

ACTIVIDAD, SELECCION DEL METODO DE CAZA Y BALANCE ENERGETICO DIARIO DE *FALCO NAUMANNI* DURANTE EL PERIODO PREMIGRATORIO

José Miguel APARICIO*

INTRODUCCIÓN

La migración supone un incremento de la demanda de energía que las aves resuelven acumulando reservas de grasa, lo cual consiguen gracias al mantenimiento de un balance energético favorable durante el período premigratorio. Durante dicho período se ha observado en ocasiones un aumento del coeficiente de asimilación de la energía ingerida (KING, 1961; ZIMMERMAN, 1965), pero que por sí sólo no bastaría para atender la demanda energética de las aves; es por tanto necesario un aumento de la cantidad de energía ingerida en relación a la gastada (KING, 1961; GIFFORD y ODUM, 1965).

La acumulación de grasa ocurre en un período de tiempo relativamente corto, lo que exige al ave una respuesta eficaz que produzca el incremento energético necesario; MOORE y SIMM (1985) observaron que individuos de *Dendroica coronata* en disposición de migrar seleccionaban con mayor intensidad, respecto a individuos de distinta condición, las presas que más energía proporcionaban por unidad de tiempo. Las aves que utilizan distintas técnicas para la captura de alimento deben también optar por obtener la energía necesaria de la forma más rentable; en este caso la selección del método de caza juega un importante papel. Con frecuencia, se ha estudiado la utilización de los métodos de caza (TABORTON, 1978; FRANCO, 1980b; RIJNSDORP *et al.*, 1981; VILLAGE, 1983; PETTIFOR, 1983; MASMAN *et al.*, 1988a, etc.), particularmente en relación al ciclo de reproducción (WAKELEY, 1978a; RUDOLPH, 1982, etc.). Sin embargo, las circunstancias que rodean los picos de demanda energética producidos por la reproducción y por el engorde premigratorio son diferentes y por tanto es esperable que sea distinto su efecto sobre dicha selección.

En este trabajo se trata la variación de la actividad, y del balance energético diario (BED) del Cernícalo Primilla *Falco naumanni* y la influencia que ejercen ciertos factores sobre la actividad y métodos de caza de las primillas durante el período premigratorio.

* Departamento de Biología Animal I, Facultad de Biología, Universidad Complutense. 28040 Madrid.

Dirección actual: Museo Nacional de Ciencias Naturales, J. Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

MATERIAL Y MÉTODOS

Area de estudio

El área de estudio se encuentra situada en el N. O. de la provincia de Cuenca. En ella se reproduce una colonia de Cernicalos Primillas que estuvo compuesta por siete parejas en 1988; después del periodo reproductor se concentran para dormir en un encinar de unas 40 Ha, donde en ocasiones acuden primillas de otras colonias. En el verano de 1988 el número estable de primillas era de 35-40 individuos.

Aproximadamente tres cuartas partes de la superficie se dedica al cultivo de cereal o girasol, estando el resto ocupado por matorral. La vegetación arbórea es nula salvo el mencionado encinar. El territorio de las primillas está atravesado por tres tendidos (dos eléctricos y otros telefónicos), en cuyos postes desarrollan prácticamente la totalidad de las acciones de caza desde posadero.

Registro de datos de campo

Para ver el patrón de actividad de las primillas se hicieron 116 horas de observación, repartidas en cinco semanas, durante el verano de 1988. Algunos datos sobre tiempo de manipulación de la presa en relación a su tamaño (véase más abajo) se tomaron en 1987.

El registro de datos de actividad se hizo siguiendo al ave observada hasta que era perdida de vista, anotando el tiempo que empleaba en cada actividad. Para evitar errores debidos a un desigual tiempo de observación en diferentes fases del día, la jornada diurna se ha dividido en intervalos de una hora, considerando cada uno de ellos independiente al tratar los datos. Se ha procurado hacer un tiempo de observación aproximadamente igual para cada hora del día, y tener registros de al menos tres individuos en cada intervalo-hora considerado.

Los métodos de caza considerados (caza desde posadero, cernido y cicleo) han sido descritos por Franco (1980b). Las actividades que no son de caza se han agrupado en tres clases: dormir, vuelo direccional y reposo; esta última incluye mantenimiento. Las observaciones se han hecho con telescopio de 20-60 x 70 o con prismáticos de 8 x 30. La distancia de observación fue alrededor de 300 metros, variando en función de los movimientos del ave.

Diariamente se midieron las temperaturas máximas y mínimas; en ciertas ocasiones se tomó, además, la temperatura en cada hora del día.

Cálculo del gasto energético y energía metabolizada

El gasto energético diario ha sido estimado mediante el método del presupuesto de tiempo y energía. Varios modelos de este método han sido

utilizados por diversos autores (SCHARTZ y ZIMMERMAN, 1971; WAKELEY, 1978b; HOLMES *et al.*, 1979; ETTINGER y KING, 1980; KOPLIN *et al.*, 1980; CRAIG *et al.*, 1988).

El gasto energético diario (GED) se calculó mediante la ecuación:

$$\text{GED} = \sum_{i=1}^n C_i \times T_i + \text{CM} + \text{CTR KJ/día}$$

C_i = Coste de la actividad «i».

T_i = Tiempo en horas empleado en la actividad «i».

CM = Coste de Muda.

