant, 1984; Rotenberry y Wiens, 1991; Wrege y Emlen, 1991; Illera, 2004). La influencia de las lluvias invernales y primaverales sobre la reproducción de las aves en Tenerife fue sugerida por Ennion y Ennion (1962) y Martín (com. pers.). En el tabaibal-cardonal del sur de Tenerife, desde 1990 a 1994, no se comprobaron diferencias térmicas considerables y las lluvias cayeron en octubre-diciembre y, secundariamente, en febrero-marzo. Según nuestros resultados la escasez de precipitaciones en el otoño anterior a la estación reproductiva retrasa la fecha media de puesta del Cernícalo en el ambiente semidesértico estudiado. Estos resultados coinciden con las observaciones de la fenología reproductiva de la especie en El Médano, localidad del sur de Tenerife donde predomina el tabaibal-cardonal

(Lorenzo y González, 1993; Lorenzo, com. pers.). Aunque es difícil separar el efecto del alimento del de la lluvia, en el año seco parece que hubo menos alimento (ver Tabla 1). Podría ser que ambos efectos produzcan un retraso en la fecha de puesta.

La actividad de caza de las aves rapaces puede estar influida por las condiciones climáticas (Newton, 1979; Village, 1990; Newton, 1998). Se ha sugerido que si el clima fuera benigno el macho de Cernícalo podría aportar más alimento (mayor rendimiento en la captura de presas) a su pareja durante el cortejo (Meijer et al., 1989); situación que podría favorecer el inicio o adelanto de la puesta. Es probable que la lluvia sea el desencadenante directo del comienzo de los procesos fisiológicos de la actividad reproductiva (Hau, 2001) a través de cambios en la conducta y de la condición sexual de las aves reproductoras (Meijer et al., 1990). Quizás, los pequeños aumentos en la actividad de los insectos en enero y febrero (ver Fig. 3) sea la señal para que el macho incremente el aporte de presas a la hembra durante el cortejo. De tal manera, este cambio en la conducta del macho hacia la hembra podría determinar el comienzo del ciclo reproductivo dentro de unos límites anuales (“ventana reproductiva” *sensu* Meijer, 1989) fijados fisiológicamente y sincronizados por el fotoperíodo (Meijer, 1989; Meijer et al., 1990). Por lo tanto, parece probable que el ciclo reproductivo del Cernícalo en el tabaibal-cardonal sea un ciclo regular

no estrictamente dependiente del régimen de lluvias, igual que sucede en otras Falconiformes que viven en islas semiáridas con lluvias impredecibles (Newton, 1979) o en zonas áridas continentales (Maclean, 1970; Steenhof et al., 1999).

El tamaño de puesta y el número de pollos

La influencia de la disponibilidad de alimento sobre el tamaño medio de puesta (TMP) en aves es un fenómeno bien documentado (e. g. Lack, 1947, 1950; Högstedt, 1981; Martin, 1987; Daan et al., 1988; Aparicio, 1994a; Aparicio y Bonal, 2002). Diversos estudios en ambientes semiáridos continentales (Rotenberry y Wiens, 1991; Lloyd, 1999; Morrison y Bolger, 2002) e insulares (Grant et al., 2000; Illera, 2004) destacan la influencia de la lluvia sobre TMP a través de la disponibilidad del alimento. Nuestros resultados parecen semejantes al patrón aceptado tradicionalmente, o sea, puestas grandes en años lluviosos y puestas pequeñas en los secos (Newton, 1998). Sin embargo, no parece que TMP pueda estar asociada al alimento, pues no encontramos diferencias en la disponibilidad del mismo en los períodos reproductivos de 1993 y 1994. Además, la variabilidad interanual de TMP encontrada por nosotros coincide con la de estudios previos en el mismo ambiente (Carrillo datos no

