

# Cuidado parental en el flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) en un humedal temporal



Miguel Ángel  
Rendón Martos

Cuidado parental en el flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) en un humedal temporal

Tesis Doctoral  
2015



UNIVERSIDAD  
DE MÁLAGA

# Cuidado parental en el flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) en un humedal temporal

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la  
Universidad de Málaga

**Miguel Ángel Rendón Martos**

Sevilla, diciembre de 2015

Director

**Dr. Juan Aguilar Amat Fernández**

Investigador Científico  
Departamento de Ecología de Humedales  
Estación Biológica de Doñana  
(EBD-CSIC)

Tutor

**Dr. Juan Mario Vargas Yáñez**

Catedrático de Zoología  
Departamento de Biología Animal  
Facultad de Ciencias  
Universidad de Málaga



## Publicaciones y Divulgación Científica

AUTOR: Miguel Ángel Rendón Martos

 <http://orcid.org/0000-0002-3735-7391>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): [riuma.uma.es](http://riuma.uma.es)

Juan Aguilar Amat Fernández, Investigador Científico del CSIC

### ACREDITA

Que D. Miguel Ángel Rendón Martos, Licenciado en Ciencias (Biológicas) por la Universidad de Málaga, ha realizado bajo su dirección las investigaciones contenidas en la presente memoria de Tesis Doctoral, titulada “Cuidado parental en el flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) en un humedal temporal”.

Como director de la misma considero que la presente memoria reúne todos los requisitos para ser sometida a juicio de la Comisión correspondiente, por lo que autorizo su exposición y defensa para la obtención del Grado de Doctora en Biología por la Universidad de Málaga.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmo la presente acreditación en Sevilla a 11 de noviembre de 2015.



Firma del Director:

Dr. Juan Aguilar-Amat Fernández



Firma del Tutor:

Dr. Juan Mario Vargas Yáñez



*A mis padres, Dolores y Manuel*

*A mis Aracelis, chica y grande*



## Índice

	Agradecimientos	1
<i>Capítulo 1.</i>	Introducción general	5
	Objetivos	25
<i>Capítulo 2.</i>	Contribución de los recursos tróficos de las áreas de invernada y nidificación a la reproducción del flamenco común ( <i>Phoenicopus roseus</i> )	41
<i>Capítulo 3.</i>	Estimación de movimientos de aprovisionamiento en el flamenco ( <i>Phoenicopus roseus</i> ) mediante modelos de captura-recaptura	61
<i>Anexo I.</i>	Sexado fenotípico de flamencos adultos	99
<i>Anexo II.</i>	Descripción de los modelos de captura-recaptura multiestado	103
<i>Anexo III.</i>	Cálculo de intervalos de confianza en R	107
<i>Anexo IV.</i>	Tablas de resultados de los modelos multiestado	109
<i>Anexo V.</i>	Tabla de resultados de regresiones logísticas ordinales	118
<i>Capítulo 4.</i>	El tamaño del buche del pollo como un indicador de la frecuencia de aprovisionamiento en flamencos	119
<i>Capítulo 5.</i>	Estimación de las frecuencias de cebas a pollos de flamenco común ( <i>Phoenicopus roseus</i> ) mediante modelos multiestado	149
<i>Anexo VI.</i>	Estimación de la edad de pollos de flamenco a partir de modelos de crecimiento	187
<i>Anexo VII.</i>	Modelos mixtos de la probabilidad de llenado del buche y duración de las cebas	193
<i>Capítulo 6.</i>	Estrategias de aprovisionamiento a los pollos por adultos de flamenco común en un ambiente variable: evidencias mediante análisis de isótopos estables	195
<i>Capítulo 7.</i>	Discusión general	247
	Conclusiones	277



## *Agradecimientos*

La realización de esta memoria de tesis doctoral ha sido posible gracias al esfuerzo de miles de personas que han participado desinteresadamente en las campañas de anillamiento y seguimiento de flamencos en la laguna de Fuente de Piedra y otras colonias del Mediterráneo. A todos ellos quiero expresarles en primer lugar mi más profundo agradecimiento.

Los primeros estudios sobre flamencos los realicé en el Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga. Durante este tiempo se gestó parte de la metodología que se ha desarrollado en este trabajo. Agradezco el apoyo de Luis Javier Palomo, quien siempre me animó a seguir adelante. A Raimundo Real le debo mi interés por los modelos estadísticos. Una conversación con Raimundo es equivalente a una maestría, sólo que mucho más amena y productiva. Juan Mario Vargas ha sido mi director durante todo este tiempo. Sus valiosas enseñanzas me han ayudado a desarrollar el trabajo que he venido realizando hasta ahora y su entrañable amistad ha hecho posible que no desistiera en los peores momentos. Son muchos los compañeros del “Departamento” con los que compartí buenos momentos. A sabiendas de que no mencionaré a muchos de ellos, quiero recordar a Jesús Duarte, Miguel Ángel Farfán, Carmen Fernández, Jesús Olivero, Ana Marcia Barbosa, Irene Cotilla, Antonio Román Muñoz y Matías de las Heras. Con José Carlos Guerrero realicé, entre otras muchas cosas, el seguimiento de la absorción del contenido de los buches de los pollos durante más de 24 horas horrendas, y aun así consintió seguir siendo un buen amigo. Agradezco especialmente a Ana Luz Márquez su colaboración durante la preparación de esta memoria, pero, sobre todo, su amistad y su cariño, demostrados incondicionalmente durante tantos años. Finalmente, quiero recordar a Agustín Antúnez y su inmensa humanidad.

Durante buena parte de mi estancia en Málaga me acogieron en su casa las “las niñas del 4º derecha”: María Jesús Palacios, Silvia Jurado, Rocío López y Purificación Pérez. A todas ellas, muchas gracias por vuestra amistad y hospitalidad.

Los técnicos e investigadores de la Estación Biológica de Doñana también han contribuido a esta tesis, proporcionando datos, participando en el seguimiento y analizando muestreos de campo. Agradezco a Manuel Máñez, del Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana, el haber facilitado los datos de censos aéreos de Doñana. También agradezco a David Aragonés, del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Teledetección de la Estación Biológica de Doñana (LAST-EBD), por los datos de inundación y las imágenes de las marismas del Guadalquivir. Gregorio Toral también me facilitó datos inundación de las marismas. Inmaculada Cintado identificó y preparó las muestras de las presas de los flamencos. Manuel Vázquez preparó las yemas de los huevos y las plumas de los flamencos para el análisis de isótopos estables, además de otras muchas y variadas tareas relacionadas con los flamencos. También he tenido la suerte de trabajar junto a Nicolás Varo y Oscar González en diversos proyectos relacionados con los flamencos. De ambos admiro su buen hacer y su entusiasmo durante el trabajo de campo. A Cristina Ramo y Carmen Díaz-Paniagua, les agradezco sus continuos ánimos y el interés demostrado por que finalizara la tesis, además de las facilidades que me han proporcionado durante estos últimos meses para poder realizar esta memoria. David Serrano y Jordi Figuerola siempre han atendido a mis consultas sobre algunos aspectos de los modelos de captura-recaptura. Andy Green me facilitó abundante bibliografía sobre invertebrados acuáticos de Doñana. A mis compañeros de despacho, Rosa Arribas, Pablo Burraco, Jesús Gómez y Pepe Dorado, gracias por vuestros ánimos, y por soportarme, durante estos últimos meses.

A Juan Aguilar Amat le agradezco, además de su inmensa y (casi) inagotable paciencia, su asesoramiento en todas las fases de esta tesis. Su enorme conocimiento sobre distintos aspectos de la biología de las aves ha proporcionado un marco teórico fundamental para interpretar y discutir los resultados de esta tesis. Trabajando junto a Juan he aprendido mucho, pero me quedan grabadas dos cosas, que “sólo puede afirmarse que una oveja es blanca por el lado que la ves”, repetido insistentemente cuando

quería afirmar más de lo que los resultados evidenciaban, y que “cero también es un *resultado*”.

La mayor parte del trabajo de campo se ha realizado en la Reserva Natural Laguna de Fuente de Piedra. La Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio de la Junta de Andalucía y, más concretamente, la Reserva Natural de la laguna de Fuente de Piedra han proporcionado abundante información y han facilitado el acceso a la Reserva durante los seguimientos de adultos y pollos anillados. Además, el personal de la Reserva se ha implicado en todo momento en las campañas de seguimiento, facilitando nuestro trabajo hasta el punto de que gran parte de él no habría sido posible sin su ayuda. Agradezco la colaboración de Juan Rubio, Antonio Arroyo, Rafael Camarena y Juan Rueda. También agradezco a José Miguel Ramírez su ayuda durante todos estos años de seguimientos. Lola Álvarez, Pedro Pacheco y Manuel Díaz siempre han colaborado de forma entusiasta en todas las actividades realizadas en la laguna de Fuente de Piedra.

Debo hacer una mención especial al director de la Reserva, Manuel Rendón, quien ha sido el principal responsable de que este estudio haya sido posible. Manuel se viene dedicando al estudio de los flamencos desde antes de que en 1986 organizara el primer anillamiento en Fuente de Piedra. En todo este tiempo ha contribuido de forma determinante al estudio de los flamencos en España y fuera de ella, por lo que su experiencia ha sido fundamentales para abordar la presente investigación. En cierta forma, esta tesis no hace más que confirmar lo que mi hermano ya sabía desde hace mucho tiempo.

A Adelheid Studer-Thiersch le agradezco habernos facilitado los datos morfométricos de pollos de flamenco con los que se han realizado los modelos de crecimiento.

Quiero recordar a Alan Johnson, que nos dejó recientemente, por haber sido quien inició los estudios a largo plazo de flamencos y consolidó la red de seguimiento de esta especie a lo largo del Mediterráneo.

A mis padres nunca podré agradecerles suficientemente los sacrificios realizados por mí. Cualquier cosa que dijera sería insuficiente, por lo que a ellos va dedicada esta tesis en primer lugar. También doy las gracias a mis demás hermanos: Pepe, Paco y Juan. Cada uno de ellos, de una u otra forma, han contribuido a que esta tesis se haya realizado.

Finalmente, a mi mujer, Araceli Garrido, y a mi hija, también Araceli, les debo el haber reunido las fuerzas necesarias para terminar esta memoria. Con Araceli (la grande) he compartido muchos años de seguimientos en la colonia de flamencos de Fuente de Piedra. Creo que nadie ha leído tantas anillas de flamenco, y con tanta precisión, en todo el Mediterráneo (es decir, en el mundo), ni conoce mejor a sus “pollos” que Araceli. La mayor parte de los datos de flamencos vistos en la colonia y mucho de los de seguimiento continuo en el Charcón han sido recogidos por ella. Además, se ha encargado de filtrar y mantener la base de datos de observaciones y anillamientos, asignar comportamientos, sexos y edades a cada uno de los individuos anillados, muchas veces a horas intempestivas. Por lo tanto, buena parte de esta tesis también puede considerarla suya. A mi Araceli chica, gracias por acompañarme durante tantas horas de despacho y hacerme ver que hay que terminar “rapidito” para seguir con otras cosas.

# *Capítulo 1*

## **Introducción general**



### ***Cuidado parental: definición e hipótesis***

El término cuidado parental hace referencia a cualquier forma de comportamiento de los reproductores que pueda incrementar el éxito de su descendencia y que es mantenido con tal propósito (Clutton-Brock 1991, Smiseth et al. 2012). Cuando el cuidado parental conlleva el gasto de un recurso utilizado por los padres (tiempo, nutrientes o energía) y dicho gasto implica costes para la eficacia biológica de los padres, se emplean los términos gasto o esfuerzo parental. Cuando el cuidado parental implica una reducción del valor reproductivo residual de los padres se habla de inversión parental (Trivers 1972, Smiseth et al. 2012).

La mayor parte de los organismos se enfrentan al dilema de invertir una cantidad limitada de recursos entre la reproducción actual y la posibilidad de reproducirse en el futuro (Drent y Daan 1980, Boggs 1992, Stearns 1992, Roff 2002), y como resultado la reproducción puede determinar costes que deben haber supuesto presiones selectivas en la evolución de las estrategias vitales de las especies (Williams 1966, Alonso-Álvarez y Velando 2012). Debido a que el cuidado parental puede causar una reducción de la supervivencia de los reproductores, cabe esperar que el esfuerzo destinado a la reproducción presente sea menor que el requerido para maximizar el éxito reproductivo a largo plazo (Williams 1966). Numerosos estudios han tratado de establecer si los padres asumen costes durante la reproducción (p. ej. Nur 1988, Lindén y Møller 1989, Erikstad 1998). Especial atención ha tenido la comparación entre especies longevas y de vida corta, ya que cabe esperar que las primeras sean menos propensas a incrementar el esfuerzo parental si con ello ven reducida su supervivencia (Sæther et al. 1993, Curio 1988, Charlesworth 1994). Sin embargo, existen discrepancias entre diferentes estudios acerca de si las aves longevas regulan el esfuerzo parental respecto a los requerimientos de su prole (p. ej. Golet et al. 1998, Granadeiro et al. 1998, Weimerskirch et al. 2001).

El cuidado parental comprende un rango amplio de comportamientos que incluyen la preparación del nido, la producción de gametos, el

cuidado de los huevos o las crías y el aprovisionamiento de la prole desde el nacimiento hasta la independencia (Clutton-Brock 1991, Smiseth et al. 2012).

La decisión de iniciar un episodio de reproducción depende de que los individuos alcancen un nivel mínimo de condición corporal (Drent y Daan 1980). La producción de gametos suponer un gasto elevado para los reproductores (Clutton-Brock 1991, Monaghan et al. 1998) y su coste puede condicionar el desarrollo de etapas posteriores de la reproducción (Monaghan et al. 1998). En aves, la inversión en la producción de los huevos varía según las estrategias específicas de reproducción (nidícolas-nidífugos, Ar y Yom-Tov 1978) y de los patrones temporales de adquisición y gasto de la energía (Drent y Daan 1980). En general, los organismos desarrollan dos estrategias para el abastecimiento de recursos durante la reproducción: adquirir reservas antes del inicio de la reproducción (*capital breeders*) o utilizar reservas energéticas adquiridas mientras la reproducción tiene lugar (*income breeders*) (Drent y Daan 1980, Stearns 1992). El uso de reservas puede ser fundamental para la formación de los huevos, la incubación y la cría de los pollos si las oportunidades de los reproductores para alimentarse se encuentran limitadas por la disponibilidad de recursos (Martin 1987). Por ejemplo, en ambientes donde existe una limitación estacional de recursos la acumulación de reservas es fundamental para afrontar períodos de escasez de alimento, tanto para asegurar la supervivencia como para efectuar la reproducción (Gauthier et al. 2003). No obstante, la decisión de cuándo y dónde se obtiene el alimento para la reproducción puede tener consecuencias sobre el éxito de la misma (p. ej. costes de transporte, conversión metabólica, predación; Jönsson 1997 para una revisión). Así, los organismos exhiben estrategias intermedias entre el uso exclusivo de reservas o de recursos exógenos para la reproducción (Bonnet et al. 1998, Gauthier et al. 2003, Schmutz et al. 2006, Wheatley et al. 2008).

En especies de aves que dedican cuidado parental se considera que el período de cría de los pollos implica un mayor coste energético que

la formación de los huevos (Martin 1987, Drent y Dann 1980, Lessells 1991, Roff 1992, Stearns 1992). Dado que la obtención de energía se realiza a través de la alimentación, los patrones de forrajeo reflejan la decisión de los padres de invertir en la reproducción (Boggs 1992). Diferentes hipótesis han sido propuestas para explicar el balance entre inversión parental y supervivencia de los reproductores durante la cría de los pollos (Erikstad et al. 2009 y referencias citadas). La *hipótesis del estrés* predice que si los reproductores satisfacen los requerimientos de su descendencia independientemente de la disponibilidad de recursos y/o la calidad de los reproductores, en condiciones ambientales adversas la reproducción sólo supondría costes para los padres (Nur 1984, Golet y Irons 1999). La *hipótesis de inversión fija* propone que los reproductores responden a los requerimientos medios esperados de su descendencia y no a los requerimientos reales, desarrollando un esfuerzo parental fijo durante el período de cría o durante la totalidad del periodo reproductivo para mantener la supervivencia de los padres (Sæther et al. 1993, Navarro y Gonzáles-Solís 2007). Alternativamente, la *hipótesis de la inversión flexible* propone que el esfuerzo parental es regulado en función de los requerimientos de su descendencia. En este caso, el nivel de esfuerzo dependerá de la condición de los padres, aunque también se espera que varíe entre reproductores de diferente edad, calidad o sexo (Bolton 1995, Erikstad et al. 1998, 2009, Velando y Alonso-Álvarez 2003, Weimerskirch et al. 2009), lo que haría del cuidado parental un comportamiento dinámico y variable.

La edad de los padres condiciona el esfuerzo parental (Curio 1983, Clutton-Brook 1988, Newton 1989, Sæther 1990, Forslund y Pärt 1995). Los individuos más jóvenes suelen ser menos exitosos que los de mayor edad o experiencia. Tres mecanismos se han propuestos para explicar la relación entre el incremento de edad y fecundidad. La *hipótesis de restricción (constraint)* propone que al aumentar la edad los reproductores también aumentan sus habilidades competitivas o su experiencia (Curio 1983, Pärt 2001). La *hipótesis de la contención (restraint)* predice el aumento del esfuerzo parental con la edad debido al menor valor reproductivo residual

de los padres o a variaciones en los costes reproductivos (Williams 1966, Pugesek 1981). La tercera hipótesis (*hipótesis de la mortandad diferencial*) propone que reproductores con distinta calidad fenotípica difieren en la edad con que inician la reproducción o respecto a su supervivencia, por lo que dichos fenotipos aparecen o desaparecen progresivamente a nivel de la cohorte (Bregnballe 2006).

El sexo de los reproductores también puede condicionar el esfuerzo parental debido a restricciones fisiológicas (Nisbet 1997), a diferencias en la eficiencia energética ligadas al sexo (Barbraud et al. 1999) o a conflictos entre la pareja (Lessells 2012). En especies que presentan dimorfismo sexual, la diferencia de tamaño entre ambos miembros de la pareja puede afectar a la eficiencia de obtención de alimento. La explotación de diferentes hábitats de forrajeo (González-Solís et al. 2000) o tipos de presas (Forero et al. 2002) beneficia a especies dimórficas ya que reduce la competencia por el alimento. No obstante, la explotación de diferentes hábitats o recursos puede afectar a los patrones de forrajeo (Lewis et al. 2005) y, por lo tanto, al esfuerzo destinado a la cría de los pollos por cada miembro de la pareja (Weimerskirch y Lys 2000).

La cantidad de recursos que los reproductores invierten en la reproducción también depende del tamaño de puesta o las características de la descendencia tales como el sexo, la edad o la condición corporal (Clutton-Brock 1991 para una revisión). La inversión parental aumenta con el valor reproductivo de la descendencia (Erikstad et al. 2009), lo que puede traducirse en patrones crecientes (Ricklefs et al. 1985) o decrecientes (Pugesek 1990) del esfuerzo parental con la edad de los pollos. Los requerimientos energéticos de los pollos incrementan con su edad, siendo máximos durante los picos de crecimiento previos a la emancipación (Drent y Daan 1980), por lo que los padres deben aumentar la tasa de aprovisionamiento para satisfacer dichos requerimientos.

El cuidado parental puede continuar incluso cuando los pollos son capaces de alimentarse por sí mismos. La prolongación del cuidado parental más allá de la edad potencial de emancipación de los pollos

incrementa notablemente la supervivencia de éstos últimos (Weathers et al. 1989) debido a un aumento en su madurez fisiológica o neuronal que les permite mejorar la adquisición en las capacidades de vuelo (Guo et al. 2010) o alimentación (Wheelwright y Templeton 2003) necesarias para independizarse. No obstante, la fecha óptima de emancipación difiere del punto de vista de los reproductores y de los pollos (Trivers 1974). Existe un conflicto entre padres y pollos debido a que los reproductores deben ajustar el esfuerzo parental respecto a las expectativas de su éxito reproductivo a largo plazo (Kilner y Hinde 2012). Así, los reproductores de mayor edad pueden prolongar el cuidado parental debido a su mayor eficiencia de forrajeo (Curio 1983) o a la disminución de sus expectativas de supervivencia (Pugesek 1990). Por otra parte, los pollos pueden independizarse cuando las expectativas de cubrir sus necesidades alimentarias por sí mismos son mayores que si son aprovisionados por los padres (Moreno 1984). No obstante, factores extrínsecos (p. ej. disponibilidad de alimento) pueden influir en la fecha de emancipación de los pollos (Higuchi y Momose 1981, Byle 1990).

La disponibilidad de alimento permite mejorar la condición corporal tanto de los padres como de los pollos y disminuye el conflicto al que se enfrentan los padres de decidir entre invertir en supervivencia o en reproducción (Martin 1987, Drent y Daan 1980, Erikstad et al. 1998). Una mayor disponibilidad de alimento puede aumentar el esfuerzo parental incluso en el caso de especies longevas (Granadeiro et al. 1998, Weimerskich et al. 2001, Baduini y Hyrenbach 2003). En ambientes donde la disponibilidad de alimento es variable, se ha propuesto que las especies longevas deben desistir de la reproducción cuando la disponibilidad de recursos es baja, pero una vez que los recursos alcanzan un nivel mínimo los reproductores deben aumentar su esfuerzo parental aun a costa de su supervivencia (Erikstad et al. 1998). No obstante, se ha comprobado que los costes que asumen los reproductores de especies longevas varían entre especies, a nivel individual individual (Hamer y Furness 1991, Chastel et al. 1995, Pinaud y Wemerskirch 2002, Navarro y González-Solís 2007, Dehnhard y Hennicke 2013), así como con el valor reproductivo de su

descendencia (Erikstad et al. 1997).

Como se ha indicado, el cuidado parental depende de múltiples factores, intrínsecos y extrínsecos, que pueden interaccionar entre sí. Además, estos factores pueden condicionar de forma distinta los diferentes comportamientos que integran el cuidado parental durante la reproducción. El estudio de cómo afectan estos factores al éxito de la reproducción son fundamentales tanto para comprender la ecología de los organismos (Boggs 1992, Stearns 1992) como para el desarrollo de modelos de dinámica poblacional, ya que las variaciones de productividad y supervivencia afectan a las tasas de crecimiento de las poblaciones (Caswell 2001).

### ***Determinación de patrones de cuidado parental***

En aves, el aprovisionamiento de alimento es el principal factor que determina tanto el crecimiento como la supervivencia en pollos que no pueden alimentarse por sí mismos (Martin 1987). La relación entre los patrones de aprovisionamiento de alimento y los componentes del éxito de la reproducción (p. ej. supervivencia o condición corporal de los pollos y los adultos) son empleados como evidencias del valor adaptativo de las estrategias de cuidado parental (p. ej. Dearborn et al. 2001, Weimerskirch et al. 2001, Schwagmeyer y Mock 2008).

Distintos métodos permiten obtener información respecto a la composición y calidad de la dieta, la cantidad de alimento proporcionada a los pollos y la frecuencia del aprovisionamiento, así como el origen de las fuentes de alimento explotadas durante la cría de los pollos (Gremillet et al. 2000, Ropert-Coudert y Wilson 2005, Barret et al. 2007, Burger y Shafer 2008). Sin embargo, la aplicación de dichos métodos depende tanto de limitaciones logísticas como de las características de las especies objeto de estudio. Por lo general, los protocolos para determinar la cantidad y la frecuencia de alimento que reciben los pollos implican la captura de éstos para registrar variaciones de peso (Ricklefs et al. 1985). Además,

las estimaciones de la frecuencia de aprovisionamiento a partir de las variaciones de peso de los pollos requieren conocer la tasa de asimilación de alimento (Bolton 1995, Hamer et al. 1998, Granadeiro et al. 1999). No obstante, en algunas especies nidífugas es difícil recapturar a los pollos de forma regular o su manipulación puede afectar negativamente a su supervivencia. En estos casos, una alternativa para estimar los patrones de aprovisionamiento es el registro a distancia del alimento que los pollos reciben de sus padres (Cézilly et al. 1994, Lecomte 2006) o medidas indirectas de indiquen la cantidad de alimento que los pollos han ingerido (p. ej. tamaño del buche, Collopy 1986, Westmoreland y Best 1987, Blockstein 1989).

A pesar de que la cantidad de alimento que reciben los pollos es consecuencia de los patrones de aprovisionamiento de los padres, pueden existir discrepancias en la determinación del esfuerzo parental dependiendo de que se estudie de forma aislada el estado nutricional de los pollos o se realice un seguimiento directo de los adultos (Granadeiro et al. 1999). La frecuencia de los movimientos de aprovisionamiento puede proporcionar información complementaria sobre el esfuerzo parental ya que no sólo responden a los requerimientos de los pollos, sino que también viene determinada por las necesidades de los reproductores y la disponibilidad de alimento (Weimerskirch 1998, Weimerskirch et al. 2001).

Para determinar patrones de aprovisionamiento se emplean observaciones directa de los episodios de atención a los pollos (Mariette 2011), sistemas automáticos de seguimiento (Rishworth et al. 2014) o registros del número de adultos que regresan a los nidos (Barlow y Croxall 2002), en el caso de especies coloniales. Sin embargo, estos métodos implican un elevado esfuerzo de muestreo y costes económicos que limitan los tamaños muestrales que pueden obtenerse. El desarrollo de métodos estadísticos de captura-recaptura aplicados a observaciones de individuos marcados suponen una alternativa al estudio de los movimientos de los animales (Fujiwara y Caswell 2002, Kendall y Nichols 2002, 2004, Schaub et al. 2004). Estos métodos permiten obtener patrones de comportamiento

relacionadas con el cuidado parental (p. ej. incubación, forrajeo, atención al nido, ceba de los pollos, deserción de los reproductores, emancipación de los pollos) y relacionarlos mediante modelos estadísticos con factores explicativos intrínsecos (edad, sexo, condición corporal) y extrínsecos (variables ambientales) para comprobar hipótesis (p. ej. Schmaltz et al. 2011).

### *Índices de condición corporal*

El estado fisiológico de los individuos condiciona su eficacia biológica. Distintos estimadores de la condición corporal se encuentran relacionados con la inversión parental (para una revisión Brown 1996, Green 2001). Los índices de condición corporal que emplean parámetros morfométricos intentan determinar la cantidad relativa de reservas energéticas respecto al tamaño corporal, para lo que se han empleado diferentes métodos para controlar el efecto del componente estructural de los individuos (Green 2001, Schulte-Hostedde 2005, Peig. y Green 2010). El método más comúnmente empleado calcula los residuos de la relación entre el peso y otras medidas que reflejen el tamaño de los individuos. Sin embargo, las condiciones nutricionales a corto plazo pueden afectar a las estimas de condición corporal. En el caso de aves que almacenan alimento en el buche, el efecto del peso extra debido al alimento puede interferir con las estimaciones de condición corporal (p. ej. Comeau y Keppie 1988). La ingestión reciente de alimento también afecta a los parámetros sanguíneos empleados para determinar el estado corporal de los pollos (p. ej. Amat et al. 2007). Por lo tanto, la estimación de índices de condición corporal deben tener en cuenta el estado nutricional los individuos para ser estimadores fiables del estado fisiológico de los individuos.

La determinación de la condición corporal suele ser más viable en pollos que aun no han adquirido la capacidad de volar que en adultos. En estos últimos es aun más complejo en el caso de especies nidífugas. Una alternativa para determinar el estado fisiológico de los individuos adultos es la estimación visual de las reservas de grasa como índice

semicuantitativo del peso (Owen 1981, Wiersma y Piersma 1995, Ferns y Lang 2003, Madsen y Klaassen 2006, Moriguchi et al. 2006). Además, en algunas especies el perfil abdominal puede experimentar variaciones a corto plazo debidas a la ingestión de agua o alimento (Rendón et al. 2009), por lo que también puede emplearse como un indicador del tiempo destinado a la alimentación.

### ***Determinación de la dieta mediante isótopos estables***

El uso combinado de métodos tradicionales de estimación de la dieta e isótopos estables permite determinar el tipo de presas y la cantidad de alimento ingerida así como las relaciones y estructura de las redes tróficas (Sydeman et al. 1997, Inger y Bearhop 2008). El estudio de isótopos estables permite relacionar la disponibilidad de alimento y la selección de la dieta con el desarrollo de la reproducción (Hobson 1993, Kelly 2000, Forero et al. 2005, El-Hacen et al. 2014). Las técnicas tradicionales empleadas para la valoración de la dieta son laboriosas y suelen ser aplicables durante períodos de tiempo reducidos en relación a la duración de la reproducción. Debido a que la tasa de recambio de los isótopos estables difiere entre tejidos, es posible obtener información de la ecología trófica de los organismos en diferentes escalas temporales (Hobson y Clark 1992, Hobson 1993, Kurle y Worthy 2002, Cherel et al. 2005a). Esto permite realizar inferencias sobre la dieta en períodos previos a la reproducción, por ejemplo la invernada (Bearhop et al. 2004, Cherel et al. 2007, Sorensen et al. 2009), o durante el desarrollo de la misma (Awkerman et al. 2007, Williams et al. 2008) dependiendo del tejido analizado. Por otra parte, como los valores isotópicos de los tejidos varían con la condición fisiológica de los individuos (p. ej. ayuno, estrés, crecimiento) pueden indicar la condición corporal en diferentes fases de la reproducción (Hobson y Clark 1992, Hobson et al. 1993, Bearhop et al. 2000, 2002, Vanderklift y Ponsard 2003, Cherel et al. 2005b, Magrath et al. 2007, Sears et al. 2009, Cruz et al. 2012).

El uso de isótopos estables también permite desarrollar modelos de

mezclas que estiman la contribución de los distintos componentes de la dieta a los tejidos de los consumidores (mezcla). De esta forma es posible inferir la importancia relativa de diferentes fuentes de alimento a lo largo del tiempo y el espacio (Phillips 2001, Phillips y Gregg 2001).

## ***El flamenco común***

### *Taxonomía*

Los flamencos se consideran como un grupo independiente, el Orden *Phoenicopteriformes*, representado tan sólo por la Familia *Phoenicopteridae* que comprende tres géneros: *Phoenicopus*, *Phoeniconaias* y *Phoenicoparrus* (Del Hoyo, 1992). Estos tres géneros se dividen en dos grupos, de acuerdo con la estructura del pico (Jenkin 1957, Del Hoyo 1992). Los géneros *Phoeniconaias* y *Phoenicoparrus* poseen picos más especializados que el género *Phoenicopus* (Del Hoyo 1992). El estudio de secuencias de ADN y marcadores nucleares propone una ligera reorganización de la taxonomía de los flamencos: el flamenco común (*Phoenicopus roseus*, figura 1.1), flamenco del Caribe (*Phoenicopus ruber*) y flamenco chilenos (*Phoenicopus chilensis*) comprenderían el género *Phoenicopus*, mientras que el flamenco enano (*Phoeniconaias minor*) se integraría en el género *Phoenicoparrus* (= *Phoeniconaias*), junto con los flamencos andinos (*Phoenicoparrus andinus*) y de James (*Phoenicoparrus jamesi*) (Torres et al. 2014).