CTR = Coste de Termorregulación.

$i = 1, 2, \dots, 5$; siendo 1 dormir, 2 reposo, 3 vuelo, 4 caza desde posadero y 5 caza en vuelo, considerando en esta última actividad todas las modalidades de caza de vuelo empleadas por las primillas.

El coste de muda sólo ha sido considerado durante la primera quincena de agosto, ya que entonces se detiene la muda para continuar después de la migración (CRAMP y SIMMONS, 1980); dicho coste ha sido calculado siguiendo el razonamiento de MASMAN *et al.* (1988b); de modo que el coste diario de muda (CM) viene dado por:

$$\text{CM} = \frac{\text{Peso de las plumas (g)} \times 109,4 \text{ (Kj/gr de plumas)}}{\text{Duración de la muda (días)}}$$

el peso de las plumas ha sido calculado mediante la ecuación de Turcek (1966). El coste de termorregulación se ha tenido en cuenta cuando la temperatura del aire estaba por debajo de la temperatura crítica (TC), esta última calculada mediante la ecuación de KENDEIGH *et al.* (1977):

$$\text{TC} = 47.17 P^{-0.1809}$$

siendo P el peso del ave (g).

El coste considerado para la actividad «dormir» ha sido igual a la tasa de metabolismo basal (TMB) y la actividad «reposo», $1.5 \times \text{TMB}$ (UTTER y LEFEBVRE, 1973); para «vuelo» y «caza en vuelo» el coste fue igual al coste de vuelo (CV) que se calculó mediante la ecuación de MASMAN y KLAASSEN (1987):

$$\text{CV} = 17.36 P^{1.013} E^{-4.236} S^{1.927} W$$

siendo E envergadura (cm) y S área del ala (cm²).

Para calcular el coste de la caza desde posadero (C_4) se empleó la ecuación:

$$C_4 = Tv \times C_3 + Tr \times C_2 \quad \text{Kj/hr}$$

siendo Tv y Tr tiempo de vuelo y tiempo de reposo por hora, C_2 el coste de reposo y C_3 coste de vuelo.

La TMB ha sido calculada mediante la ecuación de WASSER (1986):

$$\text{TMB} = 34.62 P^{-0.36} \quad \text{mW/g}$$

Para conocer el balance energético y el rendimiento de los métodos de caza se ha estimado la energía diaria metabolizada (EDM) mediante la ecuación:

$$\text{EDM} = \sum_{i=1}^n \text{PPP}_i \times \text{CP}_i \times T_i \times \text{CA} \times \text{CE} \quad \text{Kj/día}$$

PPP_i = peso promedual de la presa mediante el método de caza «i».

CP_i = capturas por hora para el método «i».

T_i = tiempo en horas empleado en el método «i».

CA = coeficiente de asimilación.

CE = contenido energético de la presa.

En ocasiones, la técnica de caza «cernido» fue utilizada por las primillas, mientras los agricultores realizaban ciertas labores (siega, quema de rastrojos, etc.). La disponibilidad de presa en esos momentos era mayor que en circunstancias normales; en consecuencia, también lo era el rendimiento de la caza. Dado el diferente rendimiento del cernido según las circunstancias en las que fuera empleado (aprovechando ciertas labores agrícolas o no), los resultados de eficiencia se expresan para cada una de ellas.

La estimación del PPP se ha hecho para cada método y para cada quincena tratada. Ello fue posible debido a que el método de caza iba dirigido contra una presa específica (caso del cicléo) o porque analizando egagrópilas recogidas diariamente pudieron ser relacionadas con la técnica de caza empleada; esto último fue posible en ciertos días en los que las primillas habían utilizado mayoritariamente uno de los métodos. Cuando no se pudo estimar el PPP por los medios mencionados se calculó por comparación del tiempo de manipulación con el tiempo que tardaba en comer presas de tamaño conocido (véase MASMÁN *et al.*, 1986). Para calcular la biomasa aportada por las presas se han tomado pesos in vivo de los grupos de insectos más representativos de la dieta del Cernicalo Primilla.

El contenido energético de insectos utilizado ha sido 8.3 Kj/g de biomasa por ser el contenido energético de Ortópteros (KOPLIN *et al.*, 1980), ya que los cernicalos se alimentaron principalmente de estas presas (obs. pers.). El

coeficiente de asimilación utilizado ha sido de 0.8, que está dentro del rango encontrado por otros autores para especies afines (KOPLIN *et al.*, 1980 (0.82-0.86); MASMAN *et al.*, 1986 (0.78); MASMAN y KLAASSEN, 1987 (0.81); KIRKWOOD (0.79) en MASMAN y KLAASSEN *op. cit.*).

RESULTADOS

Actividad y eficiencia de los métodos de caza

Las actividades que no son de caza ocuparon entre el 25 y el 40 % del tiempo de las actividades diurnas (tabla 1). El tiempo dedicado al reposo diurno disminuyó a lo largo del periodo de estudio, al igual que ocurría con el fotoperiodo; sin embargo, no se encuentra relación significativa entre ambos ($r_s = 0.70$; n.s.; $n = 5$).