publicados, ver capítulo III). En el Cernícalo la variabilidad interanual en TMP se ha asociado con los cambios en la disponibilidad del alimento (Cavé, 1968; Dijkstra et al., 1982; Aparicio, 1994b; Korpimäki y Wiehn, 1998). De esta manera, si los recursos tróficos fueran abundantes durante el período de oogénesis y de puesta, las hembras podrían incrementar el número de huevos puestos (Aparicio, 1994a; Korpimäki y Wiehn, 1998). En nuestra área de estudio la similitud en la disponibilidad de presas en ambos años durante la oogénesis y el período de puesta nos sugiere que el alimento no es el principal factor condicionante de TMP. Sin embargo, aunque no hubo diferencias interanuales significativas en la disponibilidad de lagartos en estas dos fases reproductivas ($t_{21} = 1.952$, $P = 0.064$), su disponibilidad en 1993 fue superior a 1994. Es probable, pues, que estas pequeñas diferencias sean suficientes en un ambiente estable para favorecer el tamaño de puesta. Puesto que encontramos una correlación positiva entre TMP y las precipitaciones de febrero (período 1990-1994), es probable que el agua caída facilite el proceso de oogénesis (Reynolds y Waldron, 1999; Patten y Rotenberry, 1999).

Algunos estudios en cernícalos sugieren que las lluvias intensas de invierno y primavera pueden provocar la reducción en el tamaño de la puesta y el abandono de la misma, debido a una menor eficiencia en la caza (Aparicio, 1997) o a las muertes causadas por la intensidad de las precipitaciones (Village, 1986). Los cernícalos de nuestra área de estudio

crían en cavidades rocosas, por lo que la lluvia, aunque sea intensa, no suele afectar directamente el nido. No obstante, pudimos comprobar que una puesta ubicada en una cavidad sin techo fue abandonada tras quedar anegada la depresión del nido.

En regiones templadas el ciclo reproductivo del Cernícalo comienza mucho antes del período de máxima abundancia de alimento (Village, 1990), probablemente, para que coincida el desarrollo de los pollos con la disponibilidad máxima de presas en el medio (Lack, 1950). En el área de estudio el aumento de presas que se produce en primavera a medida que avanza el ciclo reproductivo (ver Fig. 3) parece confirmar esta hipótesis, también sugerida por Bergier (1987) en ambientes pre-desérticos marroquíes. Además, la máxima disponibilidad de presas en el tabaibal-cardonal en los meses de mayo y junio podría favorecer la alimentación y el aprendizaje en la caza de los pollos volanderos (Shrubb, 1993). Diversos estudios en el Cernícalo han relacionado un aumento en la mortalidad de los pollos en nido con una baja disponibilidad de topillos *Microtus* spp, presa principal en ambientes inestables septentrionales (Korpimäki y Norrdhal, 1991; Valkama et al., 1995; Wiehn y Korpimäki, 1997) y con un descenso de ortópteros en años de sequía en ambientes mediterráneos (Avilés et al., 2000). Por el contrario, nuestra área no muestra diferencias en la disponibilidad de presas durante los períodos reproductivos, a pesar de haberse producido diferencias pluviométricas en los años de estudio. Por

ello, probablemente, la captura de lagartos, presas comunes y abundantes (Báez, 1984), como base dietética de los pollos en nido pueda estar relacionada con una mayor estabilidad interanual en la producción de pollos que vuelan. En resumen, la lluvia podría ser el desencadenante del comienzo de los procesos fisiológicos de la actividad reproductiva a través de cambios en la conducta, dentro de unos límites anuales fijados por el fotoperíodo. El ciclo reproductivo no parece ser estrictamente dependiente del régimen de lluvias y quizás esté regulado por una cierta estabilidad interanual en la disponibilidad de presas durante la reproducción. Puesto que se considera que el Cernícalo es una especie común en Tenerife (Martín y Lorenzo, 2001) sería interesante realizar experimentos que averiguaran: 1) las causas por las que los padres adaptan su rendimiento reproductivo a un número similar de pollos entre años en un ambiente en el que el alimento no parece ser un factor limitante (Dijkstra et al., 1990; Aparicio, 1994a; Daan et al., 1996; Wiehn y Korpimäki, 1997), 2) si la regularidad interanual en el número de pollos que vuelan está relacionada con una posible menor mortalidad en la población adulta, propia de ambientes estables (Crowell y Rothstein, 1981).