### *Alimentación*

El flamenco común es un macrófago filtrador cuyo sistema de alimentación está dirigido a la explotación de recursos efímeros de humedales temporales altamente fluctuantes (Rendón-Martos 1996). Su sistema de alimentación mediante filtración es único entre las aves (Jenkin 1957, Zweers et al. 1995, Mascitti et al. 2002) y le permite capturar partículas comprendidas entre 500  $\mu\text{m}$  y 6000  $\mu\text{m}$ , aunque también puede capturar presas mayores picoteando la superficie del agua. La principal



**Figura 1.1. Arriba: hembra (izquierda) y macho (derecha) adultos de flamenco común. Abajo: Adultos (izquierda) y pollos (derecha) de flamenco común.**



**Figura 1.2.** Flamencos incubando en la colonia y en cortejo en la laguna de Fuente de Piedra

fuelle de alimento del flamenco son los invertebrados, así como sus larvas y huevos (insectos, crustáceos, gasterópodos, anélidos y arácnidos) aunque también alimentarse de semillas de plantas acuáticas y materia orgánica (Johnson y Cézilly 2007).

### *Reproducción*

Tres factores determinan la implantación de una colonia de flamencos: nivel de agua suficiente, existencia de islotes aislados de las orillas y presencia de alimento en el mismo humedal y en áreas circundantes (Johnson 1992, Rendón-Martos y Johnson 1996) (figura 1.2). Los flamencos forman parejas de edades similares que no son mantenidas en años sucesivos (Cézilly et al. 1997).

Las hembras ponen un solo huevo que es incubado por ambos miembros de la pareja durante 28 – 29 días. Machos y hembras se alternan durante la incubación y tienden a destinar una proporción de tiempo similar (Cézilly 1993), aunque los machos suele permanecer períodos de incubación continuos más prolongados que las hembras (media: 2,9 [rango: 1 – 7] días



**Figura 1.3. Flamenco macho adulto cebando un pollo.**

vs. 2,3 [1 – 6] días, respectivamente; Rendón-Martos et al. 2000). Las hembras son más propensas a la deserción del nido, probablemente por asumir los costes derivados de la formación del huevo y a su menor tamaño (Cézilly 1993). También los individuos más jóvenes desertan de la incubación más frecuentemente (Schmaltz et al. 2011). Una vez se ha producido la eclosión del huevo, el pollo es asistido en el nido por ambos miembros de la pareja durante una media de 1,6 (1 – 3) días hasta que el pollo abandona el nido a los 9 – 12 días de edad (Rendón-Martos et al. 2000) y se incorpora a las guarderías. La frecuencia con la que ambos miembros

de la pareja deben alternarse en la incubación y el cuidado del pollo en el nido limitan la capacidad de los padres para desplazarse a humedales distantes a alimentarse, por lo que la disponibilidad de alimento en las inmediaciones de la colonia debe ser importante para el mantenimiento de los reproductores en los estadios tempranos de la reproducción (Rendón-Martos 1996). Los flamencos alimentan a sus pollos mediante secreciones holocrinas que son producidas por células epiteliales del tracto superior del esófago de ambos padres (Studer-Thiersch 1967). Las secreciones son ricas en grasas y proteínas (Lang 1963, Ward et al. 2001, Dierenfeld et al. 2009) y contienen moduladores de la respuesta inmune y de la flora intestinal (Eraud et al. 2008, Gillespie et al. 2012) así como carotenoides y células sanguíneas (Fox 1975). Los padres regurgitan las secreciones directamente sobre el pico del pollo (figura 1.3). Cuando los pollos son pequeños los adultos pueden alimentarlos varias veces al día, pero conforme éstos crecen las cebas se distancian hasta que dejan de ser cebados diariamente (Rendón-Martos et al. 2000, Johnson y Cézilly

2007). La duración de las cebas se prolonga al aumentar la edad de los pollos, pudiendo durar más de 30 minutos cuando los pollos tienen edades próximas a la de la emancipación (Cézilly et al. 1994). Los padres alimentan a los pollos durante los tres meses que transcurren hasta que éstos se independizan.

En las zonas de nidificación las condiciones necesarias para el establecimiento de la colonia de reproducción no implican la disponibilidad de alimento suficiente para cubrir los requerimientos durante la cría de los pollos, por lo que los flamencos deben desplazarse frecuentemente a otros humedales para alimentarse (Baldassarre y Arengo 2000, Rendón-Martos et al. 2000, Amat et al. 2005, Johnson y Cézilly 2007).

#### *La colonia de reproducción de flamencos de Fuente de Piedra*

La laguna de Fuente de Piedra (37° 07' N, 04° 46' W) es la única laguna salobre estacional donde el flamenco común se reproduce regularmente en el Mediterráneo Occidental (figura 1.4A). Este humedal es una laguna endorreica de 1400 ha situada a 400 ms.n.m que ocupa el nivel más bajo de una cuenca de 15350 ha (Linares 1990). La colonia de Fuente de Piedra puede albergar >36% de la población reproductora de flamencos común y producir el 40% de los pollos del Mediterráneo Occidental.

La población de flamencos de Fuente de Piedra varía considerablemente anual y estacionalmente debido al nivel de agua y al establecimiento o no de la colonia de reproducción (Rendón-Martos 1996, Rendón-Martos et al. 2009a). El nivel de agua de la laguna determina el establecimiento de la colonia de reproducción al favorecer el aislamiento de los territorios de nidificación, impedir el acceso a los predadores terrestres y aumentar la disponibilidad de alimento durante el período de incubación y de nacimiento de los pollos. En los años que se establecen colonias de reproducción, su éxito depende del nivel de inundación de la laguna (Rendón-Martos 1996). Por otra parte, el número de parejas reproductoras, el número de pollos nacidos y la duración del periodo de los nacimientos vienen determinados



**Figura 1.4. (A) Vista aérea de la laguna de Fuente de Piedra. (B) La Isla de Senra acoge regularmente a la colonia de reproducción de flamencos.**



Fotografía: Manuel Rendón-Martos

**Figura 1.5. Bandos de flamencos salen de la laguna de Fuente de Piedra al anochecer hacia las zonas de alimentación.**

por los recursos disponibles en las Marismas del Guadalquivir (Rendón-Martos et al. 2000).

La colonia de reproducción se establece si a finales de invierno-principios de primavera el nivel del agua en la laguna tiene, como mínimo, 30 cm de profundidad. El número de núcleos coloniales varía anualmente entre uno y 11, dependiendo del número de parejas que acometan la reproducción y la disponibilidad de islotes de cría que queden aislados (Rendón-Martos 1996). Las colonias suelen instalarse sobre los restos de los antiguos diques salineros (Figura 1.4B), aunque cuando el nivel de agua de la laguna supera el metro de profundidad la colonia se instala en islotes naturales (Rendón-Martos et al. 2009a).

La construcción de los nidos se inicia entre febrero y abril y las puestas pueden prolongarse hasta junio. Los picos de abundancia de flamencos en la laguna acontecen entre marzo y mayo coincidiendo con el período de incubación. Conforme nacen los pollos, los adultos se desplazan a otros humedales para alimentarse debido a que la laguna se seca durante

el verano (Figura 1.5). Cuando los flamencos vuelven desde las zonas de alimentación, tras cebar a los pollos suelen permanecer durante el día en las escasas zonas de Fuente de Piedra que quedan inundadas, antes de retornar de nuevo a las zonas de alimentación (Rendón-Martos 1996) (figura 1.6A).

Los principales humedales donde los flamencos que crían en Fuente de Piedra obtienen alimento para sus pollos son las marismas del Guadalquivir y del Odiel, así como la bahía de Cádiz (Rendón-Martos et al. 2000, Amat et al. 2005), aunque algunos flamencos pueden llegar incluso hasta los humedales del sur de Alicante, distantes 400 kilómetros de Fuente de Piedra (Amat et al. 2005).

Desde 1986 se viene desarrollando un programa de anillamiento y seguimiento por parte de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía (Rendón-Martos et al. 2009a, b). Los pollos de flamenco son marcados con una anilla de metal y otra plástica con un código alfanumérico que permite identificar a cada individuo a una distancia de 300 m (figura 1.6B). Entre 1986 y 2007 se anillaron 14221 pollos (media anual del 11% del total), de los que se han realizado >100000 reavistamientos (Rendón-Martos et al. 2009a), principalmente durante el período de reproducción.



**Figura 1.6. (A) Desembocadura del arroyo del Charcón en la laguna de Fuente de Piedra. Esta es una de las pocas zona inundada en la laguna de que disponen los flamencos para alimentarse y beber durante el verano. (B) Observatorio de la colonia de flamencos de la isla de Senra.**



## ***Objetivos***

En la presente memoria de tesis se estudian los patrones de cuidado parental del flamenco común en humedales temporales y cómo dichos patrones pueden verse afectados por factores intrínsecos y extrínsecos a lo largo de la reproducción. Con tal fin, se han planteado los siguientes objetivos:

- *Capítulo 2*

El flamenco común es un ave de gran tamaño que se reproduce en humedales estacionales, por lo que la acumulación de reservas durante la invernada facilitaría la reproducción cuando el alimento escasea en la colonia.

Objetivo I: Determinar la contribución relativa de los recursos tróficos de las zonas de invernada y el sitio de reproducción a la formación de los huevos mediante el análisis de isótopos estables.

Objetivo II: Analizar la influencia del origen de la dieta (tipo de humedal) sobre el tamaño de los huevos.

- *Capítulo 3*

Los flamencos deben desplazarse a áreas de alimentación distantes de los sitios de reproducción durante la cría de los pollos debido a que los humedales donde se reproducen suelen secarse. Esta especie presenta dimorfismo sexual en tamaño que puede afectar a los patrones de forrajeo y, por lo tanto, a los movimientos entre la colonia y las áreas de alimentación. La interacción del género de los padres con otros factores intrínsecos y extrínsecos puede condicionar el esfuerzo parental destinado a la cría de los pollos. Es necesario establecer modelos estadísticos que permitan determinar patrones de movimiento a partir de las observaciones de individuos marcados.

Objetivo III: Establecer los patrones de movimiento de los flamencos reproductores durante el período de cría de los pollos mediante

modelos de captura-recaptura y determinar los factores intrínsecos (sexo y edad de los padres) y extrínsecos (edad de los pollos, fecha de puesta y período de observación) que explican dichos patrones.

Objetivo IV: Comprobar si existen diferencias entre los miembros de la pareja en el uso de las áreas forrajeo y los niveles tróficos sobre los que se alimentan empleando isótopos estables.

#### • *Capítulo 4*

En el flamenco común no es posible obtener medidas directas de los patrones de aprovisionamiento mediante la captura repetida de sus pollos. Además, los índices de condición corporal de los pollos pueden estar afectados por la cantidad de alimento que éstos almacenan en el digestivo, por lo que es necesario controlar su efecto.

Objetivo V: Estimar la cantidad de alimento que los padres proporcionan a sus pollos.

Objetivo VI: Determinar el período de absorción del contenido del buche de los pollos para estimar la frecuencia de las cebas.

Objetivo VII: Analizar cómo afecta el alimento almacenado en el buche de los pollos a las estimas de condición corporal.

Objetivo VIII: Comprobar si la frecuencia anual de pollos cebados está relacionada con su condición corporal y puede emplearse como un indicador del esfuerzo parental.

#### • *Capítulo 5*

El flamenco común alimenta a sus pollos mediante secreciones, por lo que podría regular los patrones de aprovisionamiento variando la cantidad de alimento proporcionada en cada visita al sitio de reproducción. Es necesario desarrollar modelos estadísticos que puedan aplicarse a medidas indirectas del estado nutricional de los pollos para determinar patrones de aprovisionamiento.

Objetivo IX: Determinar si los padres regulan la cantidad de alimento que proporcionan a sus pollos en cada visita a la colonia en función de la edad de estos últimos. Para ello se aplican modelos de captura-recaptura multiestado a observaciones de pollos marcados con distintas categorías de tamaño de buche y se estudia la duración de las cebas.

- *Capítulo 6*

El grado de inundación de los humedales temporales donde se alimentan los flamencos es muy variable debido a la irregularidad interanual de las precipitaciones. Los flamencos podrían ajustar el esfuerzo parental durante la cría de los pollos dependiendo de la disponibilidad de recursos tróficos en las áreas de alimentación o, por el contrario, podrían incrementar dicho esfuerzo para compensar la falta de recursos. Es posible conocer el origen de los recursos destinados a la reproducción (endógenos y exógenos) mediante el estudio de los valores isotópicas de los tejidos de los pollos y las secreciones de los reproductores.

Objetivo X: Comprobar si a la disponibilidad de humedales temporales afecta a la frecuencia de aprovisionamiento y la condición corporal de los pollos de flamenco.

Objetivo XI: Analizar mediante el análisis de isótopos estables la contribución de los recursos tróficos de los humedales temporales y persistentes a la cría de los pollos durante dos años con condiciones pluviométricas distintas.

Objetivo XII: Relacionar la disponibilidad de áreas de alimentación durante la cría de los pollos con la movilización de reservas endógenas en pollos y reproductores mediante el análisis de isótopos estables.

### ***Bibliografía***

- Alonso-Álvarez, C. y Velando, A. 2012. Benefits and costs of parental care. - En: N.J. Royle, P.T. Smiseth y M. Kölliker (eds.). *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, pp. 40-61.
- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Biol. Cons.*, 125: 183-192.
- Amat, J.A., Hortas, F., Arroyo, G.M., Rendón, M.A., Ramírez, J.M., Rendón-Martos, M., Pérez-Hurtado, A. y Garrido, A. 2007. Interannual variations in feeding frequencies and food quality of greater flamingo chicks (*Phoenicopterus roseus*): evidence from plasma chemistry and effects on body condition. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.*, 147: 569-576.
- Ar, A. y Yom-Tov, Y. 1978. The Evolution of Parental Care in Birds. *Evolution*, 32: 655-669.
- Arengo, F. y Baldassarre, G. A. 1995. Effects of food density on the behavior and distribution of nonbreeding American Flamingos in Yucatan, Mexico. *Condor*, 97: 325-334.
- Awkerman, J. A., Hobson, K. A. y Anderson, D. J. 2007. Isotopic ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) evidence for intersexual foraging differences and temporal variation in habitat use in waved albatrosses. *Can. J. Zool.*, 85: 273-279.
- Baduini, C.L., Hyrenbach K.D. 2003. Biogeography of procellariiform foraging strategies: does ocean productivity influence provisioning? *Mar. Ornithol.*, 31: 101-112.
- Baldassarre, G.A. y Arengo, F. 2000. A review of the ecology and conservation of Caribbean Flamingos in Yucatán. *Waterbirds*, 23 (Special Publication 1): 70-79
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Robertson, G.G. y Jouventin, P. 1999. Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *J. Anim. Ecol.*, 68: 1179-1192.
- Barlow, K.E. y Croxall, J.P. 2002. Provisioning behaviour of Macaroni Penguins *Eudyptes chrysolophus*. *Ibis*, 144: 248-258.

- Barrett, R.T., Camphuysen, K.C., Anker-Nilssen, T., Chardine, J.W., Furness, R.W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M.F., Montevecchi, W.A. y Veit, R.R. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 1675-1691.
- Bearhop S., Teece, M.A., Waldron, S. y Furness, R.W. 2000. Influence of lipid and uric acid on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of avian blood: implications for trophic studies. *Auk*, 117: 504-507.
- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S.C. y Furness, R. W. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol. Biochem. Zool.*, 75: 451-458.
- Bearhop, S., Hilton, G.M., Votier, S. C. y Waldron, S. 2004. Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proc. R. Soc. B*, 271(Suppl 4): S215-S218.
- Blockstein, D.E. 1989. Crop milk and clutch size in Mourning Doves. *Wilson Bull.*, 101: 11-25.
- Boggs, C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Funct. Ecol.*, 6: 508-518.
- Bolton, M. 1995. Experimental evidence for regulation of food delivery to storm petrel, *Hydrobates pelagicus*, nestlings: the role of chick body condition. *Anim. Behav.*, 50: 231-236.
- Bonnet, X., Bradshaw, D. y Shine, R. 1998. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos*, 83: 333-342.
- Bregnballe, T. 2006. Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *J. Avian Biol.*, 37: 149-157.
- Brown, M.E. 1996. Assessing body condition in birds. - En: V. Nolan y E.D. Ketterson, (eds.). *Current Ornithology*, Vol. 13. Plenum Press, New York, pp. 67-135.
- Burger, A.E. y Shaffer, S.A. 2008. Perspectives in ornithology application of tracking and data-logging technology in research and conservation of seabirds. *Auk*, 125: 253-264.
- Byle, P.A.F. 1990. Brood division and parental care in the period between

- fledging and independence in the dunnock (*Prunella modularis*). *Behaviour*, 113: 1-20.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Cézilly, F. 1993. Nest desertion in the great flamingo, *Phoenicopterus ruber roseus*. *Anim. Behav.*, 45: 1038-1040.
- Cézilly, F., Tourenq, C. y Johnson, A. 1994. Variation in parental care with offspring age in the Greater Flamingo. *Condor*, 96: 809-812.
- Cézilly, F., Boy, V., Tourenq, C.J. y Johnson, A. 1997. Age-assortative pairing in the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, 139: 331-336.
- Charlesworth, B. 1994. *Evolution in age-structured populations. Cambridge Studies in Mathematical Biology 1*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. y Jouventin, P. 1995. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, 76: 2240-2246.
- Cherel, Y., Hobson, K.A. y Hassani, S. 2005a. Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiol. Biochem. Zool.*, 78: 106-115.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Bailleul, F. y Groscolas R. 2005b. Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology*, 86: 2881-2888.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C. y Vanpe, C. 2007. Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *J. Anim. Ecol.*, 76: 826-836.
- Clutton-Brock, T.H. 1988. *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, New Jersey.
- Collopy, M.W. 1986. Food consumption and growth energetics of nestling Golden Eagles. *Wilson Bull.*, 98: 445-458.

- Comeau, R.M. y Keppie, D.M. 1988. Crop weights used to adjust body weights of live Spruce Grouse. *J. Wildl. Manage.*, 53: 818-819.
- Cruz, L.L., McGill, R.A., Goodman, S.J. y Hamer, K.C. 2012. Stable isotope ratios of a tropical marine predator: confounding effects of nutritional status during growth. *Mar. Biol.*, 159: 873-880.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, 125: 400-404.
- Curio, E. 1988. Relative and realized lifespan and delayed cost of parental care. *Amer. Nat.*, 131: 825-836.
- Dearborn, D.C. 2001. Body condition and retaliation in the parental effort decisions of incubating great frigatebirds (*Fregata minor*). *Behav. Ecol.*, 12: 200-206.
- Dehnhard, N. y Hennicke, J.C. 2013. Leucocyte profiles and body condition in breeding brown boobies and red-tailed tropicbirds: effects of breeding stage and sex. *Aust. J. Zool.*, 61: 178-185.
- Del Hoyo J., Elliott, A. y Sargatal, J. (eds.). 1992. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. Lynx Editions, Barcelona.
- Dierenfeld, E., Macek, M., Snyder, T., Vince, M. y Sheppard, C. 2009. A simple and effective egg-based hand-rearing diet for flamingos. - En: M. Clauss, A. Fidgett, T. Huisman, G. Jansen y J. Nijboer, (eds.). *Zoo Animal Nutrition IV*. Filander Verlag, Fürth, pp. 37-46.
- Drent, R.H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- El-Hacen, E.H.M., Piersma, T., Jouta, J., Overdijk, O. y Lok, T. 2014. Seasonal variation in the diet of spoonbill chicks in the Wadden Sea: a stable isotopes approach. *J. Ornithol.*, 155: 611-619.
- Eraud, C., Dorie, A., Jacquet, A. y Faivre, B. 2008. The crop milk: a potential new route for carotenoid-mediated parental effects. *J. Avian Biol.*, 39: 247-251.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. y Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology*, 79: 1781-1788.
- Erikstad, K.E., Sandvik, H., Fauchald, P. y Tveraa, T. 2009. Short-and

- long-term consequences of reproductive decisions: an experimental study in the puffin. *Ecology*, 90: 3197-3208.
- Erikstad, K.E., Asheim, M., Fauchald, P., Dahlhaug, L., Tveraa, T. y Dahlhaug, P. 1997. Adjustment of parental effort in the puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 40: 95-100.
- Ferns, P.N y Lang, A. 2003. The value of immaculate mates: relationships between plumage quality and breeding success in shelducks. *Ethology*, 109: 521-432.
- Forero, M.G., Hobson, K.A., Bortolotti, G.R., Donázar, J.A. y Bertellotti, M. 2002 Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 234: 289-299.
- Forero, M.G., González-Solís, J., Hobson, K.A., Donázar, J.A., Bertellotti, M., Blanco, G. y Bortolotti, G.R. 2005. Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 296: 107-113.
- Forslund, P. y Pärt, T. 1995. Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 374-378.
- Fujiwara, M. y Caswell, H. 2002. A general approach to temporary emigration in mark-recapture analysis. *Ecology*, 83: 3266-3275.
- Gauthier, G., Bêty, J. y Hobson, K.A. 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 84: 3250-3264.
- Gillespie, M.J., Crowley, T.M., Haring, V.R., Wilson, S.L., Harper, J.A., Payne, J.S., Green, D., Monaghan, P., Donald, J.A., Nicholas, K.R. y Moore, R.J. 2013. Transcriptome analysis of pigeon milk production-role of cornification and triglyceride synthesis genes. *BMC genomics*, 14: 169.
- Golet, G.H. y Irons, D.B. 1999. Raising young reduces body condition and fat stores in Black-legged Kittiwakes. *Oecologia*, 120: 530-538.
- Golet, G.H., Irons, D.B. y Estes, J. A. 1998. Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes. *J. Anim. Ecol.*, 67: 827-841.

- González-Solis, J., Croxall, J.P. y Wood, A.G. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos*, 90: 390-398.
- Granadeiro, J.P., Burns, M.D. y Furness, R. W. 1999. Food provisioning to nestling shearwaters: why parental behaviour should be monitored? *Anim. Behav.*, 57: 663-671.
- Granadeiro, J.P., Nunes, M., Silva, M.C. y Furness, R.W. 1998. Flexible foraging strategy of Cory's shearwater *Calonectris diomedea* during the chick rearing period. *Anim. Behav.*, 56: 1169-1176.
- Green, A. J. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, 82: 1473-1483.
- Gremillet, D. Storch, S. y Peters, G. 2000. Determining food requirements in marine top predators: a comparison of three independent techniques in Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo carbo*. *Can. J. Zool.*, 78: 1567-1579.
- Guo, H., Cao, L., Peng, L., Zhao, G. y Tang, S. 2010. Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the red-footed booby. *Condor*, 112: 38-47.
- Hamer, K.C. y Furness, R.W. 1991. Age-specific breeding performance and reproductive effort in great skuas *Catharacta skua*. *J. Anim. Ecol.*, 60: 693-704
- Hamer, K.C., Lynnes, A.S. y Hill, J.K. 1998. Regulation of chick provisioning rate in Manx Shearwaters: experimental evidence and implications for nestling obesity. *Funct. Ecol.*, 12: 625-630.
- Higuchi, H. y Momose, H. 1981. Deferred independence and prolonged infantile behaviour in young varied tits, *Parus varius*, of an island population. *Anim. Behav.*, 29: 523-528.
- Hobson, K.A. 1993. Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 95: 7-18.
- Hobson, K.A. y Clark, R.G. 1992. Assessing avian diets using stable-isotope analysis. I.: Turnover of carbon-13. *Condor*, 94: 181-188.
- Inger, R. y Bearhop, S. 2008. Applications of stable isotope analyses to

- avian ecology. *Ibis*, 150: 447-461.
- Jenkin, P.M. 1957. The filter-feeding and food of flamingoes (*Phoenicopteri*). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 240: 401-493.
- Johnson, A. 1992. *Les flamants de Camargue*. Parc Naturel Regional de Camargue.
- Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T & AD Poyser, London.
- Jönsson K.I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- Kendall, W.L. y Nichols, J.D. 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology*, 83: 3276-3284.
- Kendall, W.L. y Nichols, J.D. 2004. On the estimation of dispersal and movement of birds. *Condor*, 106: 720-731.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can. J. Zool.*, 78: 1-27.
- Kilner, R.M. y Hinde, C.A. 2012. Parent-offspring conflict. - En: N.J. Royle, P.T. Smiseth y M. Kölliker (eds.). *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, pp. 119-132.
- Kurle, C. M. y Worthy, G. A. 2002. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236: 289-300.
- Lang, E. M. 1963. Flamingoes raise their young on a liquid containing blood. *Experientia*, 19: 532-533.
- Lecomte, N., Kuntz, G., Lambert, N., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Le Maho, Y. y Bost, C.-A. 2006. Alloparental feeding in the King Penguin. *Anim. Behav.* 71: 457-462.
- Lessells, C.M. 1991. The evolution of life histories. - En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, pp. 32-68.
- Lessells, C.M. 2012. Sexual conflict. - En: N.J. Royle, P.T. Smiseth y M. Kölliker (eds.). *The evolution of parental care*. Oxford University

- Press, Oxford, pp. 150-170.
- Lewis, S., Schreiber, E.A., Daunt, F., Schenk, G.A., Orr, K., Adams, A., Wanless, S. y Hamer, K.C. 2005. Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis*, 147, 408-414.
- Linares, L. 1990. *Hidrología de la laguna de Fuente de Piedra (Málaga)*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- Lindén, M. y Møller, A. P. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 367-371.
- Madsen, J. y Klaassen, M. 2006. Assessing body condition and energy budget components by scoring abdominal profiles in free-ranging pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*. *J. Avian Biol.*, 37: 283-287
- Magrath, M.J.L., Van Lieshout, E., Pen, I., Visser, G.H. y Komdeur, J. 2007. Estimating expenditure on male and female offspring in a sexually size-dimorphic bird: a comparison of different methods. *J. Anim. Ecol.*, 76: 1169-1180.
- Mariette, M.M., Pariser, E.C., Gilby, A.J., Magrath, M.J., Pryke, S.R. y Griffith, S.C. 2011. Using an electronic monitoring system to link offspring provisioning and foraging behavior of a wild passerine. *Auk*, 128: 26-35.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *A. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Mascitti, V. y Osvaldo Kravetz, F. 2002. Bill morphology of South American flamingos. *Condor*, 104: 73-83.
- Monaghan, P. Nager, R.G. y Houston, D.C. 1998. The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 1731-1735.
- Moreno, J. 1984. Parental care of fledged young, division of labor, and the development of foraging techniques in the Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe L.*). *Auk*, 101: 741-752.
- Moriguchi, S., Amano, T., Ushiyama, K., Fujita, G. y Higuchi, H. 2006. The relationship between abdominal profile index and body condition of Greater White-fronted Geese *Anser albifrons*. *Ornithol. Sci.*, 5: 193-198.

- Navarro, J. y González-Solís, J. 2007. Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia*, 151: 150-160.
- Newton, I. 1989. *Lifetime reproduction in birds*. Academia Press, London.
- Nisbet, I.C.T. 1997. Female common terns *Sterna hirundo* eating mollusc shells: evidence for calcium deficits during egg laying. *Ibis*, 139: 400-401.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.*, 53: 479-496.
- Nur, N. 1988. The cost of reproduction in birds: an examination of the evidence. *Ardea*, 76: 155-168.
- Owen, M. 1981. Abdominal profile - a condition index for wild geese in the field. *J. Wildl. Manag.*, 45: 227-230.
- Pärt, T. 2001. Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proc. R. Soc. B*, 268: 2267-2271.
- Peig, J. y Green, A.J. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Funct. Ecol.*, 24: 1323-1332.
- Phillips, D.L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*, 127: 166-170.
- Phillips D.L. y Gregg J.W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*, 127:171-179.
- Pinaud, D. y Weimerskirch, H. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos*, 99: 141-150.
- Pugesek, B.H. 1981. Increased reproductive effort with age in the California gull (*Larus californicus*). *Science*, 212: 822-823.
- Pugesek, B.H. 1990. Parental effort in the California Gull: tests of parent-offspring conflict theory. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 211-215
- Rendón, M.A., Garrido, A., Amat, J.A. y Rendón-Martos, M. 2009. Monitoring of Greater Flamingo colonies: some proposals for

- measuring and interpreting results. *Flamingo*, Special Publication, 1: 62-75.
- Rendón-Martos, M. 1996. *La laguna Fuente de Piedra en la dinámica de la población de flamencos (Phoenicopterus ruber roseus) del Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Rendón-Martos, M. y Johnson, A. R. 1996. Management of nesting sites for Greater Flamingos. *Colon. Waterbirds*, 19: 167-183.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Ramírez, J. M. 2009a. Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* monitoring and conservation at Fuente de Piedra Lake. *Flamingo*, Special Publication, 1: 1-11.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Amat, J.A. 2009b. El flamenco común. - En: M. Máñez y M. Rendón-Martos (eds.). *El morito, la espátula y el flamenco en España. Población en 2007 y método de censo*. SEO/BirdLife, Madrid, pp. 57-93.
- Rendón-Martos, M., Vargas, J. M., Rendón, M.A., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2000. Nocturnal movements of breeding Greater Flamingos in southern Spain. *Waterbirds*, 23 (Special Publication 1): 9-19.
- Ricklefs, R.E., Day, C., Huntington, C. y Williams, J. 1985. Variability in feeding rate and meal size of Leach's storm-petrel at Kent Island, New Brunswick. *J. Anim. Ecol.*, 54: 883-898.
- Rishworth, G.M., Tremblay, Y., Green, D.B. y Pistorius, P.A. 2014. An automated approach towards measuring time-activity budgets in colonial seabirds. *Methods Ecol. Evol.*, 5: 854-863.
- Roff, D.A. 1992. *Evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution* (Vol. 7). Sinauer Associates, Sunderland.
- Ropert-Coudert, Y. y Wilson, R.P. 2005. Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front. Ecol. Environ.*, 3: 437-444.
- Sæther, B. E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Curr. ornithol.*, 7: 251-283.
- Sæther, B.E., Andersen, R. y Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost

of reproduction in the Antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33: 147-150.

Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B.R. y Pradel, R. 2004. Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology*, 85, 2107-2113.

Schmaltz, L., Cézilly, F. y Béchet, A. 2011. Using multistate recapture modelling to assess age-specific bottlenecks in breeding success: a case study in the greater flamingo *Phoenicopterus roseus*. *J. Avian Biol.*, 42: 1-9.

Schmutz, J.A., Hobson, K.A. y Morse, J.A. 2006. An isotopic assessment of protein from diet and endogenous stores: effects on egg production and incubation behaviour of geese. *Ardea*, 94: 371-384.

Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. y Hickling, G.J. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology*, 86: 155-163.

Schwagmeyer, P.L. y Mock, D.W. 2008. Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Anim. Behav.*, 75: 291-298.

Sears, J., Hatch, S.A. y O'Brien, D.M. 2009. Disentangling effects of growth and nutritional status on seabird stable isotope ratios. *Oecologia*, 159: 41-48.

Smiseth, P.T., Kölliker, M. y Royle, N.J. 2012. What is parental care? - En: N.J. Royle, P.T. Smiseth y M. Kölliker (eds.). *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, pp. 1-17.

Sorensen, M.C., Hipfner, J.M., Kyser, T.K. y Norris, D. R. 2009. Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *J. Anim. Ecol.*, 78: 460-467.

Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Oxford.

Studer-Thiersch, A. 1967. Beitrage zur brutbiologie der flamingos (*Gattung phoenicopterus*). *Zool. Gart.*, 34: 159-229.