El tiempo empleado en la caza aumentó a lo largo del mes de agosto, a pesar de que el fotoperiodo disminuía. En la tercera semana de septiembre la caza se redujo con respecto a las tres últimas semanas del mes anterior. El tiempo empleado en la caza desde posadero fue siempre superior al empleado en la caza en vuelo. En la primera quincena de agosto, el 72,8 % del tiempo empleado en cernido transcurrió en terrenos en los que se realizaban labores agrícolas. En la semana de septiembre dicho tiempo tan sólo supuso el 6.2 %.

Las primillas obtuvieron más energía por hora de caza cuando utilizaron los métodos de vuelo que cuando hicieron caza desde posadero; también la energía neta fue mayor para caza de vuelo (tabla 2).

TABLA 1

Actividad diurna de *Falco naumanni* (%).
[Diurnal activity of *Falco naumanni* (%).]

	1. ^a sem. agosto	2. ^a sem. agosto	3. ^a sem. agosto	4. ^a sem. agosto	3. ^a sem. septiembre
Reposo diurno [Diurnal rest]	32,20	24,69	21,02	19,20	21,41
Vuelo [Flight]	7,71	4,01	3,84	3,98	8,15
Cernido [Hovering]	8,29	3,24	3,17	2,50	25,24
Cicleo [Circling]	1,23	0,05	0,27	0,63	5,24
Caza desde posadero [Perch hunting]	50,67	68,00	71,69	73,68	39,96
Actividad diurna (hrs) [Diurnal activity] . .	14,63	14,38	14,25	14,00	13,25
Tiempo de observación (hrs) [Observation time]	20,4	21,7	25,0	19,5	29,3
Número de observaciones [No. of observa- tions]	60	51	53	52	62

TABLA 2

Variación de producción de energía por hora (E/T, en KJ/hr.); energía neta por hora (E-G, en KJ/hr.) y productividad (E/G).
 (Variation of energy produced per hour (E/T, in KJ/hr.); net energy per hour (E-G, in KJ/hr.) and productivity.)

	1.ª semana agosto			2.ª semana agosto			3.ª semana agosto			4.ª semana agosto			3.ª semana septiembre		
	E/T	E-G	E/G	T	E-G	E/G	T	E-G	E/G	T	E-G	E/G	T	E-G	E/G
Cernido (1) [Hoovering]	132,8	70,3	3,0	163,8	95,0	3,6	—	—	—	—	—	—	103,0	46,5	2,3
Cernido (2) [Hoovering]	94,2	39,5	2,1	116,9	58,0	2,6	101,7	45,3	2,3	101,3	45,1	2,3	69,1	19,4	1,5
Cicloeo [Circling]	91,6	37,7	2,1	82,9	24,6	1,6	83,1	30,0	1,8	82,4	29,9	1,8	96,7	41,6	2,2
C. posadero [Perch hunting]	11,0	4,1	1,9	9,3	3,0	1,7	10,8	4,1	1,9	10,6	3,8	1,8	8,3	2,1	1,5

(1) Aprovechando la realización de ciertas labores agrícolas; (2) en otras circunstancias.

(1) [Benefitting from agricultural labours]; (2) [In other circumstances].

En las primeras y últimas horas del fotoperíodo incrementó el tiempo dedicado a actividades no de caza (Fig. 1). La actividad de caza al mediodía (de 11 a 14 h.s.) varió durante el período de estudio; las primillas tendieron a cazar más durante esas horas en las últimas semanas. En esta fase del día la proporción del tiempo dedicado a la caza estuvo negativamente correlacionada con la temperatura ($r = -0.56$; $p < 0.01$; $n = 26$; véase Fig. 2). La distribución triangular de los puntos de la figura 2 sugiere que otro factor pudo afectar al tiempo de caza; posiblemente la radiación solar, pues, en dos días seminublados, con elevadas temperaturas durante el mediodía, los cernicalos cazaron más de lo habitual.

El uso de determinados métodos de caza parece estar asociado con determinadas horas del día (Fig. 1); así el cicleo sólo se registró desde el intervalo 16.00-17.00 h.s. hasta el final de las actividades de caza (18.00-19.00 h.s.); el cernido se inició después de la caza desde posadero y además acababa antes.

La producción de los métodos de caza ha sido considerada como un índice de disponibilidad de presa (e.g. DAAN *et al.*, 1989). El número de ataques por hora para la caza desde posadero varió dependiendo de la hora del día (Fig. 3). Este parámetro ha sido tomado como un índice de la disponibilidad de presas para esta técnica y para la de cernido, pues la presa potencial de ambos métodos es similar (obs. pers.).

Con objeto de estudiar la selección del método de caza en relación a la variación de la disponibilidad de presa durante el día, se ha correlacionado el tiempo de uso del cernido y caza desde posadero con el número de ataques de caza desde posadero para la misma quincena e intervalo-hora (Fig. 4). No se ha encontrado relación cuando se analiza el uso de caza desde posadero (en todos los casos $r < 0.3$; $p > 0.1$; $n = 13$). Sin embargo, al analizar el uso del cernido en la segunda quincena de agosto y en septiembre se observa una correlación positiva ($r = 0.62$; $p < 0.05$; $n = 14$ y $r = 0.65$; $p < 0.05$ y $n = 13$, respectivamente); dicha relación no es significativa para la primera quincena de agosto ($r = 0.28$; $p > 0.05$; $n = 13$).