BIBLIOGRAFÍA

- APARICIO, J. M. 1994a. The seasonal decline in clutch size: an experiment with supplementary food in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *Oikos* 71: 451-458.
- 1994b. The effect of variation on laying interval on proximate determination of clutch size in the European Kestrel. *Journal of Avian Biology* 25: 275-280.
- 1997. Costs and benefits of surplus offspring in the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 41: 129-137.
- 1998. Individual optimization may explain differences in breeding time in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Journal of Avian Biology* 29: 121-129.
- y BONAL, R. 2002. Effects of food supplementation and habitat selection on timing of Lesser Kestrel breeding. *Ecology* 83 (3): 873-877.
- AVILÉS, J. M., SÁNCHEZ, J. M. y SÁNCHEZ, A. 2000. Breeding biology of Eurasian Kestrel in the steppes of southwestern Spain. *Journal of Raptor Research* 34 (1): 45-48.

- BÁEZ, M. 1984. Anfibios y reptiles. En: *Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario*, pp: 259-273. Edirca [Ed.], Las Palmas de Gran Canaria.
- BERGIER, P. 1987. *Les rapaces diurnes du Maroc. Statut, Répartition et Ecologie*. Annales du Centre d'Etudes sur les Ecosystèmes de Provence (ex - C. R. O. P.) n° 3. Aix-en-Provence.
- BOAG, P. T. y GRANT, P. R. 1984. Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galápagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs* 54: 463-489.
- BROWN, L. H., URBAN, E. K. y NEWMAN, K. 1982. *The birds of Africa*. Vol. I. Academic Press. Londres.
- CARRILLO, J. y DELGADO, G. 1996. Patrones de distribución y abundancia relativa de *Falco tinnunculus dacotiae* Hartert, 1913 en las Islas Canarias. En: Muntaner, J. y Mayol, J. (Eds.). *Biología y conservación de las rapaces mediterráneas, 1994*, pp: 471-476. Monografías n° 4. SEO/Birdlife. Madrid.
- y APARICIO, J. M. 2001. Nest defence behaviour of the Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus* against human predators. *Ethology* 107 (10): 865-875.

- CAVÉ, A. J. 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Netherlands Journal of Zoology* 18 (3): 313-407.
- CONCEPCIÓN, D. 1992. *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censo y análisis*. Red de Parques Nacionales. ICONA. Madrid.
- CROWELL, K. L. y ROTHSTEIN, S. I. 1981. Clutch sizes and breeding strategies among Bermudan and North American passerines. *Ibis* 123 (1): 42-50.
- DAAN, S., DEERENBERG, CH., y DIJKSTRA, C. 1996. Increased daily work precipitates natural death in the kestrel. *Journal of Animal Ecology* 65: 539-544.
- , DIJKSTRA, C., DRENT, R. y MEIJER, T. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. En: Quillet, H. (ed.). *Proceedings of XIXth Ornithological Congress*, pp: 392-407. University of Ottawa Press, Ottawa.
- DIJKSTRA, C., VUURSTEEN, S., DAAN, S. y MASMAN, D. 1982. Clutch size and laying date in the kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. *Ibis* 124: 210-213.
- , BULT, A., BIJLSMA, S., DAAN, S., MEIJER, T. y ZIJLSTRA, M. 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parent survival. *Journal of Animal Ecology* 59: 269-285.

- DORST, J. 1976. *Las aves en su medio ambiente*. Ed. Destino. Barcelona.
- DRENT, R. H. y S. DAAN. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- ELKINS, N. 1983. *Weather and bird behaviour*. T & A D Poyser. Calton.
- ENNION, E. A. R. y ENNION, D. 1962. Early breeding in Tenerife. *Ibis* 104: 158-168.
- ERNEST, S. K. M., BROWN, J. H. y PARMENTER, R. R. 2000. Rodents, plants and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88: 470-482.
- GONZÁLEZ HENRÍQUEZ, M. N., RODRIGO, J. D. Y SUÁREZ, C. 1986. *Flora y vegetación del Archipiélago Canario*. Ed. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria.
- GRANT, P. R., GRANT, B. R., KELLER, L. F. y PETREN, K. 2000. Effects of El Niño events on Darwin's Finch productivity. *Ecology* 81 (9): 2442-2457.
- HASENCLEVER, H., KOSTRZEWA, A. Y KOSTRZEWA, R. 1989. Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*): 16 jährige Untersuchungen in Westfalen. *Journal für Ornithologie* 130 (2): 229-237.
- HAU, M. 2001. Timing of breeding in variable environments: Tropical birds as model systems. *Hormones and Behavior* 40: 281-290.