Sydeman, W.J., Hobson, K.A., Pyle, P. y McLaren, E. B. 1997. Trophic relationships among seabirds in central California: combined stable

- isotope and conventional dietary approach. *Condor*, 99: 327-336.
- Torres, C.R., Ogawa, L.M., Gillingham, M.A., Ferrari, B. y Van Tuinen, M. 2014. A multi-locus inference of the evolutionary diversification of extant flamingos (*Phoenicopteridae*). *BMC Evol. Biol.*, 14: 36.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. - En: B. Campbell (ed.). *Sexual Selection & the Descent of Man*. Aldine, New York, pp 136-179.
- Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.*, 14: 249-264.
- Vanderklift, M.A. y Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169-182.
- Velando, A. y Alonso-Álvarez, C. 2003. Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue-footed booby. *J. Anim. Ecol.*, 72: 846-856.
- Ward, A. M., Hunt, A., Maslanka, M. y Brown, C. 2001. Nutrient composition of American flamingo crop milk. - En: M.S. Edwards, K.J. Lisi, M.L. Schlegel y R.E. Bray (eds.). *Proc 4th Conf AZA Nutr Advis Group*, Lake Buena Vista, pp. 187-193.
- Weathers, W.W. y Sullivan, K.A. 1989. Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecol. Monograph.*, 59: 223-246.
- Weimerskirch, H. 1998. How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J. Anim. Ecol.*, 67: 99-109.
- Weimerskirch, H. y Lys, P. 2000. Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to growth of their chick. *Polar Biol.*, 23: 733-744.
- Weimerskirch, H., Zimmerman, L. y Prince, P.A. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.*, 12: 22-30.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Gadenne, H., Pinaud, D., Kato, A., Ropert-Coudert, Y. y Bost, C.A. 2009. Relationship between reversed

- sexual dimorphism, breeding investment and foraging ecology in a pelagic seabird, the masked booby. *Oecologia*, 161: 637-649.
- Westmoreland, D. y Best, L.B. 1987. What limits Mourning Doves clutch of two eggs? *Condor*, 89: 486-493.
- Wheatley, K.E., Bradshaw, C.J., Harcourt, R.G. y Hindell, M.A. 2008. Feast or famine: evidence for mixed capital-income breeding strategies in Weddell seals. *Oecologia*, 155: 11-20.
- Wheelwright, N.T. y Templeton, J.J. 2003. Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile savannah sparrows. *Condor*, 105: 279-287.
- Wiersma, P. y Piersma, T. 1995. Scoring abdominal profiles to characterize migratory cohorts of shorebirds: an example with red knots. *J. Field Ornithol.*, 66: 88-98.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Amer. Nat.*, 100: 687-690.
- Williams, C.T., Iverson, S.J. y Buck, C.L. 2008. Stable isotopes and fatty acid signatures reveal age-and stage-dependent foraging niches in tufted puffins. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 363: 287-298.
- Zweers, G., De Jong, F., Berkhoudt, H. y Berge, J.V. 1995. Filter feeding in flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *Condor*, 97: 297-324.

## *Capítulo 2*

### **Contribución de los recursos tróficos de las áreas de invernada y nidificación a la reproducción del flamenco común (*Phoenicopterus roseus*)**



Este capítulo está basado en el artículo:

Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Amat, J.A. 2011. Greater flamingos *Phoenicopterus roseus* are partial capital breeders. *Journal of Avian Biology*, 42(3): 210-213.

DOI: 10.1111/j.1600-048X.2011.05236.x

### Resumen

Para la formación de los huevos algunas especies de aves usan las reservas energéticas (*capital breeders*) mientras que otras obtienen los recursos en los sitios de nidificación (*income breeders*). El uso de reservas debe ser más frecuente en especies de gran tamaño debido a que el coste relativo de acumular reservas para la formación del huevo debe ser menor a medida que aumenta el tamaño corporal. A partir de la comparación de los isótopos estables de carbono y nitrógeno de las presas potenciales en las áreas de invernada y en los huevos, examinamos si los flamencos usan los nutrientes almacenados a principio de año para la formación de los huevos. También comprobamos si hubo influencia de la huella isotópica sobre el tamaño de los huevos. Nuestros resultados sugieren que los flamencos son parcialmente *income breeders*, ya que los recursos destinados para la formación de los huevos fueron obtenidos de presas localizadas tanto en las zonas de invernada como en el área de nidificación. Esta estrategia puede deberse a una presión selectiva sobre las hembras reproductoras para que realicen la puesta lo antes posible tras llegar a los sitios de nidificación, lo que puede verse facilitado si éstas llegan a la colonia con los folículos ováricos desarrollados. Las hembras que invernaron en humedales hipersalinos pusieron huevos más pequeños, probablemente porque estos humedales suelen ser menos productivos en recursos tróficos que humedales salobres o salinos temporales.

## Introducción

Muchas especies de aves que se desplazan entre las áreas de invernada y nidificación realizan escalas para alimentarse y acumular reservas energéticas. Dichas reservas pueden destinarse posteriormente a la formación del huevo, estrategia conocida como *capital breeding* (Drent y Daan 1980, Jönsson 1997, Meijer y Drent 1999). Otras especies desarrollan los huevos a partir de los recursos obtenidos en el sitio de nidificación, en cuyo caso la estrategia se denomina *income breeding* (Drent y Daan 1980, Jönsson 1997, Meijer y Drent 1999). Se ha asumido que la estrategia *capital breeding* ha evolucionado en especies que se reproducen en ambientes con escasa disponibilidad de alimento en el momento de la puesta, como puede ser el Ártico o hábitats ambientalmente impredecibles. También se ha considerado que las especies que siguen la estrategia *capital breeding* son de mayor tamaño, ya que para especies de pequeño tamaño debe ser energéticamente costoso transportar suficientes reservas endógenas para la formación del huevo a lo largo de la ruta migratoria entre las zonas de invernada y reproducción (Klaasen et al. 2001, Klaassen 2003). No obstante, *capital* e *income breeding* pueden considerarse estrategias extremas, pudiendo variar de forma continua la proporción de recursos endógenos y exógenos destinados a la formación del huevo. De hecho, ha sido puesto de manifiesto que algunas especies árticas de gran tamaño son parcialmente *income breeders* (Gauthier et al. 2003, Schmutz et al. 2006).

El flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) es la especie de mayor tamaño de las que habitan los humedales del Mediterráneo occidental. Los flamencos se desplazan desde las zonas de invernada del sur de España hasta las colonias de reproducción entre un mes y una semana antes de la reproducción (Rendón-Martos et al. 2009). La competencia por los sitios de nidificación (Rendón et al. 2001) puede ejercer una fuerte selección por nidificar tan pronto como sea posible tras la llegada a la colonia. Por lo tanto, la acumulación de reservas para la formación del huevo en las áreas de invernada puede considerarse una ventaja adaptativa para las hembras, lo que parece probable ya que se han observado numerosas hembras en las zonas de invernada con el abdomen distendido (J.A. Amat, A. Garrido

y M.A. Rendón, datos inéditos).

En este estudio analizamos los isótopos estables de carbono y nitrógeno de presas potenciales y huevos de flamencos para determinar el grado en que los recursos tróficos adquiridos por esta especie en las zonas de invernada localizadas alrededor (<250 km) de la colonia de reproducción son destinados a la formación del huevo. Diferencias en los niveles tróficos y la disponibilidad de nutrientes durante la formación del huevo puede afectar a su tamaño (Michel et al. 2003, Louazo et al. 2008, Bortoloti et al. 2009), por lo que también analizamos si hubo influencia del contenido de isótopos estables sobre el tamaño de los huevos. Huevos más grandes pueden producir pollos más grandes y/o con mejor condición corporal, lo que puede tener importantes consecuencias sobre la supervivencia del pollo (Williams 1994, Amat et al. 2001).

### ***Métodos***

El flamenco común es una especie protegida a nivel nacional (Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero) y cualquier disturbio en la colonia provoca la deserción de los adultos durante la incubación (Rendón-Martos 1996), por lo que no pueden realizarse incursiones en la colonia para la toma de muestras. A principios de mayo de 2006 se produjo una deserción parcial de la colonia de Fuente de Piedra (37° 07' N, 04° 46' W), debida probablemente a la irrupción de zorros (*Vulpes vulpes*), que permitió recolectar 15 huevos recién puestos (i. e. blancos y limpios). Los huevos se mantuvieron refrigerados (4 °C) y fueron transportados al laboratorio al día siguiente de su recolección. A todos los huevos se le midió su anchura (A) y longitud (L) máximas utilizando un calibre (precisión = 0,1 mm), y se calculó su volumen (V) empleando la formula de Hoyt (1979):

$$V \text{ (cm}^3\text{)} = 0,00051 * L \text{ (cm)} * A^2 \text{ (cm)}$$

En el laboratorio, las yemas de los huevos se separaron a mano y se obtuvieron submuestras usando jeringuillas. Estas submuestras fueron secadas por congelación durante 48 horas y posteriormente pulverizadas con un mortero, no siendo extraídos los lípidos.

El flamenco común es una especie filtradora que ingiere partículas de un tamaño comprendido entre 500-6000  $\mu\text{m}$  que son retenidas por líneas de lamelas que bordean el pico (Zweers et al. 1995), aunque pueden localizar presas mediante la vista y capturarlas de forma activa. La dieta del flamenco es muy amplia, aunque se basa fundamentalmente en invertebrados acuáticos (bivalvos, moluscos y crustáceos) así como en sus huevos y larvas (Johnson y Cézilly 2007). En abril de 2007 se recolectaron presas potenciales de flamenco en siete humedales que distan <250 km de la laguna de Fuente de Piedra: Salinas de Cabo de Gata, Salinas de Cerrillos, Salinas de la Tapa, Marismas del Odiel, Marismas del Guadalquivir, Salinas de Bonanza y piscifactorías de Veta la Palma (figura 2.1). Estos humedales constituyen las áreas de invernada más importantes para los flamencos en el sur de la Península Ibérica (Amat et al. 2005, Rendón et al. 2008, Rendón-Martos et al. 2009). Los muestreos dentro de los humedales se localizaron en los sitios donde los flamencos fueron vistos alimentándose. En cada sitio se tomaron muestras de la columna de agua y a nivel de los sedimentos durante 15 minutos, utilizando una red de mano de nylon. Las muestras obtenidas incluyeron principalmente Anostráceos (*Artemia* sp.), Cladóceros (*Daphnia* sp.), insectos (Dipteros, Coleópteros, Heterópteros y Odonatos), Decápodos (*Palaemonidae*) e Isópodos. Las muestras fueron conservadas en etanol para no alterar su huella isotópica (Hobson et al. 1997). En el laboratorio se determinó la categoría taxonómica de cada muestra y después se desecaron a 50 °C durante 48 horas, pulverizándose posteriormente con un mortero.

Los análisis de isótopos estables de las yemas de los huevos de flamenco y sus presas potenciales se realizaron en el Iso-Analytical Ltd. Laboratory (Crewe, U.K.) empleando EA-IRMS (Elemental Analysis-Isotope Ratio Mass Spectrometry) para obtener los valores de la concentración de

carbono (C) y nitrógeno (N),  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , ambos relativos a un material de referencia ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , respectivamente). Los valores  $\delta$  se obtuvieron para cada muestra, de forma que

$$\delta X (\text{‰}) = \left( \left[ \frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{referencia}}} \right] - 1 \right) * 1000$$

donde  $X$  indica el isótopo pesado y  $R$  la relación entre el isótopo pesado y el ligero (p. ej. Gannes et al. 1998, Kelly 2000, Fry 2006). El material de referencia empleado fue Iso-Analytical Working Reference Standard IA-R042 (hígado de bovino pulverizado) con un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  de -21.60‰ vs. Vienna-Peedee Belemnite, y un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de 7.65‰ vs. aire. Las desviaciones típicas de los estándares de laboratorio utilizados variaron entre  $\pm 0.05\text{‰}$  y  $\pm 0.07\text{‰}$  para el carbono y entre  $\pm 0.09\text{‰}$  y  $\pm 0.13\text{‰}$  para el nitrógeno.

El contenido de lípidos en la yema de los huevos se corrigió mediante la siguiente expresión (Oppel et al. 2010):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{corregido}} = \delta^{13}\text{C} + 0,82 * D$$

siendo  $\delta^{13}\text{C}$  el valor medido en la yema del huevo y  $D$  la diferencia en  $\delta^{13}\text{C}$  entre la yema con y sin lípidos, que presenta un valor medio de 5‰ para aves carnívoras (Oppel et al. 2010). A pesar de que Oppel et al. (2010) desaconseja el uso de la corrección aritmética de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  por la presencia de lípidos en aves salvajes que obtienen macronutrientes en diferentes ecosistemas (p. ej. dulceacuícolas vs. salobres), en el presente trabajo se emplea este método de corrección ya que los flamencos invernan y crían fundamentalmente en humedales salinos (Amat et al. 2005). Por otra parte, el gran número de presas analizadas y la gran variabilidad de los valores de las proporciones isotópicas en relación a la distancia entre presas presentes en nuestros datos deben haber disminuido el efecto de la

corrección del contenido de los lípidos sobre las estimaciones de las dietas (Tarrow et al. 2010).

Para estimar la contribución relativa de las presas de cada localidad a las muestras de los huevos de flamenco, todas las muestras de cada localidad perteneciente al mismo orden taxonómico fueron agrupadas y se calculó el valor medio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  por localidad. Dicha agrupación de valores se justificó por el hecho de que no se detectaron diferencias significativas entre los valores isotópicos entre presas cuando se combinaron ambas isótopos (tabla 2.1; MANOVA:  $\lambda$  de Wilks = 0,72;  $F_{14, 110} = 1,41$ ;  $P = 0,159$ ), ni al considerar separadamente  $\delta^{15}\text{N}$  (tabla 2.1; ANOVA:  $F_{7,56} = 1,05$ ;  $P = 0,407$ ) ó  $\delta^{13}\text{C}$  (ANOVA:  $F_{7,56} = 1,82$ ;  $P = 0,101$ ), pero sí hubo diferencias significativas en los valores isotópicos entre localidades (tabla 2.1; MANOVA:  $\lambda$  de Wilks = 0,07;  $F_{14,110} = 22,47$ ;  $P < 0,001$ ; ANOVA  $\delta^{15}\text{N}$ :  $F_{7,56} = 55,41$ ;  $P < 0,001$ ; ANOVA  $\delta^{13}\text{C}$ :  $F_{7,56} = 7,00$ ;  $P < 0,001$ ). A partir de los valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se realizó un modelo de mezclas bayesiano (SIAR, Parnell 2008) con ocho fuentes (localidades), para lo que se empleó un factor de discriminación entre las presas y la yema del huevo (p. ej. Fry 2006). Los valores de discriminación se obtuvieron de la literatura y corresponden a los trabajos realizados sobre patos carnívoros mantenidos en cautividad: 3,13 ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$  y 0,06 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  sin lípidos (Hobson 1995).

### **Resultados**

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los invertebrados muestreados en los humedales más importantes para el flamenco común en el sur de de la Península Ibérica fueron muy variables (tabla 2.1). También hubo grandes diferencias en los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los huevos de flamenco (figura 2.1). Los resultados del modelo de mezclas SIAR (figura 2.2) sugieren que los nutrientes destinados a la formación de los huevos se obtuvieron en todas las localidades donde se muestrearon las presas potenciales del flamenco, si bien las localidades con una mayor contribución fueron Marismas del Odiel (contribución media,

A



B

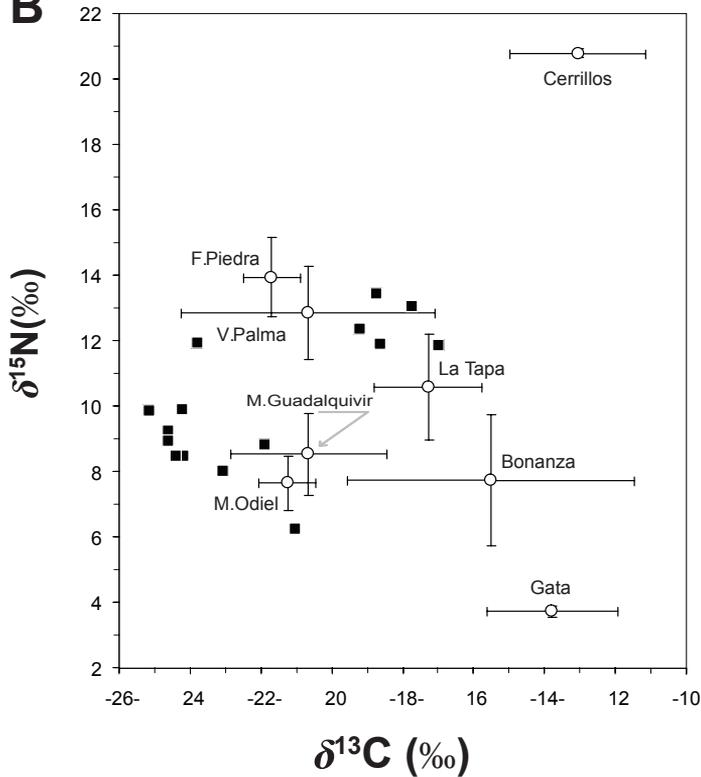


Figura 2.1. (A) Situación del área de estudio y ubicación de los humedales muestreados en el sur de España. (B) Valores medios  $\pm$  d.t. de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en la yema de los huevos de flamenco común (cuadrados negros) y en las presas potenciales muestreadas en cada humedal (círculos blancos).

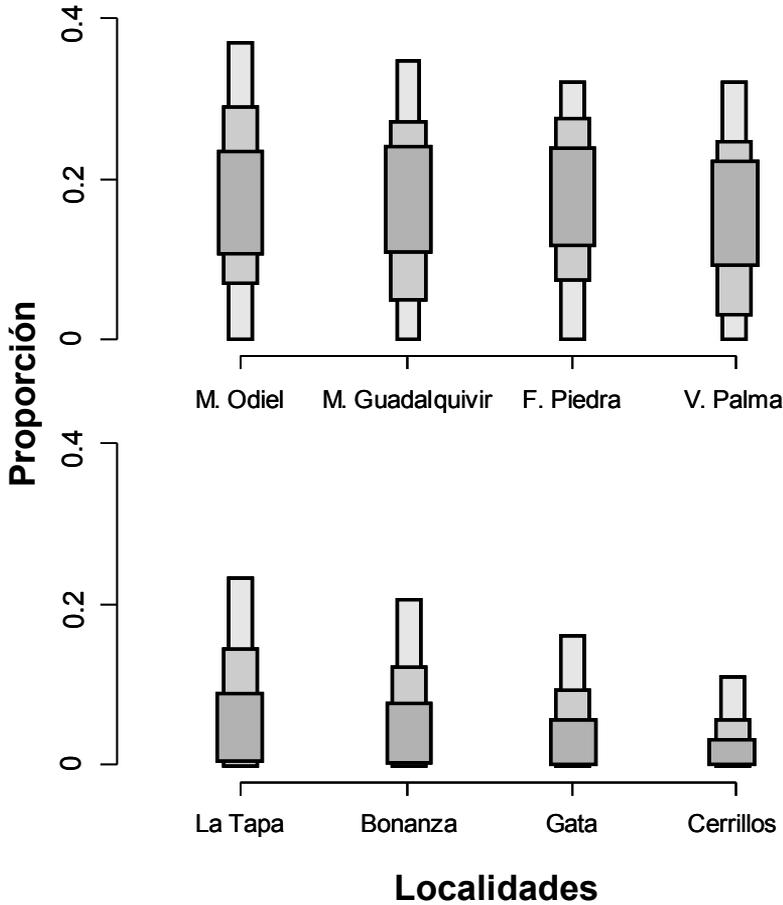
I.C. 95%: 20%, 2 – 38%), Marismas del Guadalquivir (18%, 0 – 35%) y Veta la Palma (16%, 0 – 32%). Las presas presentes en las inmediaciones de la colonia, Fuente de Piedra (18%, 0 – 32%), también contribuyeron de forma significativa a la formación del huevo. La contribución de los restantes humedales (La Tapa, Bonanza, Gata y Cerrillos) a la formación del huevo fue <10%.

Un examen visual de la figura 2.1 muestra agrupaciones de individuos en el espacio definido por los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , sugiriendo que los individuos podrían provenir de al menos dos zonas de invernada. No obstante, un modelo SIAR de dos grupos muestra que la contribución proporcional de cada localidad a la formación de los huevos no difirió significativamente entre grupos (prueba de rangos con signos emparejados de Wilcoxon:  $z = 2$ ;  $P = 0,844$ ).

Al relacionar los valores de los volúmenes de los huevos y  $\delta^{13}\text{C}$  de las yemas (figura 2.3) se determinó una relación negativa significativa ( $r_s = -0,588$ ;  $P = 0,021$ ). Por el contrario, no hubo relación entre el tamaño de los huevos y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r_s = -0,079$ ;  $P = 0,780$ ).

Tabla 2.1. Valores medios  $\pm d.t.$  ( $n$ , tamaño de la muestra) de los isótopos estables de carbono y nitrógeno para los tipos de presas potenciales y áreas de invernada para el flamenco común en el sur de España, empleados para estimar la huella isotópica de las yemas de los huevos.

Orden	Presas			Áreas de invernada				
	$n$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Localidad	Hábitat	$n$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Anostráceos	7	11,6 $\pm$ 5,70	-19,2 $\pm$ 3,29	Salinas de Bonanza	Salinas	7	7,7 $\pm$ 1,99	-15,5 $\pm$ 4,04
Cladóceros	3	8,8 $\pm$ 2,16	-22,3 $\pm$ 3,41	Salinas de Cerrillos	Salinas	3	20,8 $\pm$ 0,13	-13,1 $\pm$ 1,92
Decápodos	9	12,9 $\pm$ 4,40	-18,5 $\pm$ 3,39	Salinas de Cabo Gata	Salinas	2	3,7 $\pm$ 0,16	-13,8 $\pm$ 1,83
Isópodos	2	11,8 $\pm$ 0,53	-20,0 $\pm$ 2,09	La Tapa	Salinas	4	10,6 $\pm$ 1,61	-17,3 $\pm$ 1,54
Heterópteros	19	10,6 $\pm$ 2,10	-20,5 $\pm$ 3,65	Marismas del Odiel	Salinas	6	7,6 $\pm$ 0,84	-21,3 $\pm$ 0,82
Coleópteros	7	8,5 $\pm$ 1,91	-20,5 $\pm$ 4,28	Marismas del Guadalquivir	Marismas estacionales	15	8,5 $\pm$ 1,25	-20,7 $\pm$ 2,20
Dípteros	15	10,9 $\pm$ 4,49	-18,5 $\pm$ 3,36	Veta la Palma	Piscifactorías	23	12,8 $\pm$ 1,43	-20,7 $\pm$ 3,57
Gasterópodos	2	9,2 $\pm$ 1,79	-12,8 $\pm$ 4,94	Fuente de Piedra	Laguna estacional	4	13,9 $\pm$ 1,21	-21,7 $\pm$ 0,80



**Figura 2.2.** Contribución relativa de las presas muestreadas en distintos humedales a la formación del huevo de los flamencos reproductores en Fuente de Piedra, según los resultados del modelo de mezclas SIAR (intervalos del 95, 75 y 50%) que utilizó datos de isótopos estables de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de las yemas de los huevos.

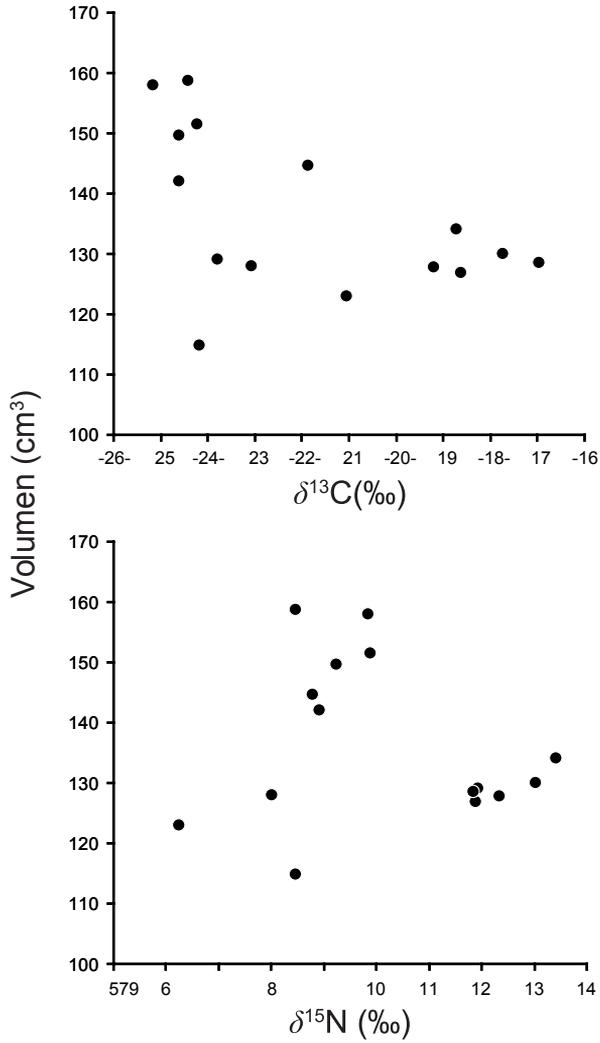


Figura 2.3. Relación entre el volumen de los huevos y los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las yemas ( $n = 15$ ).

## ***Discusión***

El objetivo del presente estudio no fue estimar la contribución relativa de los recursos endógenos vs. exógenos en la formación de los huevos de flamenco, sino conocer si los flamencos obtuvieron dichos recursos en las zonas de invernada. Nuestros resultados sugieren que los flamencos obtienen los recursos para la formación del huevo tanto en las áreas de invernada como en los sitios de nidificación (*partial income breeders*). Las estimaciones del modelo SIAR indican que el 18% de los nutrientes de los huevos se obtuvieron en Fuente de Piedra. El período de crecimiento folicular, durante el que la yema se acumula en el folículo ovárico, se desconoce para el flamenco. A juzgar por el hecho de que una mayor proporción de hembras que de machos presentan abdómenes distendidos cuando se encuentran en las zonas de invernada, es probable que las hembras comiencen a desarrollar los folículos ováricos en estas zonas semanas antes de que acontezca la reproducción. Los grupos de cortejo de flamencos pueden ser observados hasta cuatro meses antes de la reproducción (J.A. Amat, A. Garrido y M. Rendón-Martos, datos inéditos), y las llamadas entre individuos que ocurren durante dichos cortejos puede inducir el crecimiento de los folículos ováricos, como ocurre en otras especies de aves (Lehrman y Freidman 1969).

La llegada de las hembras a los sitios de reproducción con los folículos ováricos en un estadio avanzado de desarrollo puede suponer una ventaja para las hembras reproductoras, ya que podrían acometer la puesta poco tiempo después de su llegada a la colonia. Si las hembras posponen la puesta pueden enfrentarse a una fuerte competencia por los sitios de reproducción, lo que puede suponerles retrasar la puesta o tener que realizarla en sitios de peor calidad (Rendón et al. 2001). Por lo tanto, las hembras que realizan la puesta más tarde podrían destinar a la formación de los huevos una mayor proporción de recursos obtenidos en el sitio de reproducción respecto a aquellas que realizan la puesta más tempranamente, ya que los recursos locales podrían complementar la pérdida de reservas energéticas a lo largo del tiempo (hipótesis de la reubicación de los nutrientes de Ryder [1970],

no obstante ver Gauthier et al. [2003]). Gauthier et al. (2003) encontraron una variación estacional en el uso relativo de fuentes exógenas y reservas endógenas para la formación de los huevos en el caso de los gansos.

La relación del tamaño de los huevos respecto a los valores isotópicos reveló una relación significativa con  $\delta^{13}\text{C}$ , pero no con  $\delta^{15}\text{N}$ . Se han determinado vínculos entre el tamaño de los huevos tanto con las fuentes de C como de N que integran la dieta de diferentes especies (p. ej. Bortolotti et al 2009, Louzao et al. 2008, respectivamente). La relación entre  $\delta^{13}\text{C}$  y el tamaño de los huevos puede indicar movilización de reservas lipídicas para la formación del huevo (Bortolotti et al 2009). Si el tamaño del huevo hubiera dependido de las reservas acumuladas en invierno, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los huevos de mayor tamaño deberían haber sido más similares a los de las presas de las zonas de invernada (principalmente marismas y piscifactorías) que a los de las presas ingeridas en la colonia. No obstante, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las presas potenciales en Fuente de Piedra y las zonas más importantes de la invernada son similares (tabla 2.1), de forma que los nutrientes para la formación de huevo de mayor tamaño pudieron proceder tanto de las reservas acumuladas en el invierno como del alimento ingerido antes de la puesta. En nuestro caso, es más probable que la relación entre el tamaño del huevo y  $\delta^{13}\text{C}$  se deba al tipo de hábitat de invernada. Las variaciones en los valores isotópicos de  $^{13}\text{C}$  se relacionan con los hábitat de alimentación (Forero et al. 2002), puesto que  $\delta^{13}\text{C}$  incrementa a medida que los humedales tienen mayor influencia de ambientes marinos (Fry 2002). Los humedales salinos temporales o salobres albergan comunidades de invertebrados más diversas y productivas que los humedales hipersalinos (p. ej. Robledano et al. 1992, Sánchez et al. 2006), por lo que las hembras pudieron incrementar su estado nutricional explotando humedales más productivos durante la formación del huevo. La falta de relación del tamaño de los huevos con  $\delta^{15}\text{N}$  sugiere que la explotación de niveles tróficos superiores no determinó una mayor inversión parental en el huevo. Aunque la calidad del alimento puede condicionar la inversión parental de la hembra y, consecuentemente, el tamaño de los huevos (Louzao et al. 2008), otros factores como la disponibilidad o el tiempo de manejo de

las presas (Stephens y Krebs 1986) puede hacerlas energéticamente más rentables para las hembras de flamenco.

Nuestros resultados respaldan las conclusiones de Meijer y Drent (1999), que sostienen que debe ser raro que una especie obtenga los recursos necesarios para la formación del huevo exclusivamente a partir de las reservas, y que una especie de gran tamaño, como es el caso del flamenco común, tiene una estrategia intermedia entre *capital e income breeding*.

### **Bibliografía**

- Amat, J.A., Fraga, R.M. y Arroyo, G.M. 2001. Intraclutch egg-size variation and offspring survival in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 143: 17-23.
- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J. M. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Biol. Conserv.*, 125: 183-192.
- Bortolotti, G.R., Hobson, K., Butt, U. y Surai, P. 2009. Influence of diet on egg size in American Coots (*Fulica americana*): evidence from food supplementation and biochemical markers. *Auk*, 126: 831-838.
- Drent, R.H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Forero, M.G., Hobson, K.A., Bortolotti, G.R., Donazar, J. A., Bertellotti, M. y Blanco, G. 2002. Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotopes analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 234: 289-299.
- Fry, B. 2002. Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries Coasts*, 25: 264-271.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer, New York.
- Gannes, L.Z., Martínez del Río, C. y Koch, P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential use in animal physiological ecology. *Comp. Biochem. Physiol.*, 119: 725-737.
- Gauthier, G., Bêty, J. y Hobson, K.A. 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 84: 3250-3264.
- Hobson, K.A. 1995. Reconstructing avian diets using stable-carbon and nitrogen isotope analysis of egg components: patterns of isotopic fractionation and turnover. *Condor*, 97: 752-762.
- Hobson, K.A., Gibbs, H.L. y Gloutney, M.L. 1997. Preservation of

- blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Can. J. Zool.*, 75: 1720-1733.
- Hoyt, D.F. 1979. Practical methods for estimating volume and fresh weight of birds eggs. *Auk*, 96: 73-77.
- Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T. & A.D. Poyser, Londres.
- Jönsson, K.I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can. J. Zool.*, 78: 1-27.
- Klaassen, M. 2003. Relationship between migration and breeding strategies in Arctic breeding birds. - En: Berthold, P., Gwinner, E. y Sonnenschein, E. (eds.). *Avian Migration*. Springer-Verlag, Berlín, pp. 237-249.
- Klaassen, M., Lindström, A., Møltofte, H. y Piersma, T. 2001. Arctic waders are not capital breeders. *Nature*, 413: 794.
- Lehrman, D.S. y Freidman, M. 1969. Auditory stimulation of ovarian activity in the ring dove (*Streptopelia risoria*). *Anim. Behav.*, 17: 494-497.
- Louzao M, Igual J.M, Genovart M, Forero M.G, Hobson K.A. y Oro D. 2008. Spatial variation in egg size of a top predator: interplay of body size and environmental factors? *Acta Oecol.*, 34: 186-193
- Michel, P., Ollason, J.C., Grosbois, V. y Thompson, P.M. 2003. The influence of body size, breeding experience and environmental variability on egg size in the northern fulmar (*Fulmarus glacialis*). *J. Zool.*, 261: 427-432.
- Meijer, T. y Drent, R. 1999. Re-examination of the capital and income-dichotomy in breeding birds. *Ibis*, 141: 399-414.
- Oppel, S., Federer, R.N., O'Brien, D.M., Powell, A.N. y Hollmén, T.E. 2010. Effects of lipid extraction on stable isotope ratios in avian egg yolk: is arithmetic correction a reliable alternative. *Auk*, 127: 72-78.
- Parnell, A.C. 2008. *The SIAR package: Stable isotope analysis in R*, v. 2.07. <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/siar.pdf>.