Balance energético diario

La energía empleada en actividades que no son de caza no varía en porcentaje durante el mes de agosto (aproximadamente 49 %); este porcentaje disminuye en septiembre como consecuencia del incremento de la energía gastada en actividades de caza (Tabla 3). El gasto energético de termorregulación debió tener poca importancia en el balance energético diario, ya que las temperaturas medias nocturnas de agosto fueron superiores a la temperatura crítica, al igual que las temperaturas diurnas de todo el período de estudio.

La energía diariamente metabolizada (EDM), medida en intervalos semanales, varió durante el período premigratorio. La energía conseguida mediante

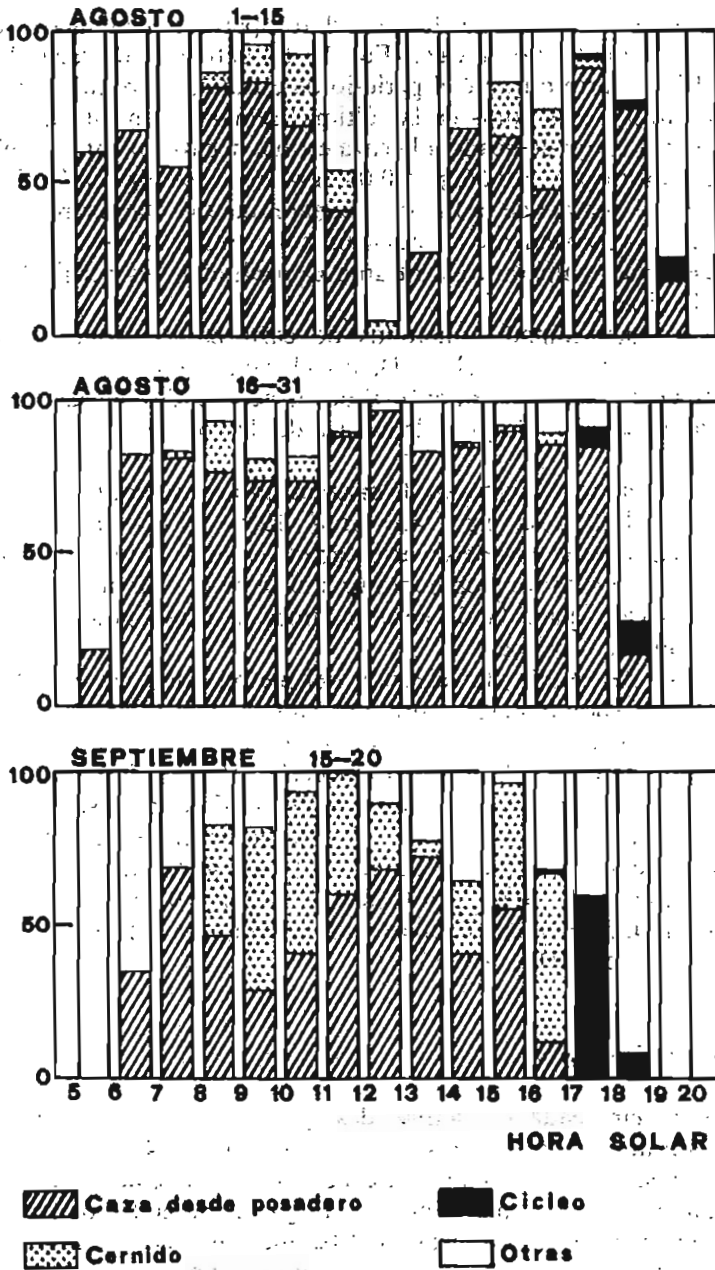


FIGURA 1.—Variación diurna de la actividad de caza.
 [Diurnal variation of hunting behaviour.]

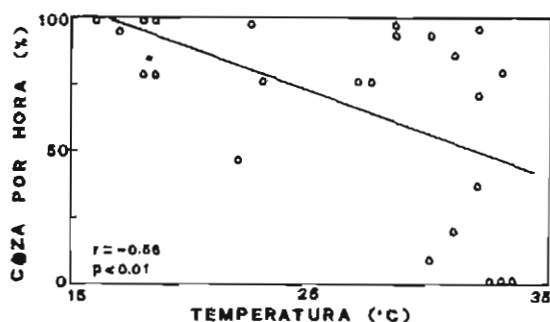


FIG. 2.—Proporción de tiempo cazando en relación a la temperatura.
[Proportion of time hunting as related to temperature.]

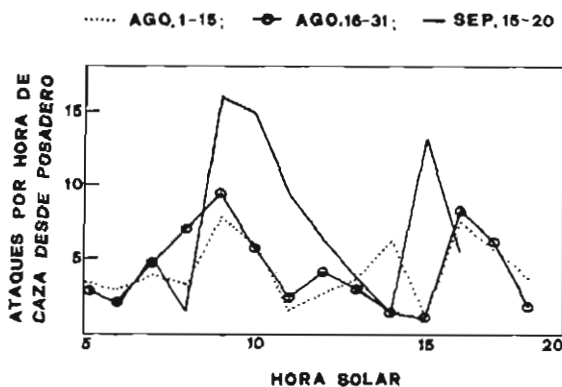


FIG. 3.—Variación de la frecuencia de ataques por hora de caza desde posadero durante el día.
[Variation in strikes frequency per hour of perch-hunting during the day.]

la técnica de cernido estuvo negativamente correlacionada con la obtenida por caza desde posadero ($r_s = -0.90$; $p = 0.05$; $n = 5$) y positivamente con la EDM ($r_s = 1.00$; $p < 0.05$; $n = 5$). La EDM media siempre estuvo muy por debajo de la capacidad máxima asimilable (405 Kj/día, según la ecuación de KIRKWOOD, 1983).