- HÖGSTEDT, G. 1981. Effect of additional food on reproductive success in the Magpie (*Pica pica*). *Journal of Animal Ecology* 50:219-229.
- ILLERA, J. C. 2004. Biogeografía y Ecología de la Tarabilla Canaria (*Saxicola dacotiae*) con implicaciones para su conservación. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna. Santa Cruz de Tenerife.
- IMMELMANN, K. 1970. Environmental factors controlling reproduction in African and Australian birds- A comparison. *Ostrich*, Sup. 8: 193-204.
- 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. En: D. S. Farner and J. R. King [Eds.], *Avian Biology*, vol. I. pp: 341-389. Academic Press, Londres.
- KORPIMÄKI, E. y NORRDHAL, K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-Eared Owls, and Long-Eared Owls to vole densities. *Ecology* 72(3): 814-826.
- y WIEHN, J. 1998. Clutch size of kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 259-272.
- KOSTRZEWA, R. 1989. Achtjährige Untersuchungen zur Brutbiologie und Ökologie der Turmfalken *Falco tinnunculus* in der Niederrheinischen Bucht im Vergleich mit verschiedenen Gebieten in der Bundesrepublik Deutschland und Wets-Berlin. Tesis doctoral, Universität Köln, Alemania.

- KOSTRZEWA, A. y KOSTRZEWA, R. 1990. The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the Buzzard *Buteo buteo*, Goshawk *Accipiter gentilis* and Kestrel *Falco tinnunculus*. *Ibis* 132: 550-559.
- KOSTRZEWA, R. y KOSTRZEWA, A. 1991. Winter weather, spring and summer density, and subsequent breeding success of Eurasian Kestrels, Common Buzzards, and Northern Goshawks. *The Auk* 108: 342-347.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size. Part I.- Intraspecific variations. *Ibis* 89: 302-352.
- 1950. The breeding seasons of European birds. *Ibis* 92: 288-316.
- 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen & Co. Ltd. Londres.
- LORENZO, J. A. y GONZÁLEZ, J. 1993. *Las aves de El Médano (Tenerife, Islas Canarias)*. Asociación Tinerfeña de Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de Tenerife.
- LLOYD, P. 1999. Rainfall and a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone birds. *Ibis* 141: 637-643.
- MACLEAN, G. L. 1970. The breeding seasons of birds in the southwestern Kalahari. *Ostrich*, Sup. 8: 179-192.

- MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: A life - history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- MARTÍN, A. y LORENZO, J. A. 2001. *Aves del Archipiélago Canario*. Francisco Lemus Ed. La Laguna. Santa Cruz de Tenerife.
- MARZOL, M. V. 1988. *La lluvia: un recurso natural para Canarias*. Servicio de publicaciones de la Caja General de Ahorros de Canarias 130. Editorial Confederación Cajas de Ahorros. Santa Cruz de Tenerife.
- M^CDONALD, P. G., OLSEN, P. D. y COCKBURN, A. 2004. Weather dictates reproductive success and survival in the Australian brown falcon *Falco berigora*. *Journal of Animal Ecology* 73: 683-692.
- MEIJER, T. 1989. Photoperiodic control of reproductive decisions and moult in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *Journal of Biological Rhythms* 4: 351-364.
- , DAAN, S. y DIJKSTRA, C. 1988. Female condition and reproduction: Effects of food manipulation in free-living and captive kestrels. *Ardea* 76: 141-154.
- , MASMAN, D. y DAAN, S. 1989. Energetics of reproduction in female kestrels. *The Auk* 106: 549-559.
- , DAAN, S. y HALL, M. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): The proximate control of variation of laying date and