- Rendón, M.A., Green, A.J., Aguilera, E. y Almaraz, P. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biol. Conserv.*, 141: 1371- 1388.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Ramírez, J.M., Rendón-Martos, M. y Amat, J.A. 2001. Despotic establishment of breeding colonies of greater flamingos, *Phoenicopterus ruber*, in southern Spain. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50: 55-60.
- Rendón-Martos, M. 1996. *La laguna Fuente de Piedra en la dinámica de la población de flamencos (Phoenicopterus ruber roseus) del Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Amat, J.A. 2009. Flamenco común (*Phoenicopterus roseus*). - En: M. Máñez y M. Rendón-Martos, (eds.). *El morito, la espátula y el flamenco en España. Población en 2007 y método de censo*. SEO/BirdLife, Madrid, pp. 57-93.
- Robledano, F., Montes, C. y Ramírez-Díaz, L. 1992. *Relaciones ambientales y conservación de las comunidades de aves acuáticas en la gestión de los humedales del sudeste español*. Servicio de Publicaciones, Universidad de Murcia.
- Ryder, J.P. 1970. A possible factor in the evolution of clutch size in Ross goose. *Wilson Bull.*, 82: 5-13.
- Sánchez, M., Green, A.J. y Castellanos, E.M. 2006. Temporal and spatial variation of an aquatic invertebrate community subjected to avian predation at the Odiel salt pans (SW Spain). *Arch. Hydrobiol.*, 166: 199-223.
- Schmutz, J.A., Hobson, K.A. y Morse, J.A. 2006. An isotopic assessment of protein diet and endogenous stores: effects on egg production and incubation behaviour in geese. *Ardea*, 94: 385-397.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tarroux, A., Ehrich, D., Lecomte, N., Jardine, T., Bêty, J. y Berteaux, D. 2010. Sensitivity of stable isotope mixing models to variation in isotopic ratios: evaluating consequences of lipid extraction. *Methods Ecol. Evol.*, 1: 231-241.

Williams, T.D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol. Rev.*, 68: 35-59.

Zweers, G.F., de Jong, F. y Berkhoudt, H. 1995. Filter feeding in flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *Condor*, 97: 297-324.

## *Capítulo 3*

### **Estimación de movimientos de aprovisionamiento en el flamenco (*Phoenicopterus roseus*) mediante modelos de captura-recaptura**



Este capítulo está basado en el artículo:

Rendón, M.A., Garrido, A., Rendón-Martos, M., Ramírez, J.M., Amat, J.A. 2014. Assessing sex-related chick provisioning in greater flamingo *Phoenicopterus roseus* parents using capture–recapture models. *Journal of Animal Ecology*, 83: 479-490.

DOI: 10.1111/1365-2656.12138

## Resumen

En especies de aves con dimorfismo sexual, el componente de la pareja de menor tamaño puede ver reducido su esfuerzo parental como consecuencia de la exclusión competitiva de las áreas de alimentación por parte de los individuos de mayor tamaño o por restricciones fisiológicas. No obstante, para determinar el efecto del sexo del adulto sobre los patrones de aprovisionamiento de alimento a los pollos durante el período de cría es necesario considerar el efecto de otros factores intrínsecos y extrínsecos que condicionan el esfuerzo parental. El flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) es una especie dimórfica, siendo el macho de mayor tamaño que la hembra. En la colonia de reproducción de la Laguna de Fuente de Piedra, la disponibilidad de agua disminuye drásticamente durante el período de cría de los pollos y ambos padres se desplazan a humedales que distan de la colonia más de 130 km para obtener alimento. En el presente estudio se aplicaron modelo multiestado de captura-recaptura a los datos de observaciones diarias de adultos reproductores marcados con anillas plásticas para determinar el efecto del sexo, así como su interacción con otros factores intrínsecos y extrínsecos, sobre la probabilidad de deserción de la cría del pollo y el tiempo de permanencia en la colonia y las áreas de alimentación. Además, se analizó la composición de isótopos estables de las secreciones con que los adultos alimentan a los pollos para determinar el uso que cada componente de la pareja realiza de los humedales donde se alimentan. La probabilidad de que un adulto atendiera a su pollo (complementaria a la deserción de la colonia) fue  $>0,98$ . La probabilidad de deserción fue independiente del sexo del adulto pero disminuyó con la edad de los padres. Las hembras permanecieron en las áreas de alimentación períodos continuos más cortos [media: 7,5 (I.C. 95% 6,0 – 9,4) días] que los machos [9,2 (7,3 – 11,8) días]. La firma isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  de las secreciones no varió con el sexo de los adultos, pero los las secreciones de los machos estuvieron enriquecidas en  $\delta^{15}\text{N}$ , sugiriendo que se alimentaron sobre niveles trófico mayores que las hembras. Ambos progenitores permanecieron alrededor de un día en la colonia, aunque las hembras prolongaron sus estancias cuando la laguna se secó. Las hembras también destinaron más tiempo a alimentarse en las zonas que aún permanecieron inundadas alrededor de la colonia, probablemente por estar energéticamente más estresadas que los machos. Los resultados sugieren que las diferencias en los patrones de aprovisionamiento entre sexos en el flamenco común se debieron tanto a factores intrínsecos como extrínsecos. Los machos pudieron alimentarse menos eficientemente que las hembras, mientras que la condición corporal de éstas parece ser inferior tras alimentar a los pollos. La metodología empleada puede ser aplicada para determinar patrones de aprovisionamiento en otras especies que se alimentan en zonas distantes de sus crías y a las que no visitan diariamente.

### ***Introducción***

La cría de los pollos conlleva un elevado gasto energético (Drent y Daan 1980, Monaghan y Nager 1997). El tiempo y la energía que los adultos destinan a la obtención de recursos para su prole están limitados por los requerimientos tanto de éstos como de su descendencia (Ydenberg et al. 1992). Por lo tanto, es importante el estudio de los patrones de aprovisionamiento para entender los factores que limitan la inversión parental y así las variaciones de las estrategias vitales de las especies (Sæther 1994).

La frecuencia de aprovisionamiento de alimento es uno de los factores que más afectan a la condición corporal de los pollos (Gray et al. 2005). Los patrones de aprovisionamiento pueden verse afectados por factores tanto extrínsecos (p. ej. disponibilidad de alimento y tiempo disponible para aprovisionarse) como intrínsecos (p. ej. condición corporal o edad) (Tinbergen y Verhulst 2000, Weimerskirch y Lys 2000, Zimmer et al. 2011). En el caso de especies que presentan dimorfismo sexual, diferencias en la eficiencia de obtención de alimento relacionadas con el tamaño corporal puede condicionar el esfuerzo parental dedicado por cada miembro de la pareja (González-Solís et al. 2000, Lewis et al. 2005, no obstante ver Lewis et al. 2002). Sin embargo, estas diferencias también pueden deberse a restricciones fisiológicas (p. ej. limitación de nutrientes, Nisbet 1997) o a diferencias en la eficiencia energética ligadas al sexo (Barbraud et al. 1999). En especies que presentan dimorfismo sexual, los miembros de la pareja pueden explotar distintos ambientes (Gonzalez-Solís et al. 2000, Quillfeldt et al. 2011) o alimentarse sobre presas diferentes (Forero et al. 2002, Quillfeldt et al. 2011) para reducir la competencia por el alimento durante el período de reproducción. Estas estrategias pueden afectar a los patrones de alimentación de los adultos (Lewis et al. 2005) y, por lo tanto, al comportamiento de aprovisionamiento de los pollos (Weimerskirch y Lys 2000, Kato et al. 2001). Además, diferencias entre sexos en la inversión parental a lo largo de los distintos estadios de la reproducción (producción del huevo, incubación, etc.) junto a otros factores intrínsecos

(Nol y Smith 1987, McGraw et al. 2001) y extrínsecos (Dawson y Bortolotti 2003, Hamer et al. 2005) pueden llevar a que ambos integrantes de la pareja adopten estrategias de forrajeo distintas.

Independientemente al sexo de los padres, el aprovisionamiento de alimento está condicionado por la edad de los progenitores (Nol y Smith 1987, Forest y Gaston 1996, Gonzalez-Solís et al. 2004), probablemente debido a que los individuos de mayor edad son más experimentados o eficientes a la hora de obtener alimento. Además, como los requerimientos de alimento de los pollos aumentan conforme éstos crecen, el esfuerzo parental también debe incrementarse con la edad de los pollos. En especies longevas se ha documentado niveles de esfuerzo parental flexibles (Weimerskirch et al. 1997a, Hamer et al. 2005) así como fijos (Sæther et al. 1993, Navarro y Gonzalez-Solís 2007) para satisfacer los requerimientos de los pollos. Ambas estrategias no son mutuamente excluyentes, ya que la disponibilidad de alimento puede modular el esfuerzo parental (Erikstad et al. 1998, Granadeiro et al. 1998, Weimerskirch et al. 2001).

En este estudio investigamos el efecto del sexo de los adultos sobre la probabilidad de deserción de la cría de los pollos y las estrategias de aprovisionamiento de alimento en el flamenco común (*Phoenicopterus roseus*). El flamenco común es una especie colonial longeva que exhibe un marcado dimorfismo sexual, siendo los machos un 20% más grandes que las hembras, y que ponen un solo huevo que es incubado por ambos padres (Johnson y Cézilly 2007). El pollo es alimentado mediante secreciones producidas por los padres (Lang 1963, Ziswiler y Farner 1972). Una vez que los pollos abandonan el nido se reúnen en guarderías, mientras los padres se desplazan a humedales que pueden distar hasta 400 km de la colonia para alimentarse, permaneciendo en ellos varios días (Amat et al. 2005). Los machos destinan un mayor esfuerzo que las hembras tanto a la defensa del nido antes de la puesta del huevo (Johnson y Cézilly 2007) como a la incubación (Rendón-Martos et al. 2000), aunque es más probable que la hembra deserte del nido (Cézilly 1993). Durante la incubación, la atención al nido también depende del grado de

inundación en torno a la colonia (Rendón-Martos 1996) y de la edad de los padres (Johnson y Cézilly 2007, Schmaltz et al. 2011). Pocos días después de la eclosión del huevo ambos miembros de la pareja destinan un esfuerzo similar en los cuidados del pollo (Rendón-Martos et al. 2000). No obstante, son poco conocidos los patrones de aprovisionamiento de alimento a los pollos y los factores que los controlan. Estudios previos han documentado que la supervivencia de los pollos no depende de la edad de los padres (Johnson y Cézilly 2007, Schmaltz et al. 2011), pero el efecto del sexo de los progenitores sobre el aprovisionamiento es desconocido. Además, como las aves coloniales forrajean desde un lugar central, es de esperar que sus tácticas de aprovisionamiento varíen con las condiciones ambientales (Tremblay y Chérel 2005), las cuales pueden ser especialmente determinantes cuando explotan recursos distantes e impredecibles espacial y/o temporalmente, como ocurre en el caso del flamenco (Amat et al. 2005).

Se aplicaron modelos multiestado de captura-recaptura a observaciones diarias de individuos adultos marcados presentes en la colonia para analizar el efecto de la interacción del sexo de los padres con otros factores intrínsecos (fecha de puesta y edad del adulto) y extrínsecos (fecha de observación y edad del pollo) sobre los patrones de aprovisionamiento de alimento a los pollos. El análisis de los datos procedentes de observaciones de individuos marcados mediante modelos de captura-recaptura supone una alternativa al estudio de los movimientos de los animales (Kendall y Nichols 2004). Concretamente, el uso de modelos multiestado con estados no-observables (Fujiwara y Caswell 2002, Kendall y Nichols 2002, Schaub et al. 2004) permite determinar periodicidades de eventos reproductivos en especies que exhiben emigración temporal. A pesar de que estos modelos se han aplicado fundamentalmente a estudios demográficos interanuales, también se han empleado para determinar variaciones intranuales del esfuerzo reproductivo (Schmaltz et al. 2011).

Los estudios de inversión parental deben contemplar, además de medidas de esfuerzo parental, las variaciones de la condición corporal de los

adultos (Weimerskirch et al. 1997b, Granadeiro et al. 1998, Weimerskirch y Lys 2000). Por lo tanto, se estudiaron los efectos de factores intrínsecos y extrínsecos patrones de alimentación de los padres. Además, se estudió si machos y hembras explotaron hábitats y/o presas diferentes durante el período de cría del pollo mediante el análisis de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) en las secreciones con que los padres alimentan a los pollos.

### ***Material y métodos***

#### *Área de estudio y fenología de la reproducción*

Este estudio se desarrolló en la laguna de Fuente de Piedra (FP; 37° 07' N, 04° 46' W; figura 3.1), un humedal temporal donde el tamaño de las colonias de flamencos común varía anualmente dependiendo de las precipitaciones (Rendón-Martos 1996). La principal área de alimentación (AA) de los adultos durante la cría de los pollos son los humedales del Parque Nacional de Doñana, principalmente las marismas estacionales (marismas del Guadalquivir, MG) y las piscifactorías de Veta la Palma (VP) (Amat et al. 2005). Las fechas de puesta en 2001 comprendieron desde finales de febrero hasta mediados de mayo, contabilizándose 17700 nidos. Debido a que el espacio disponible en la colonia fue limitado y no pudieron criar todas las parejas sincrónicamente, se sucedieron tres oleadas consecutivas de reproductores (cohortes: c; figura 3.2A): de la 9ª (cuarta semana de febrero) hasta la 11ª semana (c1), de la 13ª a la 15ª semana (c2) y desde la 17ª a la 19ª semana (c3). En número de flamencos en MG incrementó a lo largo del período de reproducción conforme se progurieron los nacimientos de pollos en FP, mientras los efectivos censados en VP permanecieron relativamente estables. No obstante, cuando las MG se secaron el número de flamencos en VP incrementó, coincidiendo con el con los conteos más altos de pollos en FP (figura 3.2B).

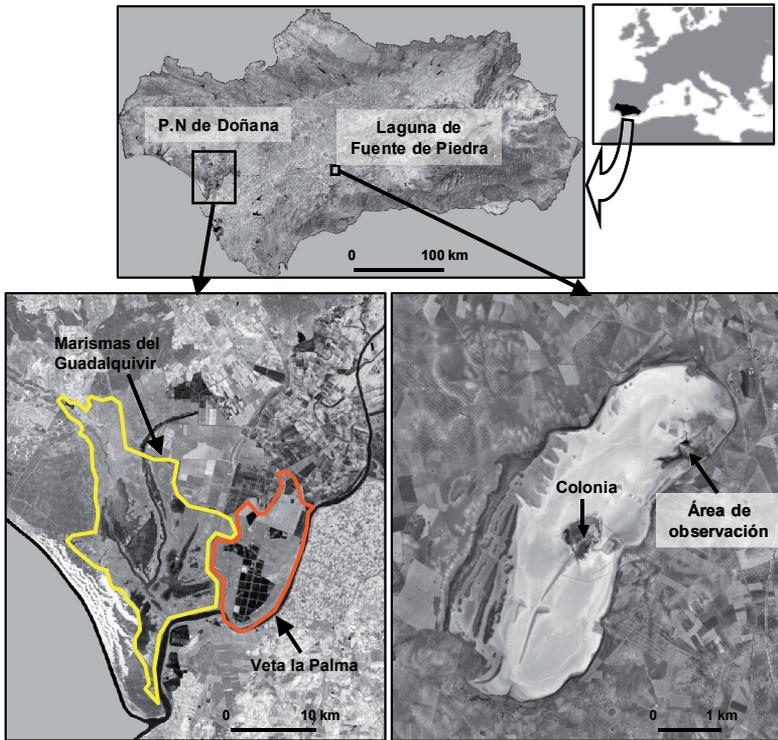


Figura 3.1. Situación del área de estudio en la laguna de Fuente de Piedra y las dos áreas principales de alimentación en el Parque Nacional de Doñana durante la cría de los pollos de flamenco.

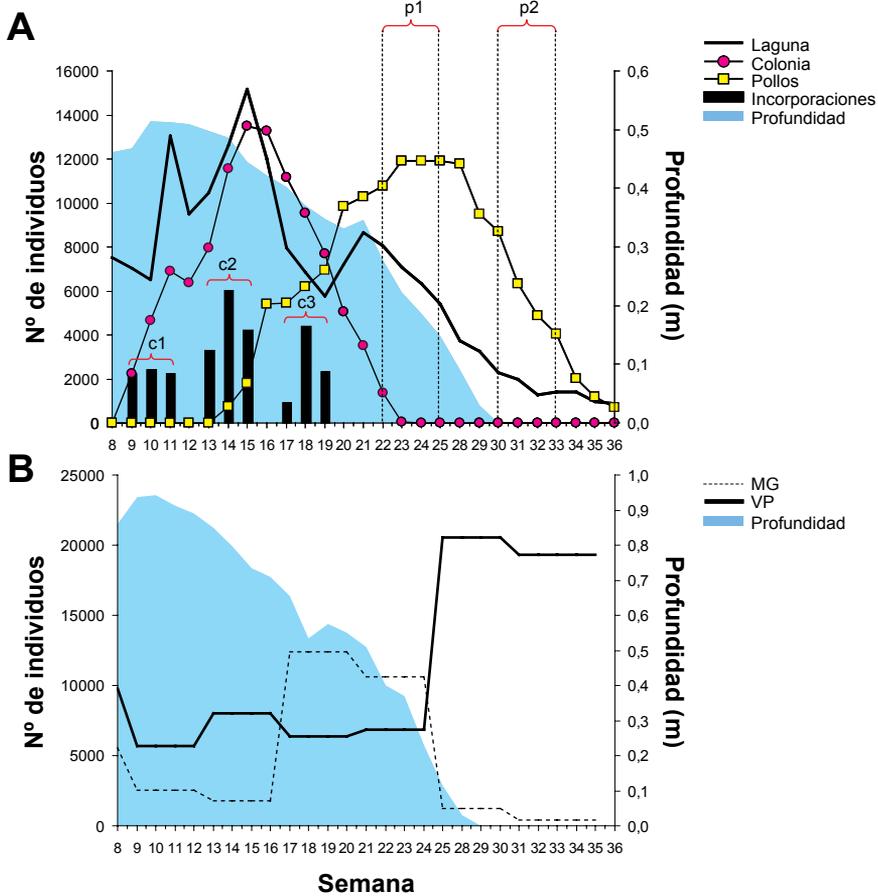


Figura 3.2. (A) Variación semanal (la semana 1 es la primera de enero) del número de flamencos adultos (dispersos en la laguna y ocupando la colonia) y de pollos en la laguna de Fuente de Piedra en 2001. Tres oleadas de reproductores (c) se incorporaron a la colonia. Los avistamientos diarios de adultos marcados se realizaron en dos períodos (p1 y p2). El área azul indica el nivel de agua de la laguna. (B) Variación mensual de flamencos en las marismas del Guadalquivir (MG) y Veta la Palma (VP) en 2001. También se indica en azul la profundidad de las MG.

### *Observaciones de adultos reproductores y pollos*

Desde 1977 en Camarga (Francia) y 1986 en FP, aproximadamente el 10% de los pollos de flamenco han sido marcados anualmente con anillas plásticas que portan códigos individuales (Johnson y Cézilly 2007) que posibilitan conocer su edad (Ea). El comportamiento de los adultos marcados durante la reproducción se registró en FP empleando un telescopio desde un punto de observación situado a 250 m de la colonia. El sexo de los adultos fue establecido en función de las diferencias de tamaño y comportamiento entre sexos. Este método de sexado resultó muy preciso, determinándose que el 96% de los sexos asignados mediante técnicas moleculares fueron clasificados correctamente empleando características fenotípicas y de comportamiento (Anexo I). Para determinar si la Ea varió con la fecha de incorporación a la cría de los pollos, se aplicó un modelo lineal que incluyó la interacción entre la cohorte y el sexo (c\*s).

Cuando se observó a un adulto atendiendo a un pollo, se determinó la edad de éste último en función del tamaño relativo respecto su progenitor y del desarrollo del plumaje. Los adultos que fueron observados incubando, pero para los que se desconocía la fecha de la puesta, se asumió que se encontraban en mitad del período de incubación (el período de incubación dura 28 días, Johnson y Cézilly 2007). Con esta información se estimó para cada adulto la fecha aproximada de puesta y eclosión. Las fechas de puesta se agruparon en tres cohortes (c, ver arriba). La edad de los pollos se agruparon en cuatro categorías (ep4), establecidas en función de su capacidad para alimentarse y volar (Allen 1956, Zweers et al.1995): pollos que (1) son alimentados por sus padres y no vuelan (1<sup>a</sup>–6<sup>a</sup> semana de edad), (2) pollos que pueden alimentarse por sí mismos pero no vuelan (7<sup>a</sup>–12<sup>a</sup> semana), (3) pollos volantes que se alimentan por sí mismos (13<sup>a</sup>–16<sup>a</sup> semana) y (4) pollos capaces de volar que se alimentan por sí mismos (>16<sup>a</sup> semana).

### *Observaciones de adultos marcados en la colonia*

Tras la eclosión de los huevos se efectuaron observaciones de adultos marcados en la desembocadura de un arroyo donde se congregan los flamencos durante el día (figura 3.1). Las observaciones se realizaron durante dos períodos: p1, del 30 de mayo al 25 de junio (25 días), y p2, del 25 de julio al 19 de agosto (26 días), de 8:00 h a 12:00 h y de 18:00 h a 21:00 h (GMT +2 h). Se eligieron estos dos períodos diarios de observación para evitar las horas más calurosas en que los individuos se dedican a dormir lejos de la orilla (Rendón-Martos 1996). El tiempo medio de observación de  $4,3 \pm (d.t.) 1,8$  h/día, si bien el esfuerzo de observación (E) varió considerablemente a lo largo del período de estudio (rango: 2 – 8 h). Se identificaron 1938 individuos marcados, de los que se seleccionaron 367 (188 machos y 179 hembras) por ser observados incubando o atendiendo al pollo.

### *Probabilidades de deserción y movimientos*

El análisis de las probabilidades de deserción de la cría de los pollos y de los movimientos entre FP y las AA se consideró como un caso de migración temporal, para lo cual se aplicó un modelo multiestado de captura-recaptura con estados no-observables (Fujiwara y Caswell 2002, Schaub et al. 2004). Los modelos multiestado de captura-recaptura incluyen tres tipos de parámetros: la probabilidad de recaptura ( $P_t$ ), la tasa de supervivencia ( $S_t$ ) y la probabilidad condicional de transición ( $\psi_t$ ) (Nichols et al. 1994). Cuando los procesos de emigración superan a la mortandad,  $S_t$  puede interpretarse como la probabilidad de abandonar el área de estudio (Pradel et al. 1997). En el caso del flamenco común, estudios previos han evidenciado que la probabilidad de supervivencia es mayor de 0,9 (Cézilly et al. 1996, Tavecchia et al. 2001), y en el presente estudio el 97% de los individuos observados fueron reavistados en años sucesivos. Por lo tanto,  $S_t$  se ha considerado como la probabilidad de que un adulto permaneciera en la colonia antes de que el pollo se independizara, lo que es complementario a la probabilidad de deserción de la cría del pollo.

A partir de matrices de transición se estimaron las probabilidades de que los adultos se desplazaran desde FP a las AA ( $\psi_t^{FP \rightarrow AA}$ ), así como de que retornaran a la colonia tras alimentarse ( $\psi_t^{AA \rightarrow FP}$ ) (ver Anexo II para la descripción de los modelos). En el caso de una cadena de Markov de tiempo discreto espaciada regularmente, el tiempo medio de residencia  $t_i$  es el tiempo que un individuo permanece en un estado  $i$  antes de abandonarlo (Guttorp 1995). Como el tiempo medio de residencia en el estado  $i$  está distribuido geoméricamente con el parámetro  $1-\psi_t^{i \rightarrow i}$  (probabilidad de abandonar el estado de partida), fue posible transformar las probabilidades de transición en tiempos medios de residencia en la colonia como  $1/(1-\psi_t^{FP \rightarrow FP})$  y en las áreas de alimentación como  $1/(1-\psi_t^{AA \rightarrow AA})$ .

Para estimar los parámetros del modelo, la probabilidad de recaptura de los individuos ausentes de la colonia ( $P^{AA}$ ) se consideró 0 y las probabilidades de supervivencia se restringieron para tener el mismo valor en FP y las AA (S). Por lo tanto, el modelo de partida consideró el efecto aditivo de las variables sexo, periodo y esfuerzo de muestreo para la probabilidad de recaptura ( $P_{\text{sexo+p+E}}^{FP}$ ) y el efecto de la interacción del sexo del adulto con la edad de los pollos, la edad de los adultos, la cohorte y el período de estudio sobre la probabilidad de residencia ( $S_{\text{sexo*[ep4+Ea+c+p]}}$ ) y las probabilidades de movimiento entre la colonia y las áreas de alimentación ( $\psi_{\text{sexo*[ep3+Ea+c+p]}}^{AA \rightarrow FP}$  y  $\psi_{\text{sexo*[ep3+Ea+c+p]}}^{FP \rightarrow AA}$ ), excluyendo en este último caso los pollos con edades >16 semanas (ep3). Debido a que los pollos mayores de 16 semanas pueden dejar de ser alimentados por sus padres (Rendón-Martos et al. 2000), su efecto no se analizó en el caso de los movimientos. Los modelos de captura-recaptura se realizaron empleando el programa MARK (White y Burnham 1999). Los I.C. 95% para variables continuas se estimaron mediante “delta method” (ver Anexo III para un ejemplo con los valores de S).

No existe un test específico para comprobar la bondad de ajuste (goodness-of-fit: GOF) de un modelo multiestado con estados no-observables, por lo que los datos se ajustaron a un modelo de Cormack–Jolly–Seber  $S_{t^* \text{sexo}} P_{t^* \text{sexo}}$  (Lebreton et al. 1992). La selección del modelo más

parsimonioso se realizó atendiendo al índice de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Cuando las diferencias de los valores de AICc entre varios modelos fueron inferiores a 2, se seleccionó el modelo con menor número de parámetros. Los modelos generados en este estudio se presentan en el Anexo IV.

### *Comportamiento alimentario*

El tamaño del abdomen del flamenco se estimó mediante un índice semicuantitativo del perfil abdominal (IPA) que puede emplearse como un indicador del tiempo que los individuos dedican a la alimentación (Rendón et al. 2009). En el flamenco común se aprecia una considerable variación del tamaño del abdomen relacionado con el tiempo que dedican a beber y comer, y que es independiente de la acumulación de grasa. Los valores de IPA se han estimado según seis categorías (figura 5 en Rendón et al. 2009). Se registraron los valores de IPA de 286 individuos marcados (654 observaciones) tanto en la colonia como en las áreas de alimentación de VP durante el mismo período en que se realizó el seguimiento continuo en FP. Se aplicaron modelos logísticos ordinales mixtos para explicar las variaciones de IPA, considerando la interacción del sexo de los adultos con la edad de los pollos (ep3), la edad de los adultos, el período de observación y la localidad de observación (l) como factores fijos (sexo\*[ep3+Ea+p+l]), y la identidad de los flamencos y los observadores como factores aleatorios. Los modelos ordinales se realizaron con el módulo *ordinal2* del programa R (Christensen 2010). Los modelos analizados se presentan en Anexo V.

### *Firma isotópica de las secreciones*

Las secreciones con las que los adultos alimentan a los pollos se extrajeron de los buches de los pollos en los anillamientos efectuados en FP en 2006 ( $n=100$ ) y 2007 ( $n=118$ ). Los buches de los pollos fueron masajeados para inducir a la regurgitación de su contenido (*i.e.* las secreciones aportadas por sus padres). Las muestras de las secreciones se

mantuvieron en viales a 4 °C hasta su análisis. Los pollos fueron sexados mediante técnicas moleculares, para lo que se les extrajo sangre (1 mL) de la vena tarsal que se preservó en etanol al 70%. Para establecer el sexo de los adultos que proporcionaron las cebas, se extrajeron células de las secreciones almacenadas en el buche de los pollos y se sexaron mediante técnicas moleculares. Estas células pudieron proceder tanto de los adultos que produjeron las secreciones como del buche del pollo, por lo que el origen de la ceba se estableció cuando el sexo del pollo difirió del de las células de la ceba. Según este criterio, se identificaron las cebas procedentes de 37 (25 y 12) hembras y 29 (6 y 23) machos (en 2006 y 2007, respectivamente).

El análisis de isótopos estables de las secreciones se efectuó en Iso-Analytical Ltd. Laboratory (Sercon Ltd., Crewe, UK), mediante espectrometría de masas para obtener las proporciones isotópicas de carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) respecto a un material de referencia, y fueron expresadas como  $\delta X(\text{‰}) = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{referencia}} - 1) * 1000$ , donde  $X$  es el isótopo pesado y  $R$  es la proporción isotópica ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) en la muestra y el material de referencia.

Las variaciones de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se relacionaron con el sexo de los padres y la longitud del tarso del pollo, como un indicador de su edad, empleando un modelo lineal mixto en el que el año de muestreo se incluyó como un factor aleatorio.

## **Resultados**

### *Relación entre la edad de los padres y la fecha de puesta*

No hubo un efecto significativo de la interacción del sexo de los adultos y la cohorte sobre la edad de los reproductores ( $F_{2, 415} = 0,219$ ;  $P=0,803$ ). El sexo tampoco se relacionó con la edad media de los reproductores ( $F_{1, 415} = 0,001$ ;  $P=0,972$ ) una vez controlado el efecto de la cohorte ( $F_{2, 415} = 37,9$ ;  $P < 0,001$ ) (figura 3.3). Los adultos que acometieron la reproducción más tempranamente (c1) fueron más viejos ( $14 \pm [e.s.]$

0,54 años,  $n=45$ ) que aquellos que la iniciaron más tarde (c2:  $12,2 \pm 0,23$  años,  $n = 242$  y c3:  $11,3 \pm 0,29$  años,  $n = 149$ ; prueba de Tukey-Kramer:  $P<0,05$ ) pero no hubo diferencia en la edad de los padres entre c2 y c3 ( $P>0,05$ ).