El BED fue muy favorable durante la primera semana de agosto y la tercera de septiembre, habiendo obtenido una media de 21.1 y 21.7 Kj/día respectivamente. Durante las tres últimas semanas de agosto el balance varió entre 3.1 y -3.1 Kj/día, siendo la media aproximadamente cero. En la tercera semana de septiembre, para obtener un BED similar al de primeros de agosto, las primillas debieron metabolizar aproximadamente un tercio más de energía que entonces.

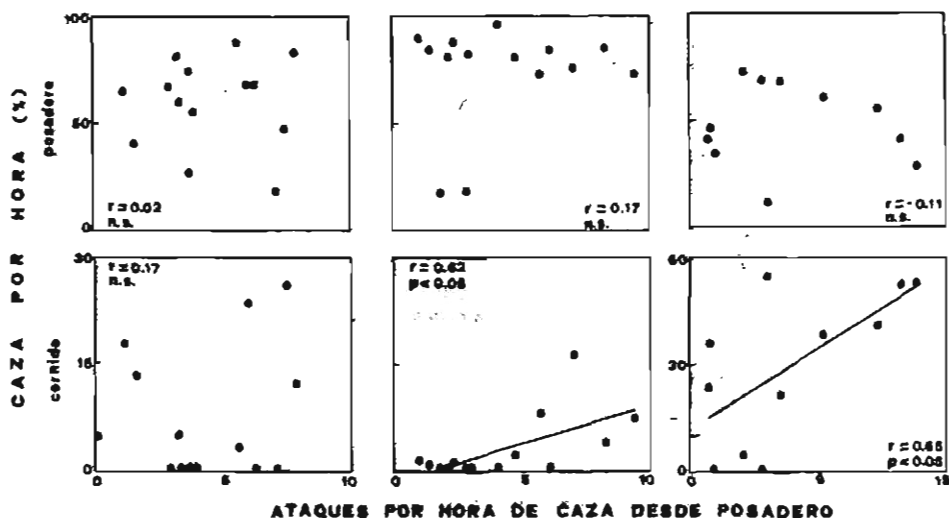


FIG. 4.—Proporción de tiempo cazando desde posadero (arriba) y cernido (abajo) en relación al número de ataques por hora de caza desde posadero.
 [Proportion of time of perch-hunting (above) and hovering (below) related to number of strikes per hour of perch hunting.]

DISCUSIÓN

Al igual que ocurre en otras rapaces (TARBOTON, 1978; WAKELEY, 1978a; RUDOLPH, 1982; SHRUBB, 1982, etc.), los cernicalos primillas obtuvieron más energía por unidad de tiempo cuando emplearon los métodos caza en vuelo que cuando cazaron desde posadero; lo mismo ocurrió con la energía neta y la energía capturada/energía gastada (Tabla 2). La selección efectuada por las primillas no se ajusta a las observaciones de otros autores (TARBOTON, 1978; WAKELEY, 1978a; PETTIFOR, 1983), en las que la técnica mayoritariamente empleada coincidió con la que presentaba mayor productividad (E/G). La selección tampoco se hizo a favor de los métodos que maximizaran la energía ingerida o que minimizaran el tiempo de caza, como propusiera SCHOENER (1971); con lo cual difícilmente se cumplirán las predicciones de los modelos de selección de los métodos de caza basados en estas ideas (EVANS, 1976; NORBERG, 1977; ANDERSSON, 1981). Por el contrario, la elevada frecuencia de uso de la caza desde posadero (método mucho menos costoso que la caza de vuelo) sería explicable de acuerdo con el principio de minimización de la energía de MASMAN *et al.* (1988a): el ave tiende a obtener un balance energético prefijado con el mínimo de energía ingerida.

TABLA 3

Balance energético diario (Kj/día).
[Daily energy budget (Kj/day).]

	1.ª semana agosto		2.ª semana agosto		3.ª semana agosto		4.ª semana agosto		3.ª semana agosto		3.ª semana septiembre	
	G.E.D.	E.D.M.	G.E.D.	E.D.M.	G.E.D.	E.D.M.	G.E.D.	E.D.M.	G.E.D.	E.D.M.	G.E.D.	E.D.M.
Termorregulación [Thermoregulation]	0,0	—	0,0	—	0,0	—	0,0	—	0,0	—	7,3	—
Coste de muda [Moult costs]	4,6	—	4,6	—	0,0	—	0,0	—	0,0	—	0,0	—
Dormir [Sleeping]	27,0	—	27,7	—	28,0	—	28,8	—	30,9	—	30,9	—
Reposo diurno [Diurnal rest]	20,3	—	15,3	—	12,9	—	11,6	—	12,2	—	12,2	—
Vuelo direccional [Directional flight]	40,5	—	20,7	—	19,6	—	20,0	—	38,7	—	38,7	—
Cernido [Hawking]	43,5	119,8	16,7	54,9	16,2	36,7	12,6	28,4	119,9	190,5	119,9	190,5
Ciclo [Circling]	6,4	13,2	0,3	0,5	1,4	2,6	3,2	5,9	24,8	53,7	24,8	53,7
Caza desde posadero [Perch hunting]	34,6	65,0	43,6	73,1	46,3	88,2	48,3	87,1	24,0	35,3	24,0	35,3
TOTAL	176,9	198,0	128,9	128,5	124,4	127,5	124,5	121,4	257,8	279,5	257,8	279,5
B.E.D.		21,1		-0,4		3,1		-3,1		21,7		21,7