- clutch date. *Behaviour* 114 (1-4): 117-136.
- MORRISON, S. A. y BOLGER, D. T. 2002. Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: food and predator-mediated processes. *Oecologia* 133: 315-324.
- MURPHY, M. T. 2000. Evolution of clutch size in Eastern Kingbird: Tests of alternative hypotheses. *Ecological Monographs* 70 (1): 1-20.
- NEWTON, I. 1979. *Population ecology of raptors*. T & A D Poyser. Berkhamsted.
- 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press. Londres.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-41.
- PATTEN, M. A. y ROTENBERRY, J. T. 1999. The proximate effects of rainfall on clutch size of the California Gnatcatcher. *The Condor* 101: 876-880.
- PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- y BIRKHEAD, T. R. 1983. *Avian Ecology*. Blackie. Glasgow. Escocia.
- PHILLIPS, J. G., BUTLER, P. J. y SHARP, P. J. 1985. *Physiological strategies in avian biology*. Blackie. Glasgow.

- REYNOLDS, S. J. y WALDRON, S. 1999. Body water dynamics at the onset of egg-laying of the Zebra-Finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 30: 1-6.
- ROTENBERRY, J. T. y WIENS, J. A. 1991. Weather and reproductive variation in shrubsteppe sparrows: A hierarchical analysis. *Ecology* 72 (4): 1325-1335.
- SANTOS, A. 1984. Flora y vegetación. En: *Geografía de Canarias*, Vol. 1, pp: 257-294. Ed. Interinsular Canaria. Las Palmas de Gran Canaria.
- SERVENTY, D. L. 1971. Biology of desert birds. En: Farner, D. S. y King, J. R. (Eds.): *Avian Biology*, Vol. I, pp. 287-339. Academic Press. Nueva York.
- SHRUBB, M. 1993. *The Kestrel*. Hamlyn Publishing. Londres.
- SPSS 2001: SPSS for Windows: Standard Version 11.0. SPSS, Inc. Chicago.
- STATISTICA 1984-1995: STATISTICA for Windows. Volume IV. Industrial Statistics. Statsoft, Inc. Tulsa, Oklahoma.
- STEENHOF, K., KOCHERT, M. N., CARPENTER, L. B., y LEHMAN, R. N. 1999. Long term Prairie Falcon population changes in relation to prey abundance, weather, land uses, and habitat conditions. *The Condor* 101: 28-41.

- VALKAMA, J., KORPIMÄKI, E. y TOLONEN, P. 1995. Habitat utilization, diet and reproductive success in the Kestrel in a temporally and spatially heterogeneous environment. *Ornis Fennica* 72: 49-61.
- VILLAGE, A. 1986. Breeding performance of kestrels at Eskdalemuir, south Scotland. *Journal of Zoology, London (A)* 208: 367-378.
- 1990. *The Kestrel*. T & A D Poyser. Londres.
- WIEHN, J. y KORPIMÄKI, E. 1997. Food limitation on brood size: Experimental evidence in the Eurasian Kestrel. *Ecology* 78 (7): 2043-2050.
- WREGE, P. H. y EMLEN, S. T. 1991. Breeding seasonality and reproductive success of White-Fronted Bee-Eaters in Kenya. *The Auk* 108 (3): 673-687.

CAPITULO VIII

Conclusiones

1. La nidificación del Cernícalo Vulgar *Falco tinnunculus* en la isla de Tenerife tiene lugar preferentemente en oquedades y repisas rocosas de escarpaduras del terreno desde el nivel del mar hasta los 2400 m, en todos los hábitats. No constatamos su reproducción en la laurisilva ni en el fayal-brezal.
2. El ciclo reproductivo del Cernícalo Vulgar es variable en Tenerife y depende de la altitud. Por debajo de 1000 m las fechas medias de puesta son entre el 15 y el 17 de marzo, retrasándose 31 ± 7 días por encima de esa cota. No encontramos diferencias en la fecha media de puesta entre años en los hábitats estudiados (a. tabaibal-cardonal del sur, b. tabaibal-cardonal del norte, c. pinar de norte y retamar de cumbre).
3. El tamaño medio de puesta del Cernícalo en Tenerife es de 4.41 huevos y no comprobamos diferencias entre hábitats. Por los datos bibliográficos existentes el tamaño de puesta en Tenerife es significativamente inferior al de los cernícalos de Marruecos.
4. El número medio de pollos que abandonan el nido es de 2.99, no habiendo encontrado diferencias entre años ni entre hábitats.
5. La predación humana sobre huevos y pollos y el envenenamiento subletal de los adultos por DDE, provocando la esterilidad de los huevos, son las principales causas del fracaso de las puestas.