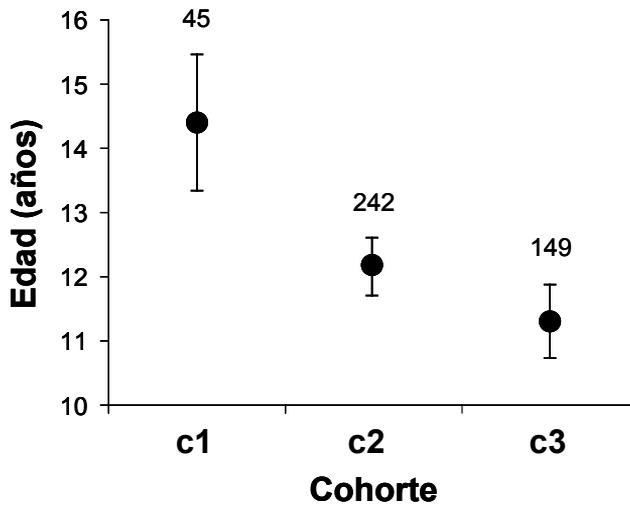
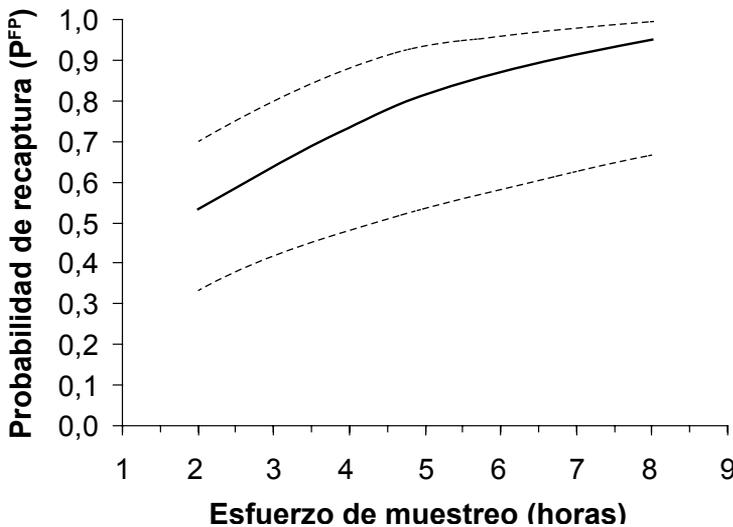


Figura 3.3. Edad media ( $\pm$ I.C. 95%) de los flamencos de cada una de las cohortes que accedieron a la colonia de reproducción en la laguna de Fuente de Piedra en 2001. Los números indican los tamaños de muestra. La edad de los individuos de la cohorte 1 fue mayor que la de las cohortes c2 y c3 (prueba de Tukey-Kramer:  $P<0,05$ ), mientras que las edades de los reproductores no difirió significativamente entre las cohortes c2 y c3 ( $P>0,05$ ).

**Tabla 3.1. Modelos de la probabilidad de de recaptura de flamencos marcados en FP. Se muestran los valores de AICc,  $\Delta$ AICc, el número de parámetros ( $k$ ) y las desviaciones de los modelos. El modelo más parsimonioso se destaca en negrilla.**

Modelos	AICc	$\Delta$ AICc	$k$	Desviación
M01: sexo+p+E	6371,2	2,3	52	6262,6
M02: sexo+p	6403,6	34,7	51	6273,5
M03: sexo+E	6371,0	2,1	51	6264,6
M04: p+E	6369,4	0,5	51	6263,0
M05: sexo	6374,5	5,6	50	6270,2
M06: p	6375,6	6,7	50	6271,4
<b>M07: E</b>	<b>6368,9</b>	<b>0,0</b>	<b>50</b>	<b>6264,6</b>
M08: .	6373,5	4,6	49	6271,4

Sexo: sexo de los padres  
 p: período de observación (p1 y p2)  
 E: esfuerzo de observación  
 .: constante  
 +: efecto aditivo.



**Figura 3.4. Variación de la probabilidad de recaptura ( $\pm$ I.C. 95%) de flamencos adultos en FP durante la cría de los pollos, en función del esfuerzo de muestreo ( $P_E^{FP}$ ) según el modelo M44.**

### *Modelos de captura-recaptura multiestado*

#### Prueba de bondad de ajuste

El componente 3.SR no fue significativo para machos ( $\chi_{229}=19,7$ ;  $P=0,902$ ) ni para hembras ( $\chi_{231}=7,5$ ;  $P=1$ ). El componente 2.CT no fue significativo para los machos ( $\chi_{246}=22,0$ ;  $P=0,999$ ) pero sí para las hembras ( $\chi_{248}=72,0$ ;  $P=0,014$ ), indicando que las observaciones de hembras en FP fueron más probables cuando éstas estuvieron presentes el días anterior (habituaación a la trampa:  $Z=-1,98$ ;  $P=0,048$ ). El factor de varianza indica una leve infra-dispersión ( $\hat{c}=0,087$ ) por lo que se empleó un valor  $\hat{c}=1$  (Burnham y Anderson 2002).

#### Probabilidad de recaptura

El mejor modelo para explicar la probabilidad de recaptura incluyó el esfuerzo de muestreo (tabla 3.1: M07; figura 3.4). Un modelo que también incluía el efecto aditivo del período de observación (tabla 3.1: M04) tuvo un valor de AIC ligeramente superior ( $\Delta AICc=0,5$ ); no obstante el intervalo de confianza del 95% del parámetro de  $p$  incluyó el valor 0 ( $\beta_{p1}=-1,272$ ; [e.s. 1,142; I.C. 95% -3,511 – 0,966]). El modelo M07 indica que la probabilidad de recaptura incrementó con la duración de observaciones ( $\beta_E=0,444$ ; [0,151; 0,148 – 0,741]).

#### Atención al pollo

El modelo con el menor valor de AICc incluyó el efecto aditivo de la edad de los pollos y los adultos sobre la probabilidad de atención al pollo (tabla 3.2: M17). Los valores de AICc de los modelos M13 y M16 fueron mayores ( $\Delta AICc=1,8$ ). Los I.C. 95% de los coeficientes de la interacción entre el sexo de los progenitores y la edad de pollos y adultos en el modelo M13 incluyeron el valor 0 (-0,838 – 0,086 y -0,088 – 2,486, respectivamente), así como el coeficiente del período de observación en el modelo M16 (-0,531 – 0,321). Por lo tanto se seleccionó el modelo M17.

La probabilidad de atención al pollo fue muy alta para los pollos de <16 semanas (1-6 semanas: 0,993 [I.C. 95% 0,990 - 0,995]; 7-12 semanas: 0,981 [0,972 - 0,987]; 13-16 semanas: 0,982 [0,966 - 0,991]) y disminuyó en pollos de >16 semanas (0,794 [0,643 - 0,892]; figura 3.5A). Además, los padres de mayor edad fueron menos propensos a abandonar la cría de los pollos (figura 5b;  $\beta_{Ea}=0,197$  [e.s. 0,101]).

### Movimientos entre la colonia y las áreas de alimentación

El modelo que mejor explicó la probabilidad de los movimientos de FP hacia las AA (tabla 3.3: M27) incluyó la interacción del sexo de los adultos con el período de observación y el efecto aditivo de la edad de los padres. El valor de AICc del modelo M25, que considera además la interacción del sexo y la edad parental, difirió en 1,5 respecto al modelo M27, pero el coeficiente de dicha interacción presentó un I.C. 95% que engloba el valor 0 ( $\beta_{\text{sexo}^*Ea}=0,215$  [e.s. 0,278; I.C. 95% -0,760 - 0,331]). Debido a que los resultados de modelo M27 indican que las probabilidades de transición de machos y hembras fueron similares en el período p1 (0,958; [0,927 - 0,977] y 0,955 [0,923 - 0,974], respectivamente), se comprobó si eliminando la interacción sexo\*p en p1 el modelo disminuía significativamente los valores de AIC. El nuevo modelo (M33) mostró un mejor ajuste a los datos ( $\Delta AICc=2.1$ ). La probabilidad de movimientos de FP a las AA en p1 fue 0,956 (0,934 - 0,971), lo que supone un tiempo medio de permanencia en la colonia de 1,05 (1,03 - 1,07) días (figura 3.6A). Durante p2, la probabilidad de que los adultos se desplazaran de FP a las AA disminuyó (figura 3.6A), siendo menor en las hembras (0,675 [0,569 - 0,765]) que en los macho (0,885 [0,814 - 0,948]). Estas probabilidades corresponden a tiempos medios de permanencia en la colonia de 1,48 (1,31 - 1,76) días para las hembras y 1,13 (1,05 - 1,23) días para los machos (figura 3.6A). Independientemente del período de observación, los adultos de más mayor edad permanecieron menos tiempo en FP durante la cría de los pollos ( $\beta_{Ea}=0,322$  [e.s. 0,134]) (figura 3.6B).

La probabilidad de que los adultos permanecieran en las áreas de

alimentación se relacionó con un modelo que sólo incluyó el sexo como factor explicativo (tabla 3.3: M44). Otro modelo que incluyó además el efecto aditivo del período de observación (M43) tuvo una  $\Delta AICc < 2$  respecto al modelo M44, aunque el coeficiente no fue significativo (I.C. 95% -0,139 – 0,331). La probabilidad diaria de que los adultos abandonaran las AA hacia FP fue mayor en hembras (0,134 [I.C. 95% 0,168 – 0,106]) que en machos (0,109 [0,085 – 0,137]), lo que supuso períodos medios de 7,46 (9,43 – 5,95) días y 9,17 (11,76 – 7,30) días de permanencia continua en las áreas de alimentación, respectivamente (figura 3.6C).

**Tabla 3.2. Modelos de la probabilidad de atención al pollo en la colonia de FP. Se muestran los valores de AICc,  $\Delta AICc$ , el número de parámetros ( $k$ ) y las desviaciones de los modelos. El modelo más parsimonioso se destaca en negrilla.**

Modelos	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
M09: sexo*(ep4+Ea+c+p)	6368,9	10,5	50	6264,6
M10: sexo*(Ea+c+p)+ep4	6363,6	5,2	47	6265,8
M11: sexo*(Ea+c+p)	6370,5	12,1	44	6279,1
M12: sexo*(Ea+p)+ep4+c	6363,4	5,0	45	6269,9
M13: sexo*(Ea+p)+ep4	6360,2	1,8	43	6271,0
M14: sexo*(p)+ep4+Ea	6360,7	2,3	42	6273,7
M15: sexo+ep4+Ea+p	6362,1	3,8	41	6277,3
M16: ep4+Ea+p	6360,2	1,8	40	6277,4
<b>M17: ep4+Ea</b>	<b>6358,4</b>	<b>0,0</b>	<b>39</b>	<b>6277,8</b>
M18 ep4	6361,4	3,0	38	6282,9
M19 Ea	6375,9	17,5	36	6301,7
M20: .	6378,7	20,3	35	6306,6

Sexo: sexo de los padres; ac4: edad de los pollos (1-6 semanas, 7-12 semanas, 13-16 semanas, and >16 semanas); Ea: edad de los adultos (años); c: cohortes de reproductores (c1, c2 y c3); p: período de observación (p1 y p2); .: constante; +: efecto aditivo.

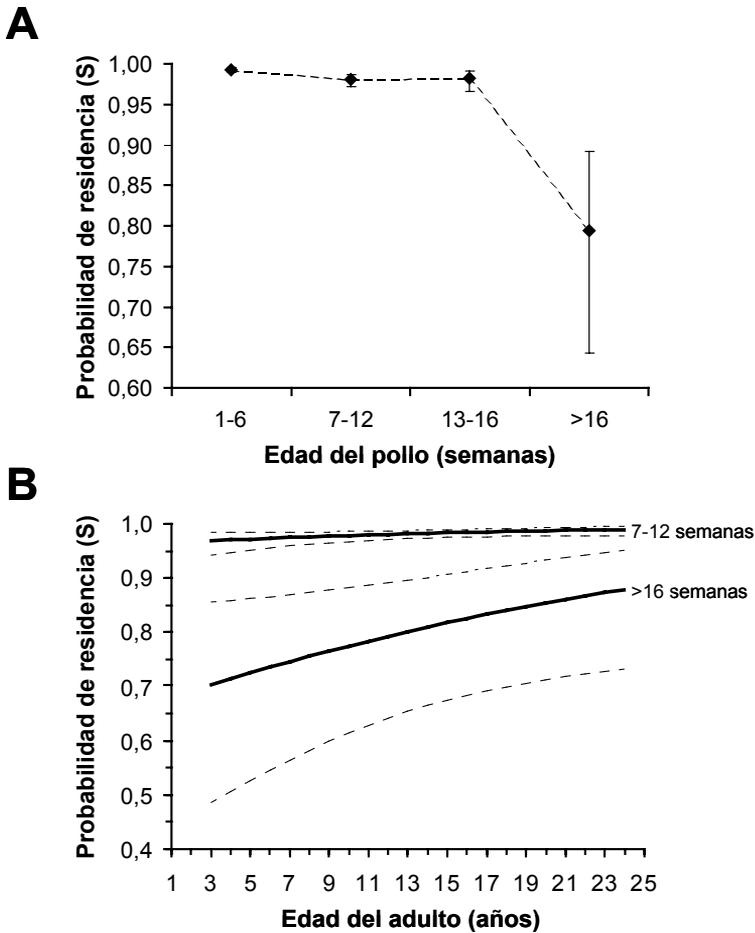


Figura 3.5. Efectos de la edad de los pollos (A) y los adultos (B) sobre la probabilidad diaria ( $\pm$ I.C. 95%) de que los pollos fueran atendido por sus padres (S) según el modelo M17 (tabla 3.2). En el caso de la edad de los padres (B) se representan los valores predichos para pollos con edades de 7-12 y >16 semanas.

**Tabla 3.3. Modelos de la probabilidad de movimientos entre FP y las AA ( $\psi^{FP \rightarrow AA}$  y  $\psi^{AA \rightarrow FP}$ ). Se muestran los valores de AICc,  $\Delta AICc$ , el número de parámetros ( $k$ ) y la desviaciones de los modelos. Las variables que comienzan con una letra mayúscula son continuas. El modelo más parsimonioso se destaca en negrilla. Abreviaturas como en la tabla 2.**

Transiciones	Modelos	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
$\psi^{FP \rightarrow AA}$	M21: sexo*(ep3+Ea+c+p)	6358,4	9,9	39	6277,8
	M22: sexo*(Ea+c+p)+ep3	6356,1	7,6	37	6279,8
	M23: sexo*(Ea+c+p)	6355,3	6,8	35	6283,2
	M24: sexo*(Ea+p)+c	6354,9	6,4	33	6287,0
	M25: sexo*(Ea+p)	6352,0	3,6	31	6288,4
	M26: sexo*(Ea)+p	6357,2	8,7	30	6295,7
	M27: sexo*(p)+Ea	6350,5	2,1	30	6289,0
	M28: sexo*(p)	6354,3	5,8	29	6294,9
	M29: sexo+p	6359,5	11,0	28	6302,1
	M30: sexo	6418,1	69,6	27	6362,9
	M31: p	6368,6	20,1	27	6313,4
	M32: .	6431,8	83,3	26	6378,6
	<b>M33: [p1(.), p2(sexo)]+Ea</b>	<b>6348,5</b>	<b>0,0</b>	<b>29</b>	<b>6289,0</b>
$\psi^{AA \rightarrow FP}$	M34: sexo*(ep3+Ea+c+p)	6348,5	15,0	29	6289,0
	M35: sexo*(ep3+Ea+p)+c	6344,9	11,5	27	6289,7
	M36: sexo*(ep3+Ea+p)	6342,7	9,2	25	6291,6
	M37: sexo*(Ea+p)+ep3	6339,3	5,8	23	6292,3
	M38: sexo*(Ea+p)	6340,3	6,8	21	6297,5
	M39: sexo*(Ea)+p	6338,4	4,9	20	6297,7
	M40: sexo*(p)+Ea	6338,4	4,9	20	6297,7
	M41: sexo*(Ea)	6337,0	3,5	19	6298,4
	M42: sexo*(p)	6336,8	3,3	19	6298,2
	M43: sexo+p	6334,9	1,4	18	6298,3
	<b>M44: sexo</b>	<b>6333,5</b>	<b>0,0</b>	<b>17</b>	<b>6299,0</b>
	M45: p	6339,8	6,3	17	6305,3
	M46: .	6338,1	4,6	16	6305,6

El modelo más parsimoniosos para  $\psi$  se determinó partiendo del modelo:

$$S_{ep4+Ea} P_E^{FP} \Psi_{\text{sexo}^*(ep3+Ea+c+p)}^{FP \rightarrow AA} \Psi_{\text{sexo}^*(ep3+Ea+c+p)}^{AA \rightarrow FP}$$

Primero se estableció el mejor modelo para la transición  $FP \rightarrow AA$  y, una vez establecido, se determinó el mejor modelo para la transición  $AA \rightarrow FP$ .

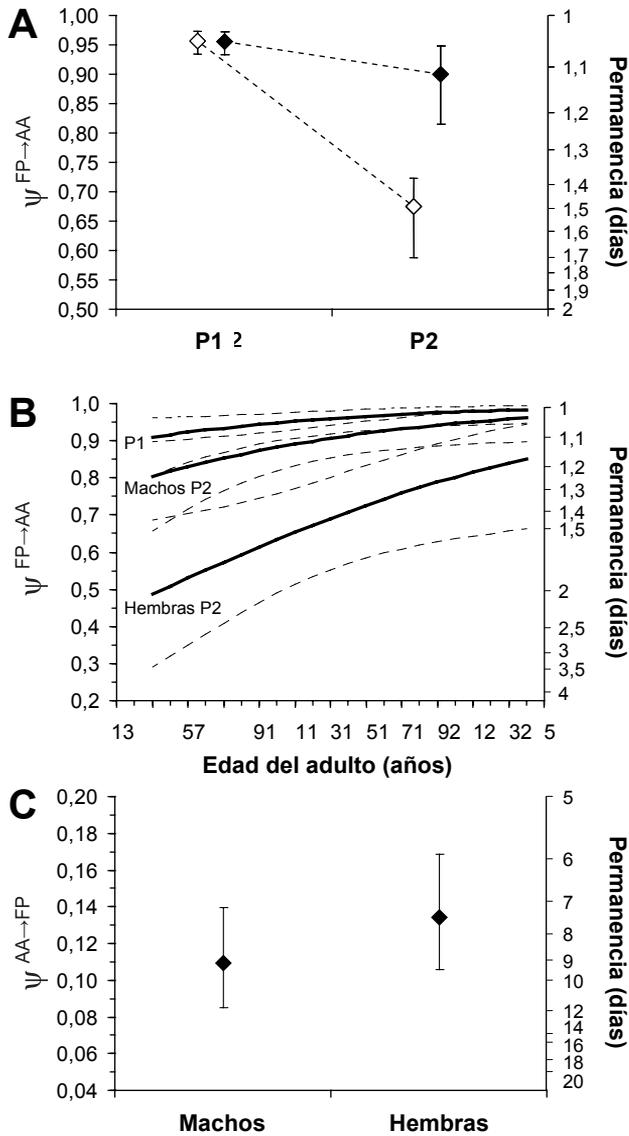


Figura 3.6. Probabilidades medias diarias ( $\pm$ I.C. 95%) de los movimientos de los padres ( $\psi$ ) desde FP hacia las AA, y viceversa, predichas por el modelo M44 (tabla 3.3). El eje de ordenadas derecho indica el tiempo medio de residencia en FP y las AA. (A) Efectos del período de observación y el sexo (◆, machos; ◇, hembras) de los padres sobre las probabilidades de desplazamientos desde FP hacia las AA. (B) Efectos de la edad de los padres sobre las probabilidades de desplazamientos desde FP hacia las AA. (C) Efecto del sexo de los padres sobre la probabilidad de desplazamiento desde las AA hacia FP.

### *Comportamiento alimentario*

Cuatro modelos que relacionan los valores de IPA en FP y las AA presentaron valores de  $\Delta AICc < 2$  (Anexo V: Mvii, Mx, Mxii y Mxii), todos submodelos de Mvii (sexo\*[Ea+I]+p). En este modelo, la interacción entre sexo y edad no fue significativa ( $z=1,577$ ;  $P=0,115$ ), así como el efecto aditivo de la edad ( $z=-0,310$ ;  $P=0,757$ ) y el período de observación ( $z=1,033$ ,  $P=0,302$ ), por lo que se seleccionó el modelo Mviii, que incluyó la interacción del sexo con la localidad ( $\beta_{\text{sexo[macho]*I[FP]}}=1,032$  [e.s. 0,432];  $P=0,017$ ). Los machos que se encontraban en FP presentaron valores de IPA mayores (IPA 2: 67%) que las hembras (IPA 3: 54%), lo que sugiere que estas últimas destinaron más tiempo a la alimentación mientras permanecen en la colonia. No hubo diferencias de IPA entre sexos cuando los adultos fueron observados en las áreas de alimentación, exhibiendo perfiles abdominales más dilatados que cuando se observaron en la colonia (IPA 4: 63% y 64%, para machos y hembras, respectivamente), probablemente debido a que ambos progenitores destinaron más tiempo a alimentarse que cuando estaban en la colonia.

### *Isótopos estables de las secreciones*

No hubo un efecto significativo sobre los valores de  $\delta^{13}C$  de la interacción entre el sexo parental y la longitud del tarso del pollo ( $F_{1,58,06}=1,11$ ;  $P=0,297$ ), la longitud del tarso ( $F_{1,58,32}=0,686$ ;  $P=0,411$ ) ni el sexo parental ( $F_{1,35,34}=0,06$ ;  $P=0,804$ ). Tampoco hubo efectos significativos de la interacción del sexo parental con longitud del tarso ( $F_{1,59}=0,75$ ;  $P=0,391$ ), ni de la longitud del tarso ( $F_{1,59}=0,04$ ;  $P=0,844$ ) sobre  $\delta^{15}N$ , pero las secreciones proporcionadas por los macho presentaron valores mayores de  $\delta^{15}N$  ( $15,11 \pm e.s. 0,54\%$ ) que las secretadas por las hembras ( $13,22 \pm 0,50\%$ ;  $F_{1,59}=5,11$ ;  $P=0,028$ ).

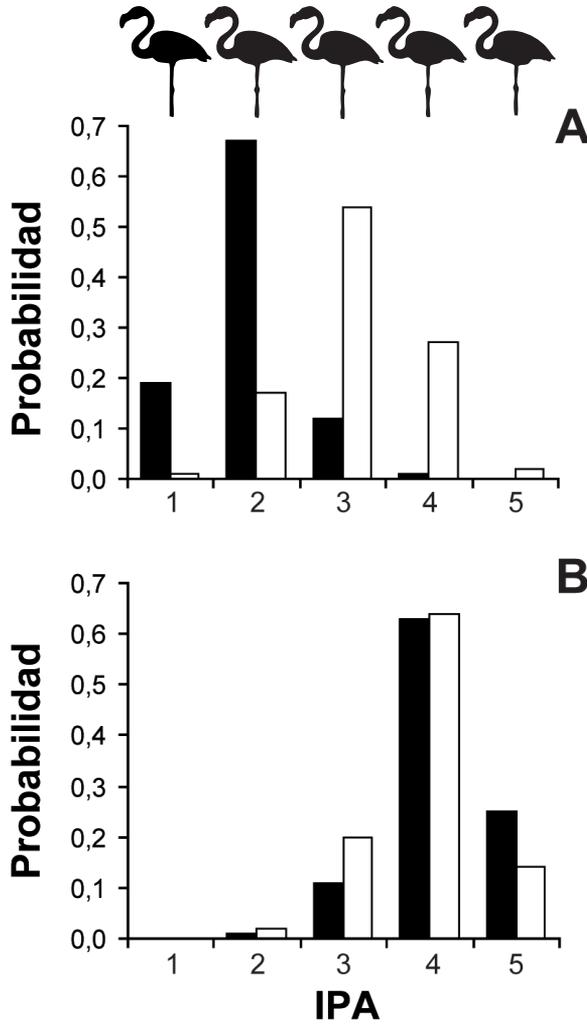


Figura 3.7. Probabilidades de las categorías de perfil abdominal de los padres (IPA) en función del sexo (machos: barras negras; hembras: barras blancas) y la localidad de observación (A: FP, B: VP), según el modelo de regresión logística ordinal: sexo\*I.

## *Discusión*

Los resultados de este estudio muestran que factores tanto intrínsecos (sexo y edad de los padres) como extrínsecos (fecha de observación y edad de los pollos) condicionaron el aprovisionamiento de alimento a los pollos por parte de los progenitores. A diferencia de otras colonias de reproducción en Europa, la colonia de Fuente de Piedra se localiza en un humedal temporal que suele desecarse en verano, por lo que los reproductores deben desplazarse a otros humedales distantes para alimentarse. Estas condiciones deben ser similares a las que afrontan los flamencos en otros humedales naturales, por lo que este estudio puede ser representativo de las condiciones ambientales que han perfilado la estrategia de aprovisionamiento en esta especie.

### *Atención de los pollos por sus padres*

Tanto la incubación como la cría de los pollos suponen un elevado gasto de energía para los padres (Monaghan y Nager 1997). En el flamenco común, el principal condicionante del éxito de la reproducción es el abandono de la incubación (Rendón- Martos 1996). En este sentido, Schmaltz et al. (2011) han mostrado que la incubación actúa a modo de “cuello de botella” de forma que los padres de peor calidad (*i.e.* individuos jóvenes) desisten tempranamente de la reproducción, mientras que los adultos que culminan con éxito la incubación son capaces de asumir la cría del pollo. En el presente estudio se ha comprobado que la probabilidad de atención al pollo fue muy alta ( $>0,98$ ), lo que sugiere que tras la eclosión del huevo la mayor parte de los padres pudieron afrontar los costes derivados de la cría de los pollos.

A pesar de haberse evidenciado un efecto significativo de la edad de los padres sobre la probabilidad de deserción de la cría de los pollos, dicho efecto fue mínimo mientras los pollos dependieron de sus padres para alimentarse ( $<16$  semanas) e incrementó cuando éstos fueron capaces de volar. Este resultado indica que la prolongación del cuidado parental

dependió de la edad de los padres y que los adultos de mayor edad fueron más capaces de afrontar dicho esfuerzo. Patrones similares de prolongación del cuidado parental por parte de adultos de mayor edad también han sido establecidos en gaviotas (Pugesek 1990). La prolongación del cuidado parental puede tener consecuencias sobre la condición corporal del pollo, condicionando tanto su supervivencia (Nur 1984, Tinbergen y Boerlijst 1990) como su capacidad de dispersión (Barbraud et al. 2003). En este sentido, se ha observado en Fuente de Piedra que cuando la edad de los reproductores se encuentra estructurada temporalmente (los padres de mayor edad se incorporan a la colonia antes que los más jóvenes) la supervivencia de los pollos volantones es menor cuando la fecha de nacimiento es más tardía, lo que puede deberse, al menos en parte, a la deserción de los padres más jóvenes (M.A. Rendón, A. Garrido, J.A. Amat y M. Rendón-Martos, datos inéditos).

No se han detectado diferencias estacionales en la probabilidad de abandono de los padres ni en la frecuencia de aprovisionamiento de los pollos una vez que los restantes factores explicativos considerados se mantuvieron estadísticamente constantes. Estas diferencias podrían haber sido consecuencia de variaciones estacionales de recursos (p. ej. alimento) y/o a diferencias de calidad (edad o experiencia) de los reproductores.

El sexo de los adultos no condicionó la probabilidad de deserción de la cría del pollo. Desde un punto de vista evolutivo, los principales factores que afectan al conflicto sexual en relación al cuidado parental son la precocidad de los pollo y las oportunidades de los adultos para emparejarse más de una vez en la misma estación reproductiva (Olson et al. 2008). A pesar de que los flamencos pueden cambiar de pareja en un mismo episodio de reproducción (Cézilly y Johnson 1995), los individuos que abandonan la reproducción durante la cría del pollo deben tener pocas oportunidades de emparejarse nuevamente en un mismo año. Los flamencos forman parejas con edades similares (Cézilly et al. 1997), lo que puede limitar las posibilidades de abandono del pollo por uno de los integrantes de la pareja. Es poco probable que uno de los padres incremente su éxito reproductivo

reduciendo el esfuerzo parental para inducir al otro a que compense su ausencia, dado que el valor reproductivo de ambos padres debe ser similar (Pärt et al. 1992). Por lo tanto, cabe esperar que el abandono de la cría del pollo por uno de los padres determine la deserción del otro y que ambos miembros de la pareja desarrollen un nivel de inversión parental similar.

### *Desplazamientos para el aprovisionamiento de los pollos*

#### Permanencia en las áreas de alimentación

Por lo general, en especies dimórficas el miembro de la pareja de menor tamaño suele alimentarse en zonas más distantes y tiene menor eficiencia de forrajeo que el de mayor tamaño durante la cría de los pollos. Como consecuencia, el padre de menor tamaño tiende a desarrollar un menor nivel de esfuerzo parental (para una revisión ver Wearmouth y Sims 2008). A diferencia de este patrón, las hembras de flamencos permanecieron períodos de tiempo más cortos en las áreas de alimentación que los machos (7,5 vs. 9,2 días). Este comportamiento pudo determinar que las hembras alimentaran más frecuentemente a los pollos. Según predice la teoría de forrajeo desde un lugar central distante, el tiempo que un individuo permanece en una zona de alimentación incrementa con la distancia que separa a ésta de un lugar central de retorno o si la tasa de obtención de energía (alimento) disminuye (Orians y Pearson 1979). En este sentido, cabría esperar que las hembras se alimentaran en humedales más próximos a la colonia o más eficientemente que los machos. El seguimiento por satélite de flamencos reproductores no ha mostrado diferencias entre sexos respecto a las zonas de alimentación utilizadas durante la cría de los pollos (Amat et al. 2005). Los valores isotópicos de  $^{13}\text{C}$  de las secreciones de los adultos tampoco indicaron diferencias entre sexos en los hábitats de alimentación. No obstante, los valores más elevados de  $^{15}\text{N}$  en las secreciones de los machos sugieren éstos se alimentan sobre presas de mayor nivel trófico que las hembras (p. ej. Bearhop et al. 2006). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  también pudieron indicar que las hembras se encontraban en condiciones de estrés nutricional moderado. Cuando existen restricciones leves de alimento la

eficiencia del uso del nitrógeno aumenta, lo que puede causar un menor fraccionamiento del nitrógeno que disminuye los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (Sears et al. 2009).

La disponibilidad de recursos en las áreas de alimentación puede afectar a los patrones de movimientos de aprovisionamiento y consecuentemente a la cantidad de alimento que se destina a los pollos (Granadeiro et al. 1998, Weimerskirch et al. 2001). En el sur de España la disponibilidad de alimento para los flamencos disminuye drásticamente en los humedales temporales durante el verano debido principalmente a la desecación de las marismas del Guadalquivir, por lo que deben obtener alimento en humedales permanentes. No obstante, no se ha determinado una relación entre la permanencia continua en las áreas de alimentación y el período de observación, lo que sugiere que la eficiencia en la alimentación no se vio afectada por la disponibilidad de humedales temporales en el período que abarcó este estudio.