En el caso del Cernicalo Primilla, la minimización del gasto energético se consigue utilizando exclusivamente el método energéticamente más barato; sin embargo, este método proporciona menos energía neta por unidad de tiempo que otros métodos más costosos, con lo cual el tiempo disponible para cazar es un factor limitante para alcanzar el óptimo. De este modo, el aumento de la frecuencia de la caza de vuelo en la primera semana de agosto y en septiembre estaría justificado por la necesidad de atender la mayor demanda energética registrada en esas semanas.

En la primera semana de agosto el tiempo dedicado a la caza fue menor que en semanas posteriores, a pesar de que el fotoperíodo era entonces más largo. Ciertos factores ambientales pudieron reducir el tiempo disponible para dicha actividad. En la primera quincena de agosto desde las 11 a las 14 (h.s.) se observa una reducción de las actividades de caza en relación a periodos posteriores (Fig. 1), que puede ser debido a las elevadas temperaturas registradas en ese intervalo (Fig. 2).

Como se ha visto arriba, los métodos de caza más utilizados no son los de mayor productividad; sin embargo, de la energía neta asociada a cada uno de ellos depende el que se utilicen más o menos los métodos más costosos. Mientras el ave no disponga del suficiente tiempo de caza para utilizar únicamente el método menos costoso, debería tratar de aumentar la energía neta asociada a cada método con el fin de minimizar el gasto energético. Para cada uno de los métodos de caza se espera que el ave procure seleccionar la presa cuyo índice de apetencia (VALVERDE, 1967), o lo que es similar, E/T (STEPHENS y KREBS, 1978) sea mayor.

Dada la variación de disponibilidad de presa durante el día, el uso óptimo de una técnica de caza conlleva un descenso de la rentabilidad de otras técnicas complementarias dirigidas contra un mismo tipo de presa. La presa potencial del cernido es semejante a la de caza desde posadero (obs. pers.); por tanto, la variación de la disponibilidad de presa debe ser similar cuando se usan estas técnicas. Dado el bajo coste energético de la caza desde posadero, su uso puede prolongarse hasta horas en las que la disponibilidad de presa sea menor, sin que ello suponga una quiebra energética en el caso de que la caza no resulte todo lo efectiva que se podría esperar; quizá por ello no hay relación entre el número de ataques por hora de caza mediante este método y el tiempo de uso del mismo. Por el contrario, el cernido, en la segunda quincena de agosto y en septiembre, se utiliza en aquellas horas en las que la disponibilidad de presa estimada es máxima (Fig. 4). Estos hechos sugieren que las primillas trataron de maximizar la energía neta para el cernido, seleccionando las horas de caza más adecuadas para su utilización.

La estrategia alternativa, es decir, la selección del método caza desde posadero en las horas de máxima disponibilidad de presa hubiera producido un aumento de la EDM para satisfacer un balance energético dado. La falta de correlación entre ataques por hora efectuados por el método de caza desde posadero y el tiempo de utilización del cernido, en la primera quincena de

agosto, pudo ser debido a que el 72,8 % del tiempo de utilización del cernido se hizo aprovechando la realización de ciertas labores agrícolas, de modo que la disponibilidad de presa para este método pudo variar con respecto a la de caza desde posadero.

El balance energético diario (BED) ha variado a lo largo del período de estudio, registrando dos momentos diferentes en los que la energía diaria metabolizada (EDM) fue muy superior al gasto energético diario (GED); el primero de ellos ocurrió en la primera semana de agosto y el segundo en el mes de septiembre; entre ambos, transcurrieron tres semanas con bajo consumo de energía, sin que por ello se observe «subalimentación» como sugiere FRANCO (1980a), pues el BED es próximo a cero.

Durante la reproducción, el esfuerzo de los padres por proporcionar suficiente energía a sus pollos les lleva a desequilibrar negativamente su propio balance energético, viéndose reflejado en una pérdida de peso (WIJNANDTS, 1964; DIJKSTRA *et al.*,). Finalizada la reproducción, es necesario una recuperación de la energía perdida obteniendo un BED muy positivo. En el año de estudio los pollos abandonaron el nido a finales de julio, por lo que era de esperar que el incremento del BED se produjera a primeros de agosto.

El aumento del BED en septiembre posiblemente está relacionado con un aumento de las reservas energéticas de cara a la migración. De ser así, la acumulación de reservas se produce en el momento del período *post-reproductor* en que resulta más costosa la obtención de energía para los dos métodos de caza mayoritariamente utilizados (caza desde posadero y cernido), como se desprende de las bajas eficiencias (Tabla 2).

Si la deposición de reservas energéticas se hubiera producido en semanas anteriores, la energía metabolizada para proporcionar el incremento de grasa hubiera sido menor que en septiembre. Por el contrario, el coste de mantenimiento posterior al aumento de grasa se habría incrementado; pues, aunque el incremento de grasa no supone un aumento significativo de la TMB (GIFFORD y ODUM, 1965; KERSTEN y PIERSMA, 1987), el coste de desplazamiento del cuerpo más pesado (KERSTEN y PIERSMA *op. cit.*; véase también MASMAN y KLASSEN, 1987) sería mayor. El resultado final podría haber sido un aumento de la energía metabolizada mediante la otra estrategia, la seguida por las primillas.