6. El único compuesto organoclorado encontrado en los huevos de Cernícalo fue p,p'-DDE, a una concentración media de 17.9 µg/g DW. Este valor es el más alto encontrado en huevos de aves rapaces analizados en España. La ausencia de compuestos organoclorados de origen industrial sugiere que la agricultura es la fuente principal de estos compuestos en la isla de Tenerife.
7. No hubo diferencias significativas en las concentraciones de p,p'-DDE ni en el grosor de la cáscara de los huevos entre años o entre hábitats. Las concentraciones más altas de p,p'-DDE se hallaron en huevos procedentes de áreas intensamente cultivadas del suroeste.
8. Las concentraciones de p,p'-DDE, podría haber provocado el adelgazamiento de la cáscara de los huevos de los cernícalos. Efecto que se vería reforzado, probablemente, por las consecuencias de otro biocida, el TMTD o thiram (tetrametiltiuram disulfido).
9. La intensidad de la conducta defensiva no estuvo relacionada con la frecuencia de visitas humanas al nido, la disponibilidad de presas, la fecha de la puesta, el tamaño de la puesta ni con el número de pollos en el nido. La intensidad defensiva fue tanto menor cuanto más inaccesible era el nido.
10. La intensidad de la defensa, tanto del macho como de la hembra, aumenta a lo largo del ciclo reproductivo, lo que sugiere que la edad

de los pollos, sobre todo cuando las crías tienen más de 15 días, y lo conspicuo del nido, son los factores indicativos del incremento de la defensa.

11. La defensa del nido puede tener un efecto adverso, puesto que la probabilidad de que el nido sea destruido por el hombre aumenta cuanto más agresiva es la conducta manifestada por los cernícalos hacia el intruso.
12. La fecha media de puesta en el Cernícalo está afectada positivamente por la latitud, retrasándose unos 8 días por cada 10° hacia el norte. Sugerimos que los factores climáticos de la altitud elevada serían los responsables del retraso observado en algunas áreas meridionales en las que no se cumple esta relación.
13. Se observa una variación latitudinal descendente N – S del tamaño de puesta en las poblaciones de Cernícalo consideradas en el Paleártico occidental. El tamaño de puesta de los cernícalos de Tenerife es inferior al de las poblaciones más hacia el norte de las Islas Canarias. Tanto la latitud como la longitud se correlacionan con el tamaño medio de puesta, pero la latitud parece ser el factor más condicionante.

14. El número de horas de luz diaria no parece un factor que explique por sí sólo el incremento del tamaño de puesta según aumenta la latitud.
15. El número medio de pollos que abandona el nido en el Paleártico occidental, 3.55 ± 0.60 excluyendo Tenerife, no se correlaciona con la latitud ni con la longitud.
16. La hipótesis de Ashmole no parece confirmarse ya que las poblaciones de áreas templadas, e. g. Iberia, realizan puestas más pequeñas y no crían un número diferente de pollos que las de áreas septentrionales, más inestables. Esta hipótesis, sin embargo, sí podría corroborar el tamaño de puesta reducido en la isla de Tenerife.
17. Sugerimos que en los ambientes semidesérticos de Tenerife la lluvia podría ser el desencadenante del comienzo de los procesos fisiológicos de la actividad reproductiva a través de cambios en la conducta, pero dentro de unos límites anuales fijados por el fotoperíodo y que el agua caída en febrero facilite el proceso de oogénesis.
18. El ciclo reproductivo del Cernícalo en los ambientes semidesérticos de Tenerife parece sincronizar el desarrollo de los pollos en el nido con el período de máxima disponibilidad de presas en el medio. La captura de lagartos como base dietética de los pollos podría estar

relacionada con una mayor estabilidad interanual en la producción de pollos volanderos.