### Permanencia en la colonia

A diferencia de los patrones observados en las áreas de alimentación, los períodos continuos que los adultos permanecieron en la colonia incrementaron al avanzar el período de cría de los pollos. No obstante, este patrón difirió entre sexos. Durante el período p1 ambos miembros de la pareja permanecieron un día en la colonia, mientras que en el período p2 las hembras permanecieron períodos más largos (1,5 días) que los machos (1,1 días). Dado que las hembras permanecieron en las áreas de alimentación períodos más cortos que los machos, se alimentaron probablemente de presas de peor calidad y proporcionan a sus pollos cantidades de ceba similares (capítulo 5, véase también Cézilly et al. 1994) el esfuerzo parental dedicado por las hembras pudo afectar más a su condición corporal que a la de los machos, incrementando esta diferencia con el avance del período de cría debido al esfuerzo acumulado. La peor condición corporal de las hembras pudo determinar que éstas dedicaran más tiempo que los machos a alimentarse en la colonia al avanzar el

período de cría.

La permanencia en la colonia también varió con la edad de los padres. Los individuos de mayor edad permanecieron en la laguna períodos más cortos que los jóvenes. Esto pudo deberse a que los individuos de mayor edad dedicaron menos tiempo a reponer su condición corporal antes de realizar otro desplazamiento a las áreas de alimentación. Los individuos jóvenes podrían invertir menos que los más viejos en la cría del pollo si dicho esfuerzo disminuye su supervivencia, debido a su mayor valor reproductivo residual. Esto podría determinar que los padres más jóvenes destinaran más tiempo a reponer su condición corporal en la colonia. No obstante, se ha comprobado que las hembras jóvenes (<7 años) que cría por primera vez tienen menores tasas de supervivencia que aquellas que cría más tarde (Tavecchia et al. 2001), aunque este patrón no se ha encontrado en los machos. Por otra parte, como los individuos más viejos pueden ser más eficientes en la adquisición de alimento (Bildstein et al. 1991), la permanencia en la colonia podría disminuir con la edad al necesitar menos tiempo para restituir su condición corporal antes de regresar a las áreas de alimentación.

### *¿Hay regulación en el aprovisionamiento de los pollos?*

La edad de los pollos no afectó a los patrones de movimientos de los adultos entre la colonia y las áreas de alimentación durante el período de estudio. Esto podría indicar que los padres no variaron el esfuerzo parental en función de las necesidades de los pollos. Sin embargo, el esfuerzo parental comprende otros aspectos además de la frecuencia de las visitas a la colonia, como las cantidad/calidad de alimento que los padres proporcionan a los pollos en cada visita. Se ha determinado que los machos varían el tiempo de aprovisionamiento en función de la edad de los pollos (Cézilly et al. 1994). Por otra parte, el número de cebas diarias también varía con la edad de los pollos (Rendón et al. 2012). Por lo tanto, son necesarios más estudios para determinar si el esfuerzo parental en los flamencos es fijo o varía de acuerdo con la edad de los pollos.

*Patrones de aprovisionamiento relacionados con el sexo*

Las diferencias entre sexos en los patrones de movimientos entre la colonia y las áreas de alimentación sugieren que las hembras realizaron una mayor inversión parental durante la cría de los pollos. A pesar que las hembras son más pequeñas que los machos y que se alimentan, aparentemente, sobre presas de menor calidad, éstas realizan movimientos más frecuentes para alimentar a los pollos. La diferencia en el esfuerzo parental entre sexos durante la cría de los pollos pudo deberse a la distinta ubicación del esfuerzo en diferentes fases de la reproducción. El efecto acumulado de dicho esfuerzo pudo afectar a la condición corporal de los padres si éstos invirtieron más al inicio de la reproducción, lo que puede afectar posteriormente a los patrones de aprovisionamiento (Heaney y Monaghan 1996). En el caso del flamenco, a pesar de que los machos destinan un mayor esfuerzo en las primeras fases de la reproducción, es más probable que las hembras deserten durante la incubación y, por lo tanto, inviertan más que los machos en la reproducción durante la incubación (Cézilly 1993).

El análisis de isótopos estables de las secreciones de los adultos sugiere que hay una segregación entre sexos respecto a la selección de sus presas (p. ej. Forero et al. 2002, Bearhop et al. 2006). Las diferencias entre sexos en los patrones de aprovisionamiento no debieron ser debidas a exclusión competitiva en las áreas de alimentación, ya que según esta hipótesis, cabría esperar que las hembras permanecieran períodos más prolongados en las áreas de alimentación para compensar su menor eficiencia alimentaria. Por el contrario, el tiempo de permanencia en las áreas de alimentación pudo deberse a diferencias en la selección de presas relacionadas con el sexo y al uso diferencial de los hábitats de forrajeo. Diferencias en el tamaño del pico (Cramp y Simmons 1977) pudieron determinar que los machos filtrasen presas de mayor tamaño y que valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en sus secreciones fueran mayores. Por otra parte, el dimorfismo sexual pudo condicionar la segregación de nichos tróficos por la explotación de distintos microhábitats, lo que reduciría la competencia entre sexos.

Mediante el uso de telemetría por satélite (J.A. Amat, datos inéditos) se ha comprobado que las hembras se alimentan en aguas menos profundas cerca de la orilla de los humedales, mientras que los machos explotan recursos distribuidos más ampliamente en agua abierta. Esta segregación espacial debe condicionar tanto el comportamiento alimentario (p. ej. comer pateando vs. comer caminando, Johnson y Cézilly 2007) como la selección de las presas. Varo et al. (2011) determinaron que la artemia (*Artemia parthenogenetica*), una presa potencial del flamenco, se distribuye más densamente y alcanza tamaños mayores en el fondo de la columna de agua. Por lo tanto, si los machos explotan presas mayores pero más dispersas que las hembras, las cuales podrían alimentarse de especies bentónicas (p. ej. larvas de *Chironomus*) en aguas menos profundas, el tiempo óptimo destinado a alimentarse para maximizar su ganancia de energía podría ser mayor (Stephens y Krebs 1986).

### **Conclusiones**

A partir del análisis de avistamientos de individuos marcados ha sido posible establecer los patrones de movimientos de flamencos adultos entre la colonia y las áreas de alimentación durante el período de cría de los pollos. Este estudio ha puesto de manifiesto que los modelos de captura-recaptura pueden ser utilizados para determinar las probabilidades de deserción y movimiento cuando los adultos no visitan a sus pollos diariamente y el marcaje de los individuos con sistemas de seguimiento más precisos (p. ej. telemetría) implica un coste tanto económico como logístico elevado. Los resultados de este estudio indican que las diferencias de aprovisionamiento debidas al sexo de los padres pudieron deberse tanto a restricciones de comportamiento específicas del género como a restricciones energéticas. Los machos parecen ser menos eficientes que las hembras en la obtención de alimento fuera de la colonia, pero cuando regresan a ésta para alimentar a los pollos las hembras necesitan más tiempo para recuperar su condición corporal antes de acometer un nuevo desplazamiento a las áreas de alimentación.

### **Bibliografía**

- Allen, R. P. 1956. *The Flamingos: Their Life History and Survival. Research Report 5 of the National Audubon Society*. National Audubon Society, New York.
- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2005. Ranging behaviour of Greater Flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Bol. Conserv.*, 125: 183-192.
- Barbraud, C., Johnson, A.R. y Bertault, G. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *J. Anim. Ecol.*, 72: 246-257.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Robertson, G.G. y Jouventin, P. 1999. Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *J. Anim. Ecol.*, 68: 1179-1192.
- Bearhop, S., Phillips, R.A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D.A. y Croxall, J.P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 311: 157-164.
- Bildstein, K.L., Fredrick, P.C. y Spalding M.G. 1991. Feeding patterns and aggressive behavior in juvenile and adult American Flamingos. *Condor*, 93: 916-925.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach. 2nd Edition*. Springer-Verlag, New York.
- Cézilly, F. 1993. Nest desertion in the greater flamingo, *Phoenicopterus ruber roseus*. *Anim. Behav.*, 45: 1038-1040.
- Cézilly, F. y Johnson, A.R. 1995. Re-mating between and within breeding seasons in the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, 137: 543-546.
- Cézilly, F., Tourenq, C. y Johnson, A.R. 1994. Variation in parental care with offspring age in the greater flamingo. *Condor*, 96: 809-812.
- Cézilly, F., Viallefont, A., Boy, V. y Johnson, A.R. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. *Ecology*, 77:

1143-1150.

- Cézilly, F., Boy, V., Tourenq, C.J. y Johnson, A.R. 1997. Age-assortative pairing in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, 139: 331-336.
- Christensen, R. 2010. *ordinal2-Regression models for ordinal data. R package version 2011.05-03*. <http://www.cran.r-project.org/package=ordinal>.
- Cramp, S. y Simmons, K.E.L. 1977. *The birds of the Western Palearctic, Vol. I*. Oxford University Press, Oxford.
- Dawson, R.D. y Bortolotti, G.R. 2003. Parental effort of American kestrels: the role of variation in brood size. *Can. J. Zool.*, 81: 852-860.
- Drent, R.H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. y Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology*, 79: 1781-1788.
- Forero, M.G., Hobson, K.A., Bortolotti, G.R., Donazar, J.A. y Bertellotti, M. 2002. Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 234: 289-299.
- Forest, L.N. y Gaston, A.J. 1996. The effect of age on timing of breeding and reproductive success in the thick-billed murre. *Ecology*, 77: 1501-1511.
- Fujiwara, M. y Caswell, H. 2002. A general approach to temporary emigration in mark-recapture analysis. *Ecology*, 83: 3266-3275.
- González-Solís, J., Croxall, J.P. y Wood, A.G. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos*, 90: 390-398.
- González-Solís, J., Becker, P.H., Jover, L. y Ruiz, X. 2004. Individual changes underlie age-specific pattern of laying date and egg-size in female common terns (*Sterna hirundo*). *J. Ornithol.*, 145: 129-136.
- Granadeiro, J.P., Nunes, M., Silva, M.C. y Furness, R.W. 1998. Flexible foraging strategy of Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, during the chick-rearing period. *Anim. Behav.*, 56: 1169-1176.

- Gray, C.M., Brooke, M.L. y Hamer, K.C. 2005. Repeatability of chick growth and food provisioning in Manx shearwaters *Puffinus puffinus*. *J. Avian. Biol.*, 36: 374-379.
- Guttorp, P. 1995. *Stochastic Modelling of Scientific Data*. Chapman y Hall, New York.
- Hamer, K.C., Quillfeldt, P., Masello, J.F. y Fletcher, K.L. 2005. Sex differences in provisioning rules: responses of Manx shearwaters to supplementary chick feeding. *Behav. Ecol.*, 17: 132-137.
- Heaney, V. y Monaghan, P. 1996. Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation costs and subsequent brood rearing capacity. *P. Roy. Soc. Lond. B.*, 263: 1719-1724.
- Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T. & A.D. Poyser, Londres.
- Kato, A., Watanuki, Y. y Naito, Y. 2001. Foraging and breeding performance of Japanese cormorants in relation to prey type. *Ecol. Res.*, 16: 745-758.
- Kendall, W.L. y Nichols, J.D. 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology*, 83: 3276-3284.
- Kendall, W.L. y Nichols, J.D. 2004. On the estimation of dispersal and movement of birds. *Condor*, 106: 720-731.
- Lang, E.M. 1963. Flamingoes raise their young on a liquid containing blood. *Experientia*, 19: 532-533.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. y Anderson, D.R. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.*, 62: 67-118.
- Lewis, S., Benvenuti, S., Dall-Antonia, L., Griffiths, R., Money, L., Sherratt, T.N., Wanless, S. y Hamer, K.C. 2002. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *P. Roy. Soc. Lond. B.*, 269: 1687-1693.
- Lewis, S., Schreiber, E.A., Daunt, F., Schenk, G.A., Orr, K., Adams, A.,

- Wanless, S. y Hamer, K.C. 2005. Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis*, 147: 408-414.
- McGraw, K.J., Nolan, P.M., Stoehr, A.M. y Hill, G.E. 2001. Intersexual differences in age-specific parental effort in the house finch (*Carpodacus mexicanus*). *Etologia*, 9: 35-41.
- Monaghan, P. y Nager, R.G. 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends. Ecol. Evol.*, 12: 270-74.
- Navarro, J. y González-Solís, J. 2007. Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia*, 151: 150-160.
- Nichols, J.D., Hines, J.E., Pollock, K.H., Hinz, R.L. y Link, W.A. 1994. Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology*, 75: 2052-2065.
- Nisbet, I.C.T. 1997. Female common terns *Sterna hirundo* eating mollusc shells: evidence for calcium deficits during egg laying. *Ibis*: 139, 400-401.
- Nol, E. y Smith, J.N.M. 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *J. Anim. Ecol.*, 56: 301-313.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. II. Nestling weight, offspring survival, and optimal brood size. *J. Anim. Ecol.*, 53: 497-517.
- Olson, V.A., Liker, A., Freckleton, R.P. y Székely, T. 2008. Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. *P. Roy. Soc. Lond. B.*, 275: 301-307.
- Orians, G.H. y Pearson, N.E. 1979. On the theory of central-place foraging. - En: Horn, D.J., Mitchell, R.D. y Stairs, G.R. (eds.). *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus, pp. 154-177.
- Pärt, T., Gustafsson, L. y Moreno, J. 1992. Terminal investment and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Am. Nat.*, 140: 868-882.
- Pradel, R., Rioux, N., Tamiés, A. y Lebreton, J.D. 1997. Individual

- turnover among wintering teal in Camargue: a mark-recapture study. *J. Wildlife. Manage.*, 61: 816-821.
- Pugesek, B. 1990. Parental effort in the California gull: test of parent-offspring conflict theory. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 211-215.
- Quillfeldt, P., Schroff, S., Noordwijk, H.J., Michalik, A., Ludynia, K. y Masello, J.F. 2011. Flexible foraging behaviour of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 428: 271-287.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Amat, J.A. y Rendón-Martos, M. 2009. Monitoring of Greater Flamingo colonies: some proposals for measuring and interpreting results. *Flamingo*, Special Publication, 1: 62-75.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Guerrero, J.C., Rendón-Martos, M. y Amat, J.A. 2012. Crop size as an index of chick provisioning in the greater flamingo *Phoenicopterus roseus*. *Ibis*, 154: 379-388.
- Rendón-Martos, M. 1996. *La laguna Fuente de Piedra en la dinámica de la población de flamencos (Phoenicopterus ruber roseus) del Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Rendón-Martos, M., Vargas, J.M., Rendón, M.A., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2000. Nocturnal movements of breeding greater flamingos in southern Spain. *Waterbirds*, 23 (Special Publication 1): 9-19.
- Sæther, B.E. 1994. Food provisioning in relation to reproductive strategy in altricial birds: a comparison of two hypotheses. *Evolution*, 48: 1397-1406.
- Sæther, B.E., Andersen, R. y Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic petrel *Thalassoica antarctica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33: 147-150.
- Sears, J., Hatch, S.A. y O'Brien, D.M. 2009. Disentangling effects of growth and nutritional status on seabird stable isotope ratios. *Oecologia*, 159: 41-48.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B.R. y Pradel, R. 2004. Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology*, 85: 2107-2113.

- Schmaltz, L., Cézilly, F. y Béchet, A. 2011. Using multistate recapture modelling to assess age-specific bottlenecks in breeding success: a case study in the greater flamingo *Phoenicopterus roseus*. *J. Avian Biol.*, 42: 1-9.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology*, 82: 165-172.
- Tinbergen, J.M. y Boerlijst, M.C. 1990. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.*, 59: 1113-1127.
- Tinbergen, J.M. y Verhulst, S. 2000. A fixed energetic ceiling to parental effort in the great tit? *J. Anim. Ecol.*, 69: 323-334.
- Tremblay, Y. y Cherel, Y. 2005. Spatial and temporal variation in the provisioning behaviour of female rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome fholi*. *J. Avian Biol.*, 36: 135-145.
- Varo, N., Green, A.J., Sánchez, M.I., Ramo, C., Gómez, J. y Amat, J.A. 2001. Behavioural and population responses to changing availability of *Artemia* prey by moulting black-necked grebes, *Podiceps nigricollis*. *Hydrobiologia*, 664: 163-171.
- Weimerskirch, H. y Lys, P. 2000. Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to growth of their chick. *Polar Biol.*, 23: 733-744.
- Wearmouth, V.J. y Sims, D.W. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv. Mar. Biol.*, 54: 107-170.
- Weimerskirch, H., Mougey, T. y Hindermeier, X. 1997a. Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behav. Ecol.*, 8: 635-643.
- Weimerskirch, H., Zimmermann, L. y Prince, P. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.* 12: 22-30.

- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Cuenot-Chailet, F. y Ridoux, V. 1997b. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*, 78: 2051-2063.
- White, G.C. y Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 120-138.
- Ydenberg, R.C., Welham, C.V.J., Schmid-Hempel, R., Schmid-Hempel, P. y Beauchamp, G. 1992. Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behav. Ecol.*, 5: 28-34.
- Zimmer, I., Ropert-Coudert, Y., Poulin, N., Kato, A. y Chiaradia, A. 2011. Evaluating the relative importance of intrinsic and extrinsic factors on the foraging activity of top predators: a case study on female little penguins. *Mar. Biol.*, 158: 715-722.
- Ziswiler, V. y Farner, D.S. 1972. Digestion and the digestive system. - En: Farner, D.S., King, J.R. y Parkes, K.C. (eds.). *Avian Biology. vol. II*. Academic Press, New York, pp. 343-430.
- Zweers, G., De Jong, F., Berkhoudt, H. y Vanden Berge, J.C. 1995. Filter feeding in flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *Condor*, 97: 297-324.

## *Anexo I*

### *Sexado fenotípico de flamencos adultos*

Las técnicas moleculares son métodos fiables para la discriminación de sexos en animales, si bien sólo han estado disponibles en los últimos 20 años (Griffiths y Tiwari 1993). Los pollos de flamenco han sido sexados mediante análisis de ADN (Bertault et al. 1999) desde 1995 en Camarga (Francia) y desde 2002 en Fuente de Piedra. Un método alternativo al sexado molecular empleado en especies dimórficas es la discriminación de sexos mediante estudios bioméricos. Desde 1997 en Camarga y 1986 en Fuente de Piedra se marca una parte de los pollos nacidos en sus colonias y se toman medidas morfométricas (peso, longitud del ala, pico y tarso). No obstante, al no haber un dimorfismo sexual marcado en los pollos (Bertault et al. 2000) no es posible determinar su sexo mediante medidas morfológicas.

En los flamencos adultos el dimorfismo sexual se hace aparente hacia los 9-11 meses de edad (Studer-Thiersch 1986). Los machos suelen ser un 20% mayores que las hembras (figura A1). No obstante, ambos sexos pueden presentar tamaños similares ya que los individuos continúan creciendo con la edad (Johnson y Cézilly 2007), por lo que no hay un carácter que los diferencie de forma definitiva. Además de las diferencias de tamaños, otras características morfológicas pueden emplearse para establecer el sexo de los adultos. La longitud de la tibia-tarso y tarso-metatarso son relativamente más cortas en relación al tamaño del cuerpo en el caso de las hembras (figura A1), de forma que al plegar la pata bajo el cuerpo la articulación de la pata raramente sobrepasa a la cola. La morfología de la cabeza también suele diferir entre sexos. Las hembras presentan frentes más redondeadas que los machos, que suelen presentar frentes más planas (figuras A1 y A2). Otra característica diferenciadora es la longitud del cuello, más corto y, aparentemente, más grueso en el caso de las hembras. Finalmente, la coloración de los adultos difiere entre sexos (figura A1), aunque es más apreciable durante el período de cortejo e incubación (J.A. Amat, datos inéditos). Las plumas del cuello y el dorso

suelen estar más coloreadas en las hembras que en los machos. Además de la morfología, algunos aspectos del comportamiento (p. ej. la cópula, figura A2) pueden dar información determinante sobre el sexo de los individuos.

El sexado fenotípico fue empleado durante las observaciones de individuos marcados, asignando un sexo probable a cada individuo. Como los individuos suelen ser avistados en más de una ocasión, puede establecerse el sexo más probable a partir de las observaciones registradas desde que estos fueron anillados empleando la base de datos SIAM (Suivi Individuel d'Animaux Marqués, C. Germain, Tour du Valat).

Para evaluar el grado de concordancia entre el sexado fenotípico y molecular, se han analizado los datos de individuos anillados en Fuente de Piedra entre 2005 y 2013 ( $n=3137$ ) a los que se sexó mediante técnicas moleculares. De estos individuos, 421 (13%) fueron observados a lo largo de su área de distribución como adultos ( $>3$  años) y sexados fenotípicamente al menos una vez. Como resultado, se obtuvo que 406 individuos (96%) fueron sexados correctamente ( $\chi^2_{12}=362.5$ ,  $P<0,001$ ), siendo la precisión del sexado similar para machos (97%) y hembras (96%). Por lo tanto, el sexado fenotípico de adultos basado en diferencias morfológicas y de comportamiento resultó altamente preciso en el caso del flamenco, especialmente si se aplica sobre muestras suficientemente grandes, como es el caso del presente estudio ( $n=367$ ).



**Figura A.1. Macho (izquierda) y hembra (derecha) de flamenco común adultos antes de iniciar una cópula.**



**Figura A.2. Hembra adulta de flamenco común con la espalda sucia tras la cópula.**

## Bibliografía

- Bertault, G., Joulia, D., Johnson, A.R. y Raymond, M. 1999. Sex determination in greater flamingo chicks through DNA analysis. *Waterbirds*, 22: 282-284.
- Bertault, G., Raymond, M., Rousset, F., Cézilly, F. y Johnson, A.R. 2000. Evidence of seasonal sex ratio manipulation in the greater flamingo. *Waterbirds*, 23: 20-25.
- Griffiths, R. y Tiwari, B. 1993. The isolation of molecular genetic markers for the identification of sex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 90: 8324-8326.
- Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T. & A.D. Poyser, Londres.
- Studer-Thiersch, A. 1986. Tarsus length as an indication of sex in the flamingo genus *Phoenicopterus*. *Int. Zoo. Yearb.*, 24/25: 240-243.

## Anexo II

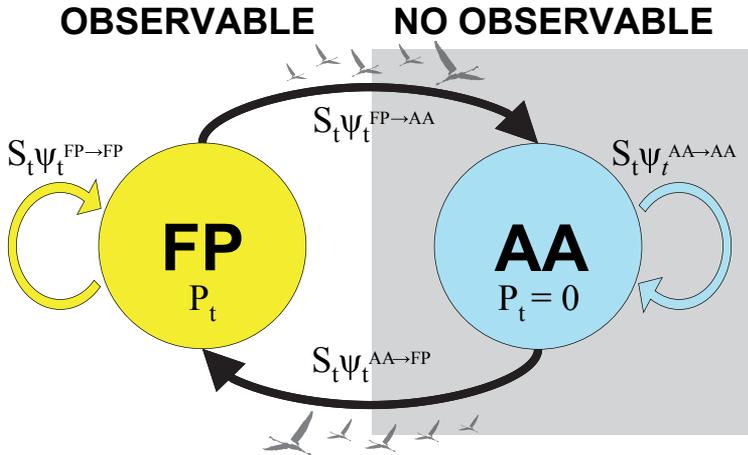
### Descripción de los modelos de captura-recaptura multiestado

Los modelos de emigración temporal son un tipo de modelos de captura-recaptura multiestado que consideran que un individuo se mueve entre un estado “observable” y otro “no-observable” (Kendall y Nichols 2002, Schaub et al. 2004), en nuestro caso la colonia (FP) y las áreas de alimentación (AA), respectivamente. Nuestro modelo incluyó una matriz de transición de Markov de primer orden (A1), donde  $\psi_t^{FP \rightarrow AA}$  es la probabilidad de que un individuo marcado abandone la colonia entre el tiempo t y t+1, mientras que  $\psi_t^{AA \rightarrow FP}$  es la probabilidad de que un individuo marcado vuelva a la colonia entre t y t+1, ambos condicionados por que éstos sobrevivan entre t y t+1 ( $S_t$ ) y que sean recapturados en un estado observable en t ( $P_t$ ), dado que han sobrevivido entre t-1 y t. Este modelo, conocido como modelo de Arnason-Schwarz (Arnason 1972, 1973, Schwarz et al. 1993), permite que las probabilidades de recaptura sólo dependan del estado y tiempo actual. Las sumas de las probabilidades de la matriz de transición es 1, ya que los individuos se mueven a uno de los dos estados, así  $1 - \psi_t^{FP \rightarrow AA}$  y  $1 - \psi_t^{AA \rightarrow FP}$  representan las probabilidades de permanecer en la colonia ( $\psi_t^{FP \rightarrow FP}$ ) o en las áreas de alimentación ( $\psi_t^{AA \rightarrow AA}$ ), respectivamente.

Debido a que sólo se efectuaron observaciones de individuos marcados en la colonia, la probabilidad de recaptura en las áreas de alimentación se fijó en 0 y la probabilidad de atención al pollo (S) se consideró igual independientemente de que los individuos estuvieran en la colonia o en las áreas de alimentación, con el fin de poder identificar a los parámetros del modelo. Teniendo en cuenta estas restricciones, la matriz de transición y los vectores de S y P asociados al modelo fueron:

$$\begin{bmatrix} 1 - \psi_t^{FP \rightarrow AA} & \psi_t^{FP \rightarrow AA} \\ \psi_t^{AA \rightarrow FP} & 1 - \psi_t^{AA \rightarrow FP} \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} S \\ S \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} P \\ 0 \end{bmatrix}_t \quad (A1)$$

la cual puede ser representada esquemáticamente en el siguiente diagrama de movimientos de los flamencos entre la colonia y las áreas de alimentación:



Un modelo general que contuviera la variaciones diarias de supervivencia, recaptura y transiciones implicaría la inclusión de un número elevado de parámetros que no sería intrínsecamente identificables (Kendall y Nichols 2002). Por la tanto, nuestro modelo de partida consideró los efectos aditivos del sexo, p y E sobre la probabilidad de recaptura ( $P_{\text{sexo}+p+E}^{\text{FP}}$ ), la interacción del sexo con ep4, Ea, c y p sobre la probabilidad de residencia ( $S_{\text{sexo}*[ep4+Ea+c+p]}$ ) y la interacción del sexo con ep3, Ea, c y p sobre la probabilidad de movimiento entre la colonia y las áreas de alimentación ( $\psi_{\text{sexo}*[ep3+Ea+c+p]}^{\text{FP} \to \text{AA}}$ ) y viceversa ( $\psi_{\text{sexo}*[ep3+Ea+c+p]}^{\text{AA} \to \text{FP}}$ ).

Los parámetros del modelo se relacionaron con las variables explicativas (x) mediante una función logit:

$$\exp(\beta * x) / (1 + \exp[\beta * x])$$

donde  $\beta$  es el coeficiente de la variable independiente. Para estos modelos se calcularon los valores medios predichos ( $\pm$ I.C. 95%). Los intervalos de confianza para las variables continuas (Ea) se calcularon mediante el

método delta (Seber 1982, Powell 2007) empleando el módulo *emdbook* (Bolker 2011) en R (R Development Core Team 2011).

Los modelos multiestado pueden converger en mínimos locales de desviación (Lebreton y Pradel 2002) además de ser sensibles a los valores iniciales a partir de los cuales se estiman los parámetros. Por esta razón, se comprobó la existencia de mínimos locales en los valores de verosimilitud de los parámetros examinando su distribución posterior mediante la opción “Markov Chain Monte Carlo” del programa MARK. Los valores modales de las distribuciones posteriores se emplearon como valores de partida para el ajuste de los modelos para asegurar la convergencia hacia mínimos globales.

Las pruebas de bondad de ajuste (goodness of fit, GOF) se aplicaron sobre los datos del estado observable (presencia en la laguna), ya que los individuos nunca fueron observados en las áreas de alimentación. Se utilizó el programa U-Care (Choquet et al. 2005) para comprobar el ajuste de los datos de machos y hembras a un modelo de Cormack-Jolly-Seber. La prueba de GOF reveló un efecto significativo de los componentes 3.SR (presencia de transeúntes, Pradel et al. 1997) y 2.CT (habitación a la trampa, Pradel 1993) al emplear el estadístico  $\chi^2$  (no direccional) y Z (direccional). Dado que los modelos multiestado con estados no observables comprenden el efecto de la habitación a la trampa, el componente 2.CT no se incluyó en el cálculo del valor de inflación de varianza ( $\hat{c}=[3.SR+3.CT+2.CL]/g.l.$ ).

### ***Bibliografía***

- Arnason, A.N. 1972. Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Res. Popul. Ecol.*, 13: 97-113.
- Arnason, A.N. 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Res. Popul. Ecol.*, 15: 1-8.
- Bolker, B. 2011. *emdbook: Ecological Models and Data in R*. R package

version 1.3.1.

- Choquet, R., Reboullet, A.M., Lebreton, J.D., Gimenez, O. y Pradel, R. 2005. *U-CARE 2.2 User's Manual*. CEFE, Montpellier, France. URL: <http://ftp.cefe.cnrs.fr/biom/Soft-CR>.
- Kendall, W.L. y Nichols, J.D. 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology*, 83: 3276-3284.
- Lebreton, J.D. y Pradel R. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *J. Appl. Statist.*, 29: 353-369.
- Powell, L.A. 2007. Approximating variance of demographic parameters using the Delta method: a reference for avian biologists. *Condor*, 109: 949-954.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. - En: J.D. Lebreton y P.M. North (eds.). *Study of Bird Populations*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 29-37.
- Pradel, R., Hines, J.E, Lebreton, J.D. y Nichols, J.D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53: 60-72.
- R-Development Core Team. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.
- Schwarz C.J., Schweigert J.F. y Arnason A.N. 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics*, 49: 177-193.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B.R. y Pradel, R. 2004. Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology*, 85: 2107-2113.
- Seber, G.A.F. 1982. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters. Second edition*. Macmillan, New York.

### Anexo III

Cálculo del I.C. 95% para los valores de supervivencia (S) predichos por variables cuantitativas a partir de “delta method”. La función de probabilidad corresponde al modelo:

$$S_{ep4+Ea} P_E^{FP} \Psi_{[p1(.), p2(sexo)]+Ea}^{FP \rightarrow AA} \Psi_{sexo}^{AA \rightarrow FP}$$

library(emdbook) # Invoca la función para el cálculo de “delta method”.

b0=1.3496279 # intercept.

b1=3.5734821 # Ap1, clase 1 de edad pollo.

b2=2.5868210 # Ap2, clase 2 de edad del pollo.

b3=2.6684201 # Ap3, clase 3 de edad del pollo.

b4=0.1964887 # Aa, edad del adulto.

#Matrices covarianza.

sigma=matrix(c(

0,15055, -0,15072, -0,15547, -0,149, -0,00121,  
-0,15072, 0,18053, 0,15248, 0,12858, 0,00501,  
-0,15547, 0,15248, 0,20151, 0,15349, -0,00005,  
-0,149, 0,12858, 0,15349, 0,26943, -0,0004,  
-0,00121, 0,00501, -0,00005, -0,0004, 0,01029),5,5)

# Valores de edad del adulto.

Aa=seq(from=-2.475, to=3.209, length=22)

Aa=c(Aa, Aa, Aa, Aa)

# Valores de la edad del pollo para cada valor de edad del adulto.

Ap1=c(rep(1,22),rep(0,22), rep(0,22), rep(0,22))

Ap2=c(rep(0,22),rep(1,22), rep(0,22), rep(0,22))

Ap3=c(rep(0,22),rep(0,22), rep(1,22), rep(0,22))

# Calculo de los ln odds para la probabilidad de S.

ln\_odds\_S=b0+b1\*Ap1+b2\*Ap2+b3\*Ap3+b4\*Aa

# Estima del error estándar para ln odds de S.

se\_ln\_odds\_S=sqrt(deltavar(b0+b1\*Ap1+b2\*Ap2+b3\*Ap3+b4\*Aa,  
meanval=c(b0=1.3496279, b1=3.5734821, b2=2.5868210, b3=2.6684201,  
b4=0.1964887), Sigma=sigma))

```

# Estimación del I.C. 95% para ln odds de S.
lcl_ln_odds_S=ln_odds_S - 1.96*se_ln_odds_S
ucl_ln_odds_S=ln_odds_S + 1.96*se_ln_odds_S

# “back transform” para parámetros reales.
S=plogis(ln_odds_S)
lcl_S=plogis(lcl_ln_odds_S)
ucl_S=plogis(ucl_ln_odds_S)

# Estimación de erro estándar para S.
se_S=sqrt(deltavar(exp(b0+b1*Ap1+b2*Ap2+b3*Ap3+b4*Aa)/(1 + exp(b0+b1*Ap1+
b2*Ap2+b3*Ap3+b4*Aa)),
meanval=c(b0=b0, b1=b1,b2=b2,b3=b3,b4=b4),Sigma=sigma))

# Almacena resultados en “dataframe”.
out=as.data.frame(cbind(Ap1, Ap2, Ap3, Aa,ln_odds_S,se_ln_odds_S,lcl_ln_
odds_S,ucl_ln_odds_S,S,se_S,lcl_S,ucl_S))

```

## ***Bibliografía***

R-Development Core Team. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.

## Anexo IV

Resultados de los modelos de probabilidad de residencia (S) y movimientos ( $\psi$ ) entre la colonia (FP) y las áreas de alimentación (AA). El modelo de partida fue:

$$S_{\text{sexo}^*[\text{ep4}+\text{Ea}+\text{c}+\text{p}]} \quad P_{\text{sexo}+\text{p}+\text{E}}^{\text{FP}} \quad \Psi_{\text{sexo}^*[\text{ep3}+\text{Ea}+\text{c}+\text{p}]}^{\text{FP} \rightarrow \text{AA}} \quad \Psi_{\text{sexo}^*[\text{ep3}+\text{Ea}+\text{c}+\text{p}]}^{\text{AA} \rightarrow \text{FP}}$$

AICc, índice de información de Akaike para muestras pequeñas;  $\Delta\text{AICc}$ , diferencia del valor de AICc de cada modelo respecto al modelo con el valor de AICc más pequeño,  $k$ , número de parámetros. Las variables que comienzan con una letra mayúscula son continuas. Los modelos seleccionados se destacan en negrilla.

Modelos para S	AICc	$\Delta\text{AICc}$	$k$	Desviación
sexo*(ep4+Ea+c+p)	6368,89	10,51	50	6264,60
sexo*(ep4+Ea+c)+p	6366,95	8,57	49	6264,83
sexo*(ep4+Ea+c)	6365,51	7,13	48	6265,56
sexo*(ep4+Ea+p)+c	6368,10	9,72	48	6268,15
sexo*(ep4+Ea+p)	6364,90	6,52	46	6269,98
sexo*(ep4+c+p)+Ea	6370,09	11,71	49	6267,97
sexo*(ep4+c+p)	6372,48	14,10	48	6272,53
sexo*(Ea+c+p)+ep4	6363,59	5,21	47	6265,81
sexo*(Ea+c+p)	6370,45	12,07	44	6279,13
sexo*(ep4+Ea)+c+p	6367,59	9,21	47	6269,80
sexo*(ep4+Ea)+c	6366,41	8,03	46	6270,79
sexo*(ep4+Ea)+p	6364,04	5,66	45	6270,57
sexo*(ep4+Ea)	6362,44	4,06	44	6271,12
sexo*(ep4+c)+Ea+p	6367,98	9,60	48	6268,03
sexo*(ep4+c)+Ea	6366,46	8,08	47	6268,68
sexo*(ep4+c)+p	6370,44	12,06	47	6272,65
sexo*(ep4+c)	6368,65	10,27	46	6273,02
sexo*(ep4+p)+Ea+c	6369,25	10,87	47	6271,46
sexo*(ep4+p)+Ea	6363,92	5,54	45	6270,45
sexo*(ep4+p)+c	6371,52	13,14	46	6275,90
sexo*(ep4+p)	6368,70	10,32	44	6277,39
sexo*(Ea+c)+ep4+p	6365,61	7,23	46	6269,98
sexo*(Ea+c)+ep4	6364,12	5,74	45	6270,65
sexo*(Ea+c)+p	6372,66	14,28	43	6283,50
sexo*(Ea+c)	6377,72	19,34	42	6290,71

Modelos para S	AICc	$\Delta$ AICc	<i>k</i>	Desviación
sexo*(Ea+p)+ep4+c	6363,40	5,02	45	6269,93
sexo*(Ea+p)+ep4	6360,20	1,82	43	6271,03
sexo*(Ea+p)+c	6369,34	10,96	42	6282,32
sexo*(Ea+p)	6375,06	16,68	40	6292,32
sexo*(c+p)+ep4+Ea	6365,25	6,87	46	6269,62
sexo*(c+p)+ep4	6367,85	9,47	45	6274,38
sexo*(c+p)+Ea	6373,84	15,46	43	6284,68
sexo*(c+p)	6377,47	19,09	42	6290,45
sexo*(ep4)+Ea+c+p	6367,97	9,59	46	6272,35
sexo*(ep4)+Ea+c	6366,60	8,22	45	6273,13
sexo*(ep4)+Ea+p	6364,58	6,20	44	6273,26
sexo*(ep4)+c+p	6370,28	11,90	45	6276,82
sexo*(ep4)+Ea	6362,72	4,34	43	6273,55
sexo*(ep4)+c	6368,54	10,16	44	6277,23
sexo*(ep4)+p	6367,16	8,78	43	6278,00
sexo*(ep4)	6365,03	6,65	42	6278,01
sexo*(Ea)+ep4+c+p	6364,77	6,39	44	6273,46
sexo*(Ea)+ep4+c	6363,47	5,09	43	6274,30
sexo*(Ea)+ep4+p	6361,51	3,13	42	6274,50
sexo*(Ea)+c+p	6372,49	14,10	41	6287,61
sexo*(Ea)+ep4	6359,65	1,27	41	6274,78
sexo*(Ea)+c	6377,22	18,84	40	6294,49
sexo*(Ea)+p	6376,48	18,10	39	6295,88
sexo*(A)	6377,94	19,56	38	6299,47
sexo*(c)+ep4+Ea+p	6367,08	8,70	45	6273,61
sexo*(c)+ep4+Ea	6365,69	7,31	44	6274,37
sexo*(c)+ep4+p	6369,53	11,15	44	6278,21
sexo*(c)+Ea+p	6375,25	16,87	42	6288,23
sexo*(c)+ep4	6367,78	9,40	43	6278,61
sexo*(c)+Ea	6379,56	21,18	41	6294,68
sexo*(c)+p	6378,27	19,89	41	6293,39
sexo*(c)	6383,37	24,99	40	6300,63
sexo*(p)+ep4+Ea+c	6363,69	5,31	44	6272,38
sexo*(p)+ep4+Ea	6360,72	2,34	42	6273,70
sexo*(p)+ep4+c	6365,96	7,58	43	6276,79
sexo*(p)+Ea+c	6371,36	12,98	41	6286,49

Modelos para S	AICc	$\Delta$ AICc	$k$	Desviación
sexo*(p)+ep4	6363,28	4,90	41	6278,40
sexo*(p)+Ea	6375,84	17,46	39	6295,24
sexo*(p)+c	6373,97	15,59	40	6291,23
sexo*(p)	6377,30	18,92	38	6298,83
sexo+ep4+Ea+c+p	6365,28	6,89	43	6276,11
sexo+ep4+Ea+c	6364,04	5,66	42	6277,02
sexo+ep4+Ea+p	6362,14	3,76	41	6277,26
sexo+ep4+c+p	6367,63	9,25	42	6280,61
sexo+Ea+c+p	6373,67	15,29	40	6290,68
ep4+Ea+c+p	6363,31	4,93	42	6276,29
sexo+ep4+Ea	6360,28	1,90	40	6277,54
sexo+ep4+c	6365,96	7,58	41	6281,09
sexo+ep4+p	6364,82	6,44	40	6282,09
sexo+Ea+c	6377,89	19,51	39	6297,29
sexo+Ea+p	6377,08	18,70	38	6298,61
sexo+c+p	6376,34	17,96	39	6295,74
ep4+Ea+c	6362,19	3,81	41	6277,31
ep4+Ea+p	6360,16	1,78	40	6277,42
ep4+c+p	6366,28	7,90	41	6281,41
Ea+c+p	6372,00	13,62	39	6291,40
sexo+ep4	6362,70	4,32	39	6282,10
sexo+Ea	6378,02	19,64	37	6301,68
sexo+c	6381,47	23,09	38	6303,01
sexo+p	6379,02	20,64	37	6302,68
<b>ep4+Ea</b>	<b>6358,38</b>	<b>0,00</b>	<b>39</b>	<b>6277,78</b>
ep4+c	6364,76	6,38	40	6282,02
ep4+p	6363,49	5,11	39	6282,89
Ea+c	6375,76	17,38	38	6297,30
Ea+p	6375,25	16,87	37	6298,91
c+p	6375,87	17,49	38	6297,40
sexo	6380,47	22,09	36	6306,25
ep4	6361,39	3,01	38	6282,92
Ea	6375,90	17,52	36	6301,68
c	6379,66	21,28	37	6303,32
p	6378,12	19,74	36	6303,91
.	6378,72	20,34	35	6306,62

Modelos para $\Psi^{FP \rightarrow AA}$	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
sexo*(ep3+Ea+c+p)	6358,38	9,92	39	6277,78
sexo*(ep3+Ea+c)+p	6356,24	7,78	38	6277,78
sexo*(ep3+Ea+c)	6359,12	10,66	37	6282,78
sexo*(ep3+Ea+p)+c	6357,47	9,01	37	6281,13
sexo*(ep3+Ea+p)	6355,37	6,91	35	6283,28
sexo*(ep3+c+p)+Ea	6357,43	8,97	38	6278,96
sexo*(ep3+c+p)	6360,75	12,29	37	6284,41
sexo*(Ea+c+p)+ep3	6356,09	7,63	37	6279,75
sexo*(Ea+c+p)	6355,25	6,79	35	6283,16
sexo*(ep3+Ea)+c+p	6355,34	6,88	36	6281,13
sexo*(ep3+Ea)+c	6357,73	9,27	35	6285,64
sexo*(ep3+Ea)+p	6353,27	4,81	34	6283,29
sexo*(ep3+Ea)	6361,26	12,80	33	6293,40
sexo*(ep3+c)+Ea+p	6355,33	6,87	37	6278,99
sexo*(ep3+c)+Ea	6357,97	9,51	36	6283,76
sexo*(ep3+c)+p	6358,63	10,17	36	6284,42
sexo*(ep3+c)	6362,72	14,26	25	6290,63
sexo*(ep3+p)+Ea+c	6356,51	8,05	36	6282,30
sexo*(ep3+p)+Ea	6354,48	6,02	34	6284,50
sexo*(ep3+p)+c	6359,87	11,41	35	6287,78
sexo*(ep3+p)	6358,06	9,60	33	6290,20
sexo*(Ea+c)+ep3+p	6361,78	13,32	36	6287,56
sexo*(Ea+c)+ep3	6364,23	15,77	35	6292,13
sexo*(Ea+c)+p	6360,41	11,95	34	6290,44
sexo*(Ea+c)	6416,74	68,28	33	6348,88
sexo*(Ea+p)+ep3+c	6356,67	8,21	35	6284,58
sexo*(Ea+p)+ep3	6354,97	6,51	33	6287,11
sexo*(Ea+p)+c	6354,90	6,44	33	6287,04
sexo*(Ea+p)	6352,03	3,57	31	6288,39
sexo*(c+p)+ep3+Ea	6354,79	6,33	36	6280,57
sexo*(c+p)+ep3	6358,91	10,45	35	6286,81
sexo*(c+p)+Ea	6353,78	5,32	34	6283,81
sexo*(c+p)	6357,04	8,58	33	6289,18
sexo*(ep3)+Ea+c+p	6354,44	5,98	35	6282,35
sexo*(ep3)+Ea+c	6356,57	8,11	34	6286,59
sexo*(ep3)+Ea+p	6352,37	3,91	33	6284,51

Modelos para $\Psi^{FP \rightarrow AA}$	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
sexo*(ep3)+c+p	6357,76	9,30	34	6287,79
sexo*(ep3)+Ea	6360,11	11,65	32	6294,36
sexo*(ep3)+c	6361,36	12,90	33	6293,50
sexo*(ep3)+p	6355,95	7,49	32	6290,20
sexo*(ep3)	6367,62	19,16	31	6303,98
sexo*(Ea)+ep3+c+p	6362,12	13,66	34	6292,15
sexo*(Ea)+ep3+c	6364,26	15,80	33	6296,40
sexo*(Ea)+ep3+p	6359,66	11,20	32	6293,91
sexo*(Ea)+c+p	6360,36	11,90	32	6294,61
sexo*(Ea)+ep3	6367,54	19,08	31	6303,89
sexo*(Ea)+c	6415,13	66,67	31	6351,48
sexo*(Ea)+p	6357,19	8,73	30	6295,65
sexo*(Ea)	6413,29	64,83	29	6353,85
sexo*(c)+ep3+Ea+p	6360,34	11,88	35	6288,25
sexo*(c)+ep3+Ea	6362,59	14,13	34	6292,62
sexo*(c)+ep3+p	6364,33	15,87	34	6294,36
sexo*(c)+Ea+p	6358,83	10,37	33	6290,97
sexo*(c)+ep3	6368,08	19,62	33	6300,22
sexo*(c)+Ea	6415,27	66,81	32	6349,52
sexo*(c)+p	6362,13	13,67	32	6296,38
sexo*(c)	6419,50	71,04	31	6355,86
sexo*(p)+ep3+Ea+c	6355,13	6,67	34	6285,16
sexo*(p)+ep3+Ea	6353,45	4,99	32	6287,70
sexo*(p)+ep3+c	6359,44	10,98	33	6291,58
sexo*(p)+Ea+c	6353,31	4,85	32	6287,56
sexo*(p)+ep3	6358,01	9,55	31	6294,37
sexo*(p)+Ea	6350,52	2,06	30	6288,98
sexo*(p)+c	6356,88	8,42	31	6293,24
sexo*(p)	6354,29	5,83	29	6294,85
sexo+ep3+Ea+c+p	6360,67	12,21	33	6292,82
sexo+ep3+Ea+c	6362,60	14,14	32	6296,85
sexo+ep3+Ea+p	6358,23	9,77	31	6294,58
sexo+ep3+c+p	6365,03	16,57	32	6299,28
sexo+Ea+c+p	6358,82	10,36	31	6295,18
ep3+Ea+c+p	6372,03	23,57	32	6306,28
sexo+ep3+Ea	6365,81	17,35	30	6304,28

Modelos para $\Psi^{FP \rightarrow AA}$	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
sexo+ep3+c	6368,46	20,00	31	6304,82
sexo+ep3+p	6362,94	14,48	30	6301,40
sexo+Ea+c	6413,69	65,23	30	6352,15
sexo+Ea+p	6355,72	7,26	29	6296,28
sexo+c+p	6362,52	14,06	30	6300,98
ep3+Ea+c	6374,50	26,04	31	6310,86
ep3+Ea+p	6369,78	21,32	30	6308,25
ep3+c+p	6374,42	25,96	31	6310,78
Ea+c+p	6369,46	21,00	30	6307,92
sexo+ep3	6374,46	26,00	29	6315,02
sexo+Ea	6411,93	63,47	28	6354,59
sexo+c	6418,33	69,87	29	6358,90
sexo+p	6359,48	11,02	28	6302,14
ep3+Ea	6379,67	31,21	29	6320,23
ep3+c	6378,36	29,90	30	6316,82
ep3+p	6372,42	23,96	29	6312,98
Ea+c	6427,51	79,05	29	6368,07
Ea+p	6366,48	18,02	28	6309,14
c+p	6371,43	22,97	29	6311,99
sexo	6418,11	69,65	27	6362,86
ep3	6385,91	37,45	28	6328,57
Ea	6427,92	79,46	27	6372,68
c	6430,04	81,58	28	6372,70
p	6368,60	20,14	27	6313,35
.	6431,77	83,31	26	6378,61
<b>[p1(.), p2(sexo)]+Ea</b>	<b>6348,46</b>	<b>0,00</b>	<b>29</b>	<b>6289,02</b>

Modelos para $\Psi^{AA \rightarrow FP}$	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
sexo*(ep3+Ea+c+p)	6348,46	14,98	29	6289,02
sexo*(ep3+Ea+c)+p	6347,19	13,71	28	6289,85
sexo*(ep3+Ea+c)	6351,07	17,59	27	6295,82
sexo*(ep3+Ea+p)+c	6344,94	11,46	27	6289,69
sexo*(ep3+Ea+p)	6342,68	9,20	25	6291,61
sexo*(ep3+c+p)+Ea	6345,81	12,33	27	6290,57
sexo*(ep3+c+p)	6346,85	13,37	28	6289,50
sexo*(Ea+c+p)+ep3	6345,09	11,61	27	6289,84
sexo*(Ea+c+p)	6347,15	13,67	25	6296,08
sexo*(ep3+Ea)+c+p	6343,10	9,62	26	6289,95
sexo*(ep3+Ea)+c	6346,91	13,43	25	6295,84
sexo*(ep3+Ea)+p	6340,92	7,44	24	6291,94
sexo*(ep3+Ea)	6343,09	9,61	23	6296,18
sexo*(ep3+c)+Ea+p	6345,68	12,20	27	6290,44
sexo*(ep3+c)+Ea	6349,36	15,88	26	6296,21
sexo*(ep3+c)+p	6344,77	11,29	26	6291,61
sexo*(ep3+c)	6347,97	14,49	25	6296,90
sexo*(ep3+p)+Ea+c	6343,24	9,76	26	6290,08
sexo*(ep3+p)+Ea	6340,93	7,45	24	6291,95
sexo*(ep3+p)+c	6342,28	8,80	25	6291,21
sexo*(ep3+p)	6340,20	6,72	23	6293,29
sexo*(Ea+c)+ep3+p	6343,50	10,02	26	6290,34
sexo*(Ea+c)+ep3	6347,61	14,13	25	6296,54
sexo*(Ea+c)+p	6345,38	11,90	24	6296,39
sexo*(Ea+c)	6343,81	10,33	23	6296,90
sexo*(Ea+p)+ep3+c	6341,52	8,04	25	6290,45
sexo*(Ea+p)+ep3	6339,25	5,77	23	6292,34
sexo*(Ea+p)+c	6343,53	10,05	23	6296,62
sexo*(Ea+p)	6340,29	6,81	21	6297,53
sexo*(c+p)+ep3+Ea	6343,61	10,13	26	6290,45
sexo*(c+p)+ep3	6342,70	9,22	25	6291,63
sexo*(c+p)+Ea	6345,48	12,00	24	6296,49
sexo*(c+p)	6344,05	10,57	23	6297,14
sexo*(ep3)+Ea+c+p	6341,56	8,08	25	6290,49
sexo*(ep3)+Ea+c	6345,21	11,73	24	6296,22

Modelos para $\Psi^{AA \rightarrow FP}$	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
sexo*(ep3)+Ea+p	6339,34	5,86	23	6292,43
sexo*(ep3)+c+p	6340,64	7,16	24	6291,65
sexo*(ep3)+Ea	6341,37	7,89	22	6296,54
sexo*(ep3)+c	6343,82	10,34	23	6296,91
sexo*(ep3)+p	6338,65	5,17	22	6293,82
sexo*(ep3)	6339,91	6,43	21	6297,15
sexo*(Ea)+ep3+c+p	6339,76	6,28	24	6290,78
sexo*(Ea)+ep3+c	6343,82	10,34	23	6296,91
sexo*(Ea)+ep3+p	6337,55	4,07	22	6292,72
sexo*(Ea)+c+p	6341,64	8,16	22	6296,80
sexo*(Ea)+ep3	6340,21	6,73	21	6297,45
sexo*(Ea)+c	6340,05	6,57	21	6297,29
sexo*(Ea)+p	6338,40	4,92	20	6297,71
sexo*(Ea)	6337,01	3,53	19	6298,39
sexo*(c)+ep3+Ea+p	6341,98	8,50	25	6290,91
sexo*(c)+ep3+Ea	6345,90	12,42	24	6296,91
sexo*(c)+ep3+p	6341,08	7,60	24	6292,09
sexo*(c)+Ea+p	6343,70	10,22	23	6296,79
sexo*(c)+ep3	6344,52	11,04	23	6297,61
sexo*(c)+Ea	6342,11	8,63	22	6297,28
sexo*(c)+p	6342,27	8,79	22	6297,44
sexo*(c)	6340,70	7,22	21	6297,94
sexo*(p)+ep3+Ea+c	6339,82	6,34	24	6290,83
sexo*(p)+ep3+Ea	6337,50	4,02	22	6292,67
sexo*(p)+ep3+c	6338,94	5,46	23	6292,03
sexo*(p)+Ea+c	6341,69	8,21	22	6296,86
sexo*(p)+ep3	6336,86	3,38	21	6294,10
sexo*(p)+Ea	6338,42	4,94	20	6297,73
sexo*(p)+c	6340,29	6,81	21	6297,53
sexo*(p)	6336,77	3,29	19	6298,15
sexo+ep3+Ea+c+p	6338,07	4,59	23	6291,16
sexo+ep3+Ea+c	6341,97	8,49	22	6297,14
sexo+ep3+Ea+p	6335,81	2,33	21	6293,05
sexo+ep3+c+p	6337,19	3,71	22	6292,36
sexo+Ea+c+p	6339,81	6,33	21	6297,05
ep3+Ea+c+p	6344,32	10,84	22	6299,49

Modelos para $\Psi^{AA \rightarrow FP}$	AICc	$\Delta AICc$	$k$	Desviación
sexo+ep3+Ea	6338,34	4,86	20	6297,65
sexo+ep3+c	6340,62	7,14	21	6297,86
sexo+ep3+p	6335,17	1,69	20	6294,48
sexo+Ea+c	6338,21	4,73	20	6297,52
sexo+Ea+p	6336,54	3,06	19	6297,91
sexo+c+p	6338,41	4,93	20	6297,72
ep3+Ea+c	6347,21	13,73	21	6304,45
ep3+Ea+p	6342,33	8,85	20	6301,64
ep3+c+p	6342,70	9,22	21	6299,94
Ea+c+p	6345,31	11,83	20	6304,62
sexo+ep3	6336,87	3,39	19	6298,25
sexo+Ea	6335,14	1,66	18	6298,58
sexo+c	6336,83	3,35	19	6298,21
sexo+p	6334,90	1,42	18	6298,34
ep3+Ea	6343,49	10,01	19	6304,86
ep3+c	6345,36	11,88	20	6304,67
ep3+p	6340,84	7,36	19	6302,21
Ea+c	6343,48	10,00	19	6304,85
Ea+p	6341,76	8,28	18	6305,20
c+p	6343,41	9,93	19	6304,79
<b>sexo</b>	<b>6333,48</b>	<b>0,00</b>	<b>17</b>	<b>6298,97</b>
ep3	6341,61	8,13	18	6305,05
Ea	6340,02	6,54	17	6305,52
c	6341,60	8,12	18	6305,04
p	6339,80	6,32	17	6305,30
.	6338,06	4,58	16	6305,61

Abreviaturas:

Sexo: sexo de los reproductores; ep4, edad del pollo (1-6 semanas, 7-12 semanas, 13-16 semanas y >16 semanas); ep3, edad del pollo (1-6 semanas, 7-12 semanas y 13-16 semanas); Ea: edad de los reproductores (años); c: oleadas de reproductores (c1, c2 y c3); p: periodo de observación (p1 y p2);  $\cdot$ : constante; +: efecto aditivo; \*: interacción entre variables.

## Anexo V

Resultados de los modelos mixtos de regresión logística ordinal aplicados a los valores de perfil abdominal (IPA) de los flamencos adultos. La identidad de los individuos anillados y de los observadores se consideraron efectos aleatorios. *LL*, valores de log-likelihood; AIC, índice de información de Akaike;  $\Delta$ AICc, diferencia del valor de AICc de cada modelo respecto al modelo con el valor de AICc más pequeño, *k*, número de parámetros. El modelo seleccionado se destaca en negrilla.

Modelos	<i>LL</i>	AIC	$\Delta$ AIC	<i>k</i>
Mi: sex*(ep3+Ea+l+p)	-678,6	1391,2	6,9	17
Mii: sex*(ep3+Ea+l)+p	-678,7	1389,4	5,2	16
Miii: sex*(ep3+Ea+p)+l	-682,2	1396,4	12,2	16
Miv: sex*(ep3+l+p)+Ea	-680,0	1392,0	7,8	16
Mv: sex*(Ea+l+p)+ep3	-679,0	1388,0	3,8	15
Mvi: sex*(Ea+l+p)	-680,9	1387,7	3,5	13
Mvii: sex*(Ea+l)+p	-680,9	1385,7	1,5	12
Mviii: sex*(Ea+p)+l	-684,0	1391,9	7,7	12
Mix: sex*(l+p)+Ea	-682,1	1388,2	4,0	12
Mx: sex*(Ea+l)	-681,4	1384,8	0,6	11
Mxi: sex*(Ea)+l	-684,4	1388,9	4,6	10
Mxii: sex*(l)+Ea	-682,7	1385,3	1,1	10
<b>Mxiii: sex*l</b>	<b>-683,1</b>	<b>1384,2</b>	<b>0,0</b>	<b>9</b>
Mxiv: sex+l	-686,0	1388,1	3,8	8
Mxv: sex	-736,8	1487,6	103,4	7
Mxvi: l	-689,7	1393,4	9,1	7
Mxvii: .	-738,1	1488,1	103,9	6

Abreviaturas:

Sexo; sexo de los reproductores; ep3: edad del pollo (1.6 semanas, 7-12 semanas y >16 semanas); Ea: edad de los reproductores (años); l: localidad de observación; p: período de observación (p1 y p2); .: constante; +: efecto aditivo; \*: interacción entre variables.

## *Capítulo 4*

### **El tamaño del buche del pollo como un indicador de la frecuencia de aprovisionamiento en flamencos**



Este capítulo está basado en el artículo:

Rendón, M.A., Garrido, A., Guerrero, J. C., Rendón-Martos, M. y Amat, J.A. 2012. Crop size as an index of chick provisioning in the Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus*. *Ibis*, 154(2): 379-388.

DOI: 10.1111/j.1474-919X.2012.01218.x

### **Resumen**

Los pollos de flamenco almacenan el alimento tras ser alimentados por sus padres, lo que les provoca un abultamiento del buche. En 1999 se registró la variación del peso y el tamaño del buche (0: cóncavo, 1: ligeramente convexo, 2: convexo y 3: turgente) de ocho pollos de flamenco mantenidos en cautividad para determinar si el tamaño del buche es un índice adecuado para la estimación de la cantidad de alimento que recibe el pollo, así como si constituye un buen indicador del momento y la frecuencia del aprovisionamiento. El peso medio de la ceba ingerida por los pollos fue aproximadamente del 18% de su peso neto y varió considerablemente con el tamaño del buche. Los tiempos medios de transición entre las categorías de buche fueron de seis horas para la transición 3–2, nueve horas para la transición 2–1 y 13–14 horas para la transición 1–0. Entre 1998 y 2014 el 38% de los pollos capturados en un día en la colonia de Fuente de Piedra presentaron el buche vacío. A partir de los registros de tamaño de buche obtenidos durante los anillamientos de los pollos se estimó que aproximadamente un tercio de los pollos son cebados al atardecer y otro tercio durante la noche. Los resultados obtenidos tienen implicaciones en la determinación de índices de condición corporal de los pollos, ya que los valores de peso no deben estar afectados por el contenido del buche.

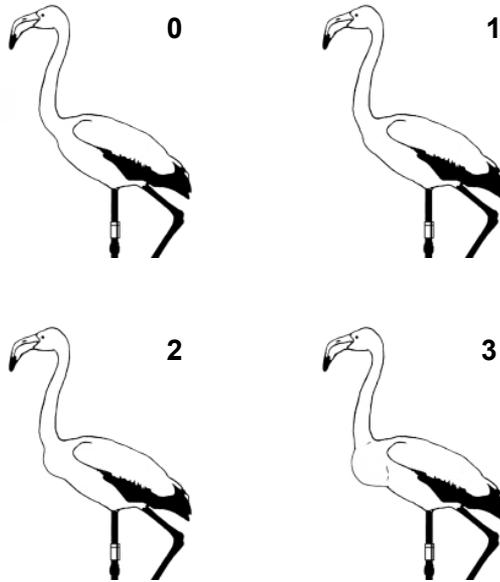
## ***Introducción***

El estudio de las estrategias de aprovisionamiento permite establecer el balance entre la energía destinada por el adulto a su supervivencia y el esfuerzo dedicado a la reproducción (Drent y Daan 1980). Entre los métodos empleados para evaluar los patrones de aprovisionamiento en aves coloniales se encuentran el recuento de adultos que visitan la colonia (Ojowski et al. 2001, Barlow y Croxall 2002), la estimación del número de pollos que han sido cebados y la determinación de la cantidad de alimento proporcionada por los adultos durante el período de cría (Ricklefs et al. 1985, Bolton 1995, Phillips y Hamer 2000). Estas metodologías se han aplicado en especies para las que es posible la captura repetida de los pollos y cuya manipulación no afecta de manera determinante al éxito de la reproducción. No obstante, la posibilidad de tomar muestras repetidas de peso y medidas estructurales de los pollos se ve limitada para muchas especies, bien por la dificultad de capturar a un mismo individuo, por el estrés derivado de las manipulaciones o porque los disturbios derivados de la toma de muestras pueden determinar el fracaso de parte de los individuos reproductores.

Cuando los pollos no pueden ser capturados la estimación de la cantidad de alimento que éstos reciben se ha realizado mediante el recuento e identificación de los elementos que constituyen su dieta (Dawson y Bortolotti 2002) o a través de medidas cuantitativas (Cézilly et al. 1994) o semi-cuantitativas (Lecomte et al. 2006) del tiempo dedicado al aprovisionamiento si el alimento que proporcionan los adultos no puede diferenciarse en ítems (p. ej. secreciones o alimento parcialmente digerido por los adultos). No obstante, las observaciones a distancia de las cebas aun pueden verse limitadas por el comportamiento de las especies o por la dificultad para acceder a los sitios donde habitan. En estos casos el tamaño subjetivo del buche se ha empleado como una medida indirecta de la cantidad de alimento ingerida tanto por pollos (Collopy 1986, Westmoreland y Best 1987, Blockstein 1989) como por adultos (Houston 1976, Comeau y Keppie 1989, Smith 1990, 1991).



**Figura 4.1.** Imágenes de pollos de flamenco en la laguna de Fuente de Piedra en las que se aprecia la variación del tamaño de los buches entre individuos.



**Figura 4.2. Categorías asignadas a los tamaños de buche observados en los pollos de flamenco (0: cóncavo, 1: ligeramente convexo, 2: convexo y 3: turgente. Modificado de Rendón et al. (2009).**

La obtención de información sobre los patrones de aprovisionamiento de alimento en las colonias de flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) se ve dificultada por el comportamiento de los adultos y los pollos. Los flamencos alimentan a sus pollos a partir de una secreción de glándulas que se localizan en la parte superior del tracto digestivo (Lang 1963, Ziswiler y Farner 1972) y que es almacenada en el buche del pollo para ser gradualmente digerida con posterioridad (Johnson y Cézilly 2007). Los adultos se desplazan entre las áreas de alimentación y la colonia durante la noche, lo que dificulta la estimación del porcentaje de individuos que llegan a la colonia para cebar a los pollos (Rendón-Martos et al. 2000, Amat et al. 2005). Una vez que los pollos abandonan el nido, la agrupación de éstos en guarderías y su gran movilidad impiden capturar repetidamente a un mismo individuo para determinar si ha sido cebado. No obstante, las variaciones

del tamaño del buche de los pollos tras ser cebados por sus progenitores son apreciables incluso a distancia (figura 4.1), lo que permite discernir si un pollo ha sido alimentado recientemente.

Los patrones de aprovisionamiento de alimento a los pollos de flamenco en condiciones naturales son, en gran medida, desconocidos. Estudios sobre la cantidad de alimento consumida por pollos de flamenco mantenidos en cautividad (Batty et al. 2006) indican que la tasa de ingestión ronda los 300 – 500 g/día, lo que supone alrededor del 20% de su peso. Este peso extra puede influir de forma determinante sobre las estimaciones de la condición corporal de los pollos (Amat et al. 2007), por lo que es necesario disponer de estimadores fiables de la cantidad de alimento contenido en el buche (Comeau y Keppie 1989). También se desconoce la tasa de asimilación del contenido del buche de los pollos, así como los factores que influyen en ella. En otras especies se ha documentado que la pérdida de peso de los pollos tras ser alimentados depende de su edad, masa corporal neta y de la cantidad de alimento suministrada por los progenitores (p. ej. Bolton 1995, Hamer et al. 1998, Granadeiro et al. 1999). La determinación del tiempo de absorción del contenido del buche puede proporcionar información del tiempo transcurrido desde que el pollo fue cebado, lo que resulta fundamental para estimar la frecuencia de aprovisionamiento.

En el presente capítulo se analiza la variación de peso durante un período de ayuno en pollos de flamenco mantenidos en cautividad tras ser alimentados por sus progenitores en condiciones naturales. Se pretende determinar la cantidad de alimento que éstos reciben de los adultos y su relación con el tamaño del buche para establecer si éste último constituye un buen indicador de la tasa de aprovisionamiento de los pollos. Además, se analiza el efecto de la cantidad de ceba recibida y del tamaño del pollo sobre la tasa de absorción del contenido del buche. Finalmente, se estudian las variaciones diarias y anuales del tamaño del buche para estimar tanto el efecto de la cantidad de alimento ingerida por el pollo sobre las estimas anuales de su condición corporal de los pollos, como los patrones interanuales de aprovisionamiento.

## ***Material y métodos***

### *Toma de datos*

El estudio se realizó en la Laguna de Fuente de Piedra (37° 07' N, 04° 46' W). Desde 1986 alrededor del 10% de los pollos de flamenco que nacen en la Laguna de Fuente de Piedra es capturado para su anillamiento. Cada pollo es marcado con una anilla metálica y otra plástica para su identificación a distancia, y se realizan medidas de tarso, ala, pico y peso. Desde 1998 se viene registrando además el tamaño relativo del buche, clasificado en cuatro categorías (Rendón et al. 2009, figura 4.2): vacío (0, cóncavo),  $< \frac{1}{4}$  de su capacidad total (1, ligeramente convexo),  $\frac{1}{4}$ - $\frac{3}{4}$  de su capacidad total (2, convexo) y  $> \frac{3}{4}$  de su capacidad total (3, turgente).

Para estimar el grado de concordancia entre diferentes observadores a la hora de asignar las categorías de buche, en 2011 se analizaron los datos de anillamientos realizados en tres colonias de sur de España (marismas del Odiel, marismas del Guadalquivir y laguna de Fuente de Piedra). En cada colonia se seleccionaron aleatoriamente 30 pollos a los que cuatro observadores adjudicaron una categoría de buche de forma independiente. Los observadores variaron en cada colonia, no obstante todos habían estimado con anterioridad el tamaño de los buches en pollos de flamenco. Para evaluar la concordancia entre los observadores en la asignación de tamaños de buches se aplicó el coeficiente *kappa* (Conger 1980), que mide el nivel concordancia entre varias clasificaciones una vez tenido en cuenta el efecto del azar. Se emplearon pruebas de concordancia *kappa* de Light no ponderadas ( $\kappa$ ) y ponderadas ( $\kappa_w$ ) para determinar el grado de concordancia nominal y ordinal, respectivamente. La concordancia nominal sólo tiene en cuenta el número de coincidencias entre observadores a la hora de adjudicar los tamaños de los buches, mientras que el grado de concordancia ordinal toma en consideración la magnitud de la discrepancia entre los valores ordinales de tamaño de buche adjudicados por dichos observadores. En el caso de la prueba de concordancia ordinal, el desacuerdo de los tamaños de buche asignados por los distintos observadores se calculó como el

cuadrado de la diferencia de los valores ordinales. Valores del estadístico  $kappa \leq 0,20$  indican una concordancia insignificante, entre 0,21 y 0,40 baja, entre 0,41 y 0,60 moderada, entre 0,61 y 0,80 buena y  $\geq 0,81$  casi perfecta (Landis y Koch 1977). Para los estadísticos  $kappa$  se determinó su intervalo de confianza ( $\pm 95\%$ ) mediante pseudoreplicaciones. El cálculo de las pruebas de concordancia se realizó mediante el módulo *psy* del programa R (Falissard 2009).

El 17 de julio de 1999 se marcaron 868 pollos con edades comprendidas entre 48 y 84 días. Entre los pollos capturados se seleccionaron ocho individuos con el buche dilatado y tamaños de tarso comprendidos entre 19–26 cm, que se mantuvieron confinados en un corral situado a 250 m de la colonia de reproducción. A estos pollos se les tomaron medidas de peso con el mismo instrumental empleado para el resto de los pollos anillados (dinamómetro Pesola, precisión:  $\pm 50$  g) y se estimó el tamaño de sus buches en intervalos de aproximadamente tres horas (media =  $3,3 \pm 0,3$  [d.t.] h, rango 2,7–3,9 h), siendo medidos por primera vez entre las 5:30 h y las 6:30 h (GMT). A cada pollo se le adjudicó la categoría de tamaño de buche más frecuente de las asignadas por tres observadores de forma independiente. Los pollos fueron liberados a la guardería cuando no se registró variación de peso (peso final) entre dos intervalos de medida consecutivos y se apreció que el buche estuvo vacío (*i.e.* categoría 0). Antes de ser liberados, los pollos fueron hidratados y se les inyectó un complejo vitamínico. Una vez liberados, los pollos fueron observados hasta que se integraron en la guardería. Ninguno de los pollos mantenidos en cautividad fue encontrado muerto en las proximidades de la colonia al final del período de reproducción. Dos de los pollos mantenidos en cautividad fueron observados vivos en la colonia tras su suelta en 1999, otros dos fueron observados vivos en 2006 y otro fue confirmado como reproductor en Fuente de Piedra en 2007.

### *Variación de peso y tamaño del buche de los pollos mantenidos en cautividad*

El peso de la ceba almacenada (contenido del buche y resto del digestivo) por los ocho pollos capturados se estimó como la diferencia entre el peso corporal en el momento de la captura y el peso final. Los valores de peso de la ceba se transformaron mediante raíces cuadradas para que los datos se ajustaran a una distribución normal. El peso de la ceba almacenada por los pollos se relacionó con el tamaño del buche mediante un modelo lineal mixto (Pinheiro y Bates 2000) en el que la identidad de los pollos se incluyó como un factor aleatorio.

Los efectos del tamaño del tarso, el peso final del pollo, el peso de la ceba, así como las interacciones de estas variables con el tiempo transcurrido desde la captura sobre las variaciones del tamaño del buche se determinaron mediante modelos mixtos, en los que la identidad del pollo se incluyó como un factor aleatorio. Dado que las categorías de tamaño del buche son variables ordinales, se han empleado modelos de regresión logística multinomial ordinal (McCullagh 1980, Agresti 1996, Vermunt y Hagnaars 2004). A diferencia de los modelos logísticos convencionales donde la variable dependiente es dicotómica, los modelos ordinales se aplican a  $J$  respuestas medidas en una escala ordinal, los cuales usan los *logits* de las probabilidades acumuladas. El modelo produce  $J-1$  funciones de probabilidad con diferentes términos independientes y una pendiente común. Para determinar los factores relacionados con las variaciones del tamaño del buche se partió de un modelo que incluyó todas las variables explicativas y se eliminaron sucesivamente los factores que no resultaron significativos, comenzando por los términos de la interacción. Sólo se presentan los resultados de los efectos que resultaron significativos en el modelo. Los modelos ordinales se calcularon mediante el módulo GLIMMIX del programa SAS 9.1.3 (SAS Institute Inc. 2006).

Para comprobar la asociación entre variables se realizaron correlaciones de Spearman ( $r_s$ ). Los tiempos transcurridos desde la captura de los pollos y la estabilización del peso (peso final) y el vaciado del buche (categoría

0), se compararon mediante la prueba de Wilcoxon de rangos con signos para datos emparejados. Debido a que el tamaño de la muestra fue pequeño ( $n \leq 10$ ) se utilizaron probabilidades exactas en lugar de probabilidades asintóticas para ambos estadísticos, para lo que se empleó el programa StatXact 7 (Cytel Inc. 2005).

### *Variaciones anuales del peso y del tamaño del buche*

Se comprobó si la proporción de pollos con buches de diferente tamaño varió significativamente durante 1998 – 2014 empleando el estadístico de razón de verosimilitud ( $G^2$ ). La condición corporal media anual de los pollos anillados entre 1998 – 2014 ( $n=9920$ ) fue determinada mediante los residuos de un modelo de regresión del ln peso en función del ln tarso. Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para comprobar el efecto del tamaño del buche sobre el peso de los pollos (García-Berthou 2001), en el que se incluyó la longitud del tarso como covariable. Previamente se comprobó si la interacción entre el tarso y el tamaño del buche fue significativa, lo que indicaría que para una misma categoría de buche el peso de la ceba variaría en función del tamaño del pollo. Una vez determinados los efectos significativos del modelo, se calcularon para cada individuo los residuos del peso controlando el efecto del tarso y del contenido del buche. Los valores de los residuos del peso obtenidos del modelo que incluyó sólo el tamaño del tarso y los residuos del modelo que consideró, además, el efecto del tamaño del buche, se compararon mediante una prueba de  $t$  de Student para muestras emparejadas.

Para determinar si la proporción de pollos cebados pueden ser empleadas como un indicador del esfuerzo parental, se determinó el grado de asociación entre los porcentajes anuales de las distintas categorías de tamaño de buche y los valores medios de condición corporal, estimados a partir de los residuos del peso tras controlar los efectos del tamaño del tarso y el buche. Se aplicaron correlaciones de Pearson en las que se ponderó cada observación por el tamaño de muestra para evitar que la precisión de los datos afectara al cálculo de los coeficientes (Neter et al. 1996).

Para valorar las variaciones diarias en la frecuencia de las categorías de buche de los pollos se aplicó el estadístico  $G^2$ . Para esto, en 2003 se registraron los perfiles abdominales de los pollos que integraban las guarderías en la colonia de Fuente de Piedra durante cinco días consecutivos (03/08 – 07/08). Las observaciones se realizaron a primera hora de la mañana. Se eligió un período de cinco días para evitar registros repetidos de pollos alimentados por el mismo progenitor, ya que la periodicidad media con que los adultos visitan la colonia para alimentar a los pollos es aproximadamente de seis días (Amat et al. 2005).

## **Resultados**

### *Concordancia de los valores de tamaño de buche entre observadores*

Los valores de  $\kappa$  para las distintas colonias indican una concordancia moderada entre los observadores cuando adjudican los valores de tamaño del buche de los pollos (marismas del Odiel: 40% de concordancia entre observadores,  $\kappa=0,558$  [I.C. 95% 0,416 – 0,648]; marismas del Guadalquivir: 30%,  $\kappa=0,487$  [0,355–0,603]; laguna de Fuente de Piedra: 30%,  $\kappa=0,516$  [0,371–0,632]). No obstante, cuando se ponderó el grado de desacuerdo ( $\kappa_w$ ), la concordancia entre observadores aumentó: (marismas del Odiel:  $\kappa_w=0,815$  [0,706–0,882]; marismas del Guadalquivir:  $\kappa_w=0,838$  [0,777 – 0,908]; laguna de Fuente de Piedra:  $\kappa_w=0,865$  [0,760–0,908]). Este aumento del grado de concordancia al usar  $\kappa_w$  se debió a que el tamaño de buche adjudicado nunca difirió entre observadores en más de una categoría.

### *Variación de la masa y el tamaño del buche de los pollos en cautividad*

El valor medio de la pérdida absoluta del peso durante el período de ayuno de los pollos capturados con el buche lleno (*i.e.* peso de la ceba) fue de  $393 \pm (d.t.) 90$  (rango: 250– 550) g (tabla 4.1). El peso medio de la ceba supuso el  $18 \pm 6\%$  (15 – 29%) del peso final de los pollos. Las variaciones absolutas y relativas del peso de la ceba no estuvieron relacionadas con la longitud del tarso ( $n=8$ ;  $r_s=-0,15$ ;  $P=0,724$ ;  $r_s=-0,33$ ;  $P=0,419$ , respectivamente) ni con el peso final de los pollos ( $n=8$ ;  $r_s=-0,20$ ;  $P=0,610$ ;  $r_s=-0,69$ ;  $P=0,067$ , respectivamente).

**Tabla 4.1. Medidas de pollos de flamenco capturados con el buche lleno y mantenidos en cautividad en 1999. Se indica la longitud del tarso, los pesos registrados en el momento de la captura ( $P_i$ ) y en el de la liberación ( $P_f$ ), la diferencia de peso ( $\Delta P$ ) absoluta y relativa al peso final del pollo, y el tiempo transcurrido desde la captura hasta la estabilización del peso ( $TP_0$ ) y la observación de la categoría “0” de buche ( $TB_0$ ).**

Individuo	Tarso (cm)	$P_i$ (g)	$P_f$ (g)	$\Delta P$ (g) [%]	$TP_0$ (h)	$TB_0$ (h)
0 JFB	18,9	2200	1900	300 [16]	17	11
0 NPL	21,0	2800	2400	400 [17]	16	16
0 NSA	21,6	2250	1850	400 [22]	20	17
0 PCD	25,8	3000	2750	250 [9]	11	11
0 PCF	21,0	3000	2600	400 [15]	7	11
0 PZN	20,5	2450	1900	550 [29]	14	14
0 RCP	25,0	3150	2700	450 [17]	16	20
0 RIL	22,7	2850	2450	400 [16]	19	22
media	22,0	2656	2300	393 [18]	15	15
<i>d. t.</i>	2,0	341	379	90	4	4

El tiempo medio transcurrido hasta que el peso de los pollos se mantuvo constante (peso final) no difirió del tiempo medio transcurrido hasta que el buche se vació por completo ( $15 \pm 4$  h en ambos casos; prueba de rangos con signos para datos emparejados de Wilcoxon:  $P=0,813$ ; tabla 4.1 y figura 4.3). El peso de la ceba almacenada por los pollos varió significativamente entre las categorías de buche ( $r^2=0,78$ ;  $F_{3,36,1}=37,2$ ;  $P<0,001$ ). Los valores medios (I.C. 95%) predichos para el peso de la ceba almacenada en función de la categoría de buche fueron de 2,4 (2,1–20,7) g para la categoría 0; 34,0 (10,2–71,5) g para la categoría 1; 99,8 (48,9–168,7) g para la categoría 2 y 292,9 (221,7–338,0) g para la categoría 3.

La disminución del tamaño de los buches dependió del tiempo transcurrido desde la captura de los pollos (tabla 4.2), no resultando significativo el efecto de la longitud del tarso, el peso final, el peso de la ceba, ni sus interacciones con el tiempo. La representación del modelo

logístico ordinal que relaciona las categorías de buche con el tiempo de observación (figura 4.4) muestra que, partiendo de un individuo con el buche completamente lleno, la clasificación del tamaño de buche en la categoría 3 fue más probable durante las seis primeras horas de observación. Entre las seis y nueve horas posteriores a la captura fue más probable clasificar el tamaño del buche en la categoría 2, y entre las nueve y 13–14 horas posteriores en la categoría 1. A partir de las 13–14 horas la categoría de buche 0 fue la más probable.

**Tabla 4.2. Resultados del modelo logístico ordinal mixto (coeficientes, error estándar [e.s.], estadístico *t* y significación) de la variación de la categoría de buche de pollos capturados con el buche lleno en función del tiempo.**

Factores	Coeficientes	e.s.	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante 0	-11,02	2,33	-4,73	0,002
Constante 1	-7,17	1,79	-4,02	0,005
Constante 2	-4,31	1,46	-2,96	0,021
Tiempo	0,77	0,15	5,15	< 0,001

*Variación anual del tamaño de los buches*

Durante 1998 – 2014, una media de 37,5 ±(d.t.) 7,0% (rango: 23,8% – 45,4%) de los pollos capturados para su anillamiento presentó el buche vacío (categoría 0), el 33,4 ±5,5% (26,2% – 43,5%) buches con categoría 1, el 16,2 ±4,0% (7,5% – 25,4%) buches con categoría 2 y 11,2 ±4,8% (4,2% – 21,8%) buches con categoría 3 (figura 4.5). Las proporciones de las categorías de buche variaron significativamente entre años ( $G^2_{39}=484,3; P<0,001$ ). No obstante, no hubo variación en las proporciones de categorías de buches durante los cinco días consecutivos de observación efectuados en 2003 ( $G^2_{12}=8,7; P=0,730$ ; figura 4.7), lo que sugiere que no existió variación estacional durante este período.

*Efecto del tamaño del buche sobre los índices de condición corporal*

El modelo de regresión lineal que sólo incluyó el ln tarso como variable independiente explicó el 53% de la varianza de los datos de peso registrados durante 1998 – 2014 (pendiente ln peso-ln tarso: 1,54 [e.s. 0,02];  $F_{1,9898}=11195,18$ ;  $P<0,001$ ). La interacción del tarso con el tamaño del buche no resultó significativa ( $F_{3,9389}=2,54$ ;  $P=0,055$ ). Al incluir en el modelo el ln tarso y la categoría de tamaño del buche, ambas variables resultaron significativas y explicaron un 58% de la varianza del peso (pendiente ln peso–ln tarso: 1,52 [0,01];  $F_{1,9890}=12051,56$ ;  $P < 0,001$ ; tamaño del buche:  $F_{3,9890}=24,36$ ;  $P<0,001$ ).

Al comparar los valores residuales medios anuales del peso tras controlar el efecto del tarso (figura 4.6), se observa que el efecto de la cantidad de ceba sobre los valores del índice de condición corporal de los pollos difirió entre años. Los valores de los residuos del peso obtenidos sin corregir por el tamaño del buche sobreestiman la condición corporal de los pollos en 1999, 2000 y 2001. Por el contrario, los residuos del peso obtenidos sin corregir por el tamaño del buche subestiman la condición media anual de los pollos en 2011 y 2013. Las diferencias anuales entre ambos índices de condición corporal se relacionaron con la proporción de pollos con los tamaños de buche mayores (diferencia anual media vs. porcentaje anual de pollos con buches 3 y 2+3:  $n=14$ ;  $r_s=0.83$ ,  $P<0,001$ , y  $r_s=0.94$ ,  $P<0,001$ , respectivamente). Apesar de que se determinó una variación interanual de los valores medios de los residuos de la masa corporal dependiendo de que se incluya o no el efecto del contenido del buche en el modelo, no hubo diferencias en la posición relativa de los valores anuales de condición corporal debido a que dichos valores difirieron notablemente entre años.

*Relación entre la frecuencia de tamaños de buches y la condición corporal*

La condición corporal de los pollos, corregida por el tamaño del buche, no estuvo relacionada con la proporción anual de pollos con buche 0

(correlación de Pearson ponderada:  $n=14$ ;  $r=-0,14$ ;  $P=0,630$ ), o buche 2 ( $n=14$ ;  $r=0,46$ ;  $P=0,097$ ), pero sí con la proporción de pollos con tamaños de buche 3 ( $n=14$ ;  $r=0,61$ ;  $P=0,020$ ). El porcentaje de pollos cebados durante la noche (categorías 2+3) estuvo relacionada con la condición media anual de los pollos ( $n=14$ ;  $r=0,64$ ;  $P=0,013$ ). También resultó significativa la relación negativa entre la proporción anual de pollos con buche 1 y la condición corporal media anual de los pollos ( $n=14$ ;  $r=-0,76$ ;  $P=0,007$ ).

### ***Discusión***

Según la información de que disponemos, el presente estudio determina por primera vez la cantidad de alimento que reciben los pollos de flamenco en condiciones naturales. Los resultados obtenidos indican que las categorías de buche variaron con la pérdida de peso de los pollos de flamenco, por lo que pueden ser utilizadas como un indicador fiable de la cantidad de alimento que contienen los buches. Además, a partir del tiempo de absorción del contenido del buche fue posible inferir el momento en que el pollo recibió la ceba.

### *Peso de la ceba*

El peso medio de alimento recibido por los pollos de flamenco supone un 18% del peso neto de los mismos. No disponemos de estudios similares en condiciones naturales que permitan contrastar estos resultados. Un estudio de cría en cautividad realizado por Batty et al. (2006), donde se alimentó a pollos de flamenco hasta la saciedad, determinó para pollos de más de 23 días de edad que la cantidad de alimento consumida diariamente estuvo comprendida entre 300 – 500 g, lo que supone valores similares a los determinados en este estudio.

La cantidad de alimento recibida por los pollos fue independiente de su tamaño. Cézilly et al. (1994) comprobaron que la duración de las cebas incrementaba con la edad de los pollos, por lo que la cantidad de alimento proporcionada por los progenitores debe aumentar con la edad del pollo.

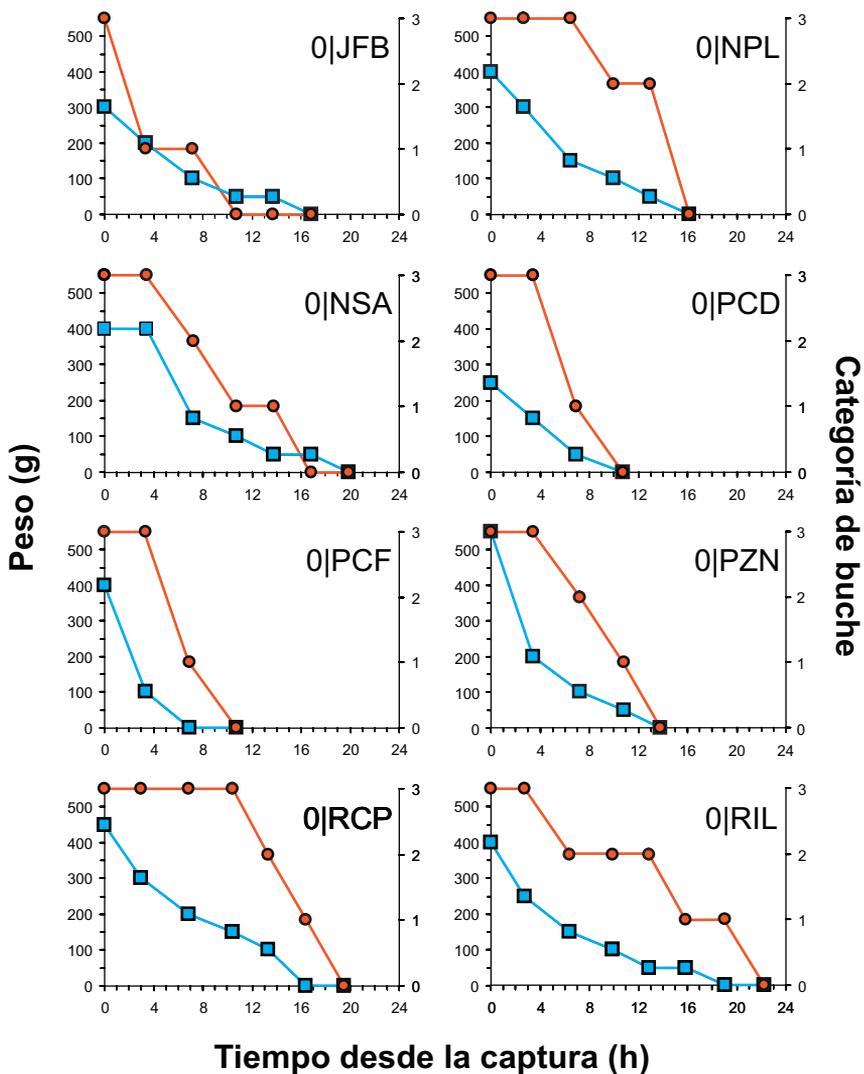


Figura 4.3. Variaciones temporales de la diferencia de peso respecto al peso asintótico final (cuadrados azules) y del tamaño de buche (círculos rojos) en ocho pollos de flamenco capturados con el buche lleno. Para cada individuo se muestra el código con que fue anillado.

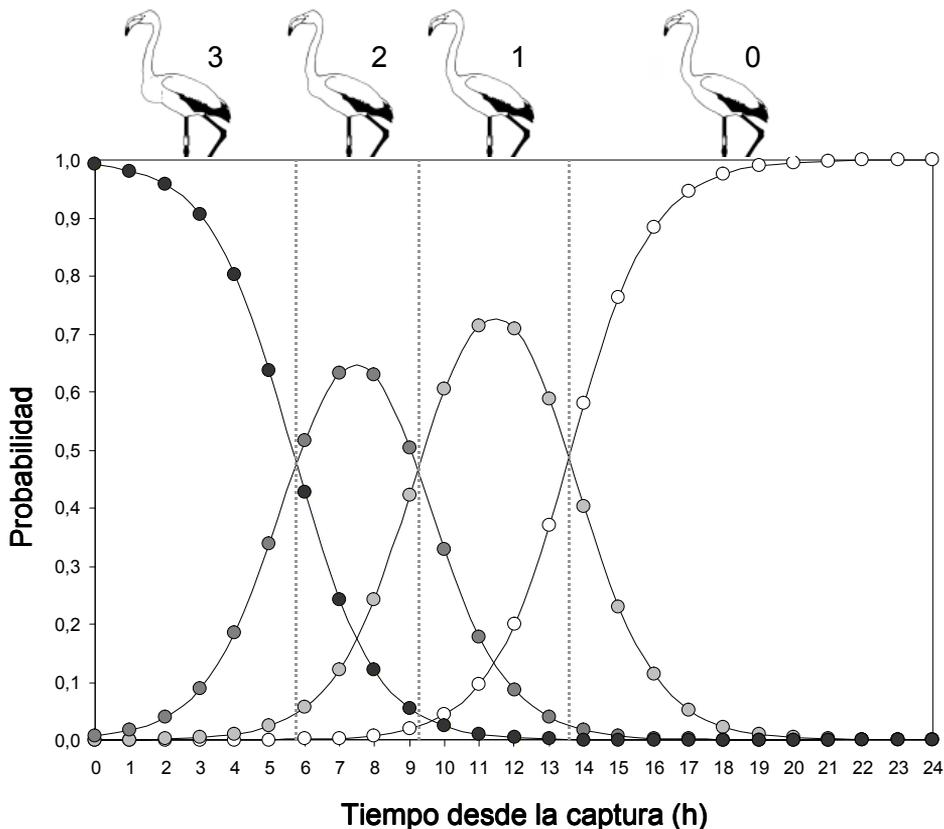


Figura 4.4. Representación del modelo logístico ordinal de las variaciones del tamaño del buche en pollos de flamenco capturados con el buche lleno en función del tiempo que permanecieron en ayuno.

La falta de relación entre el peso de la ceba y la edad de los pollos pudo deberse a que el rango de edades estudiado (>7 semanas) abarcó los últimos dos tercios de su período de desarrollo. En el flamenco del Caribe (*Phoenicopterus ruber*) la cantidad diaria de alimento ingerida por pollos en cautividad aumenta linealmente con la edad hasta que éstos alcanza las cinco semanas y posteriormente se estabiliza (Burch y Gailband 2000). Durante la fase final de crecimiento del pollo la capacidad de almacenamiento de alimento debe ser constante y las variaciones del peso de la ceba pudieron

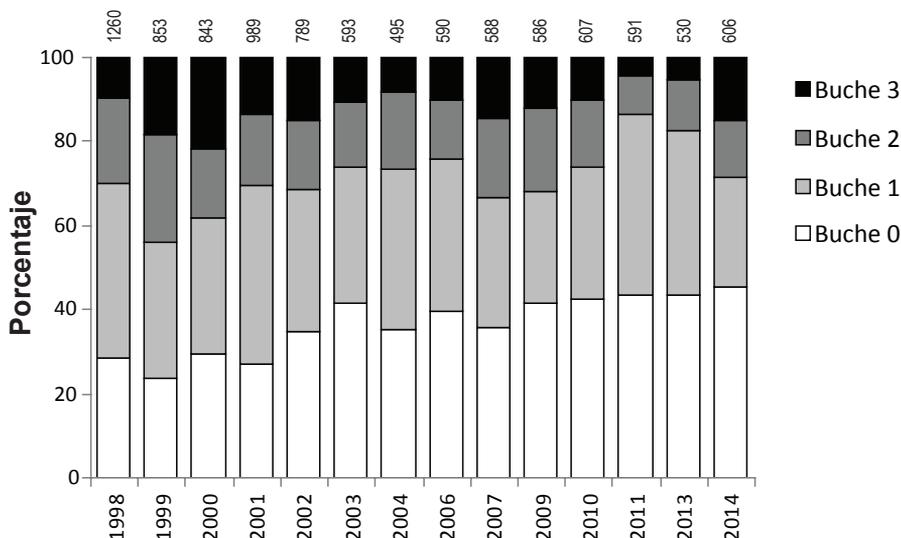


Figura 4.5. Porcentajes de categorías de tamaño de buche de los pollos anillados en la colonia de la Laguna de Fuente de Piedra entre 1998 y 2014 (n=9920). Para cada año se indica el tamaño de muestra.

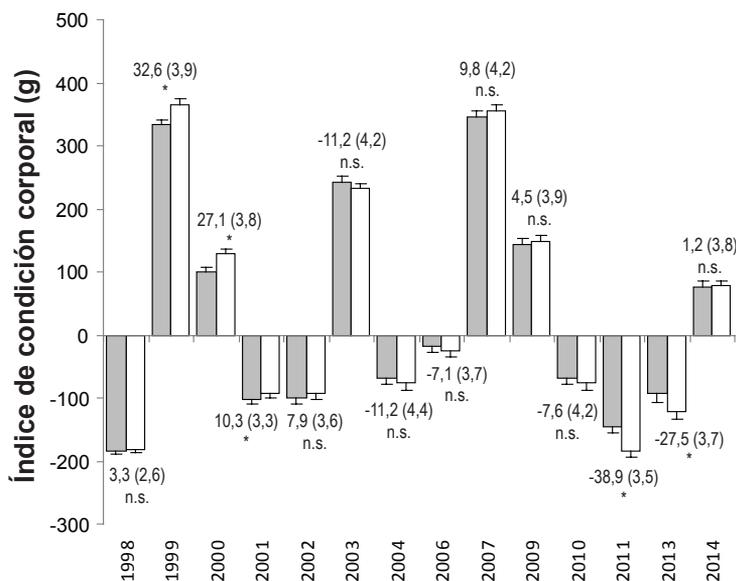


Figura 4.6. Valores medios anuales ( $\pm$  e.s.) del índice de condición corporal (residuos de