Una tercera estrategia, aparentemente más provechosa desde un punto de vista energético, consistiría en adelantar la migración y el engorde premigratorio hasta finales de agosto, cuando la eficiencia de los métodos de caza resulta mayor. El análisis energético de esta opción requeriría un conocimiento más preciso de la disponibilidad de presa en las áreas de invernada. También las condiciones de alimento encontradas en los lugares de paso pueden afectar a la fenología migratoria (SCHNEIDER y HARRINGTON, 1981).

La similitud de la dieta del Cernícalo Primilla y de la Cigüeña Blanca (véase FRANCO y ANDRADA, 1977; LÁZARO, 1984), así como de sus áreas de invernada (BERNIS, 1980), hace pensar que la fenología migratoria de las

primillas puede estar condicionada por otros factores, además de los puramente energéticos, pues la Cigüeña emigra varias semanas antes de lo que lo hicieron los Cernicalos (BERNIS, 1980).

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a los doctores Tomás Santos, José Pablo Veiga, Juan Moreno y Luis María Carrascal por la lectura del manuscrito y sus valiosas sugerencias.

RESUMEN

Se estudia la variación de la actividad y del balance energético diario de *Falco naumanni* a lo largo del periodo premigratorio en una colonia del N. O. de la provincia de Cuenca. El análisis de la actividad de caza lleva a la conclusión de que las primillas escogen la combinación de métodos de acuerdo con el principio de minimización de la energía de Masman *et al.* (1988a). La selección del método de caza está determinada por la demanda energética, tiempo disponible de caza y energía neta asociada a cada método.

El tiempo de caza parece estar limitado por factores ambientales; durante la primera quincena de agosto las elevadas temperaturas registradas del mediodía fueron aparentemente una de las causas de la reducida actividad de caza observada en dicho periodo (Fig. 2).

La utilización de los métodos de caza a lo largo del día sugiere que las primillas utilizaron los métodos de caza más costosos en las horas de máxima disponibilidad de presa, con lo cual también se consigue minimizar la energía metabolizada diariamente.

El estudio de la variación del BED permite diferenciar dos periodos de acumulación de energía. Uno en la primera semana de agosto, que ha sido relacionado con la recuperación energética de la reproducción, y otro en el mes de septiembre, que podría responder a la deposición de grasa de cara a la migración.

PALABRAS CLAVE: *Falco naumanni*, premigración, actividad, selección del método de caza, balance energético.

SUMMARY

Activity, hunting method selection and daily energy budget of Lesser Kestrel (Falco naumanni) during premigratory period

Changes in activity, hunting methods and daily energy budget (BED) of Lesser Kestrel are studied in a farmland of Central Spain during premigratory period.

The results suggest birds choose hunting method according to the principle of energy minimization (Masman *et al.*, 1988a). Hunting method selection is determined by energy demand, available time of foraging and net energy associated to each method.

Time of foraging seems to be limited by environmental conditions. During midday (11-14 h.s.), negative correlations existed between temperature and time of foraging (Fig. 2).

Net energy depends on available prey. Changes in hunting methods during day (Fig. 1) suggest birds used flight-hunting («cernido» and «cicleo») in hours with greatest availability of prey (Fig. 3); in this manner they increase net energy associated to these methods.

Variation in daily energy budget (Table 3) shows two periods of gain energy; one in the first week of August which could be associated to recovery of energy spent in breeding, and other in September which could be associated to migration.

KEY WORDS: *Falco naumanni*, premigration, activity, hunting method selection, energy budget.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSSON, M. (1981). On optimal predator search. *Theor. Pop. Biol.*, 19: 56-86.
- BERNIS, F. (1980). *La migración de las aves en el estrecho de Gibraltar*. Vol. I: Aves planeadoras. Univ. Complutense de Madrid.
- CRAIG, R. J.; E. S. MITCHELL, J. E. MITCHELL (1988). Time and energy budgets of Bald Eagles wintering along the Connecticut river. *J. Field Ornithol.*, 59: 22-32.
- CRAMP, S., y K. E. L. SIMMONS (1980). *The birds of Western Palearctic*. Vol. 2. Oxford Univ. Press, Oxford.
- DAAN, S.; C. DIJKSTRA; R. H. DRENT, y T. MEIJER (1989). Food supply and the annual timing of avian reproduction. Proc. XIX Int. Ornith., pp. 393-407. Ottawa.
- DIJKSTRA, C.; S. DAAN; T. MEIJER; A. J. CAVÉ, y P. B. (1988). Daily and seasonal variations in body mass of the kestrel in relation to food availability and reproduction. *Ardea*, 76: 127-140.
- ETTINGER y KING, J. R. (1980). Time and energy budget of the Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) during the breeding season. *Auk*, 97: 533-546.
- EVANS, P. R. (1976). Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea*, 64: 117-139.
- FRANCO, A. (1980a). Relativa subalimentación de *Falco naumanni* durante el período no reproductor en el valle del Guadalquivir. *Doñana Acta Vert.*, 7 (1): 99-102.
- (1980b). Biología de caza de *Falco numanni*. *Doñana Acta Vert.*, 7(2): 213-227.
- y J. ANDRADA (1977). Alimentación y selección de presa en *Falco naumanni*. *Ardeola*, 23: 137-187.
- GIFFORD, C. E., y E. P. ODUM (1965). Bioenergetics of lipid deposition in the Bobolink, a trans-equatorial migrant. *Condor*, 67: 383-403.
- HOLMES, R. T.; C. P. BLACK, y T. W. SHERRY (1979). Comparative population bioenergetics of three insectivorous passerines in a deciduous forest. *Condor*, 81: 9-20.
- KENDEIGH, S. C.; V. R. DOL'NIK y V. M. GAVRILOV (1977). Avian energetics. In «*Granivorous birds in ecosystems*» (Eds.: J. Pinowski y S. C. Kendeigh). Cambridge Univ. Press.
- KERSTEN, M., y T. PIERSMA (1987). High levels of energy expenditure in Shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
- KING, J. R. (1961). The bioenergetics of vernal premigratory fat deposition in the White-Crowned Sparrow. *Condor*, 63: 128-142.
- KIRKWOOD, J. K. (1983). A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 75A: 1-3.
- KOPLIN, J. R.; M. W. COLLOPY; A. R. BAMMANN, y H. LEVENSON (1980). Energetics of two wintering raptors. *Auk*, 97: 795-806.
- LÁZARO, E. (1984). *Contribución al estudio de la Cigüeña Blanca, Ciconia c. ciconia (L.) en España*. Tesis doctoral. Univ. Complutense de Madrid.
- MASMAN, D.; S. DAAN, y C. DIJKSTRA (1988a). Time allocation in the kestrel (*Falco tinnunculus*) and the principle of energy minimization. *J. Anim. Ecol.*, 57: 411-432.
- ; —; y H. J. A. BELDHUIS (1988b). Ecological energetics of Kestrel: Daily energy expenditure throughout the year based on time-energy budget, food intake and doubly labeled water methods. *Ardea*, 76: 64-81.
- ; M. GORDIUN; S. DAAN, y C. DIJSTRA (1986). Ecological energetics of the European Kestrel: Field estimates of energy intake throughout the year. *Ardea*, 74: 24-39.
- , y M. KLAASSEN (1987). Energy expenditure during free flight in trained and free-living Eurasian Kestrels *Falco tinnunculus*. *Auk*, 104: 603-616.
- MOORE, F. R., y P. A. SIMM (1985). Migratory disposition and choice of diet by the Yellow-rumped Warbler (*Dendroica coronata*). *Auk*, 102: 820-826.
- NORBERG, R. A. (1977). An ecological theory on foraging time and energetics of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.*, 46: 511-529.

- PETTIFOR, R. A. (1983). Seasonal variation and associated energetic implications, in the hunting behaviour of the Kestrel. *Bird Study*, 30: 201-206.
- RIJNSDORP, A.; S. DAAN y C. DIJKSTRA (1981). Hunting in the Kestrel, *Falco tinnunculus*, and the adaptive significance of daily habits. *Oecologia*, 50: 391-406.
- RUDOLPH, S. G. (1982). Foraging strategies of American Kestrels during breeding. *Ecology*, 63: 1268-1276.
- SCHARTZ, R. L., y J. L. ZIMMERMAN (1971). The time and energy budget of the male Dickcissel (*Spiza americana*). *Condor*, 73: 65-76.
- SCHNEIDER, D. C., y B. A. HARRINGTON (1981). Timing of shorebird migration in relation to prey depletion. *Auk*, 98: 801-811.
- SCHOENER, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SHRUBB, M. (1982). The hunting behaviour of some farmland kestrel. *Bird Study*, 29 (2): 121-128.
- STEPHENS, D. W., y J. R. KREBS (1987). *Foraging theory*. Princeton Univ. Press.
- TARBOTON, W. R. (1978). Hunting and the energy budget in the Black-shouldered Kite *Elanus caeruleus*. *Condor*, 80: 88-91.
- TURCEK, F. J. (1966). On plumage quantity in birds. *Ekologia Polska, Ser., A* 14: 617-634.
- UTTER, J. M., y E. A. LEFEBVRE (1973). Daily energy expenditure of Purple Martins (*Progne subis*) during the breeding season: estimates using D2 180 and time budget methods. *Ecology*, 54: 597-604.
- VALVERDE, J. A. (1967). *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. C. S. I. C. Madrid.
- VILLAGE, A. (1983). Seasonal changes in the hunting behaviour of Kestrels. *Ardea*, 71: 117-124.
- WAKELEY, J. S. (1978a). Hunting methods and factors affecting their use by Ferruginous Hawks. *Condor*.
- (1978b): Activity budgets, energy expenditures and energy intakes of nesting Ferruginous Hawks. *Auk*, 95: 667-676.
- WASSER, J. S. (1986). The relationship of energetics of Falconiform birds to body mass and climate. *Condor*, 88, 57-62.
- WUNANDTS, H. (1984). Ecological energetics of the Long-Eared Owl (*Asio otus*). *Ardea*, 72: 1-92.
- ZIMMERMAN, J. L. (1965). Digestive efficiency and premigratory obesity in the Dickcissel. *Auk*, 82: 278-279.

[Recibido: 15-5-1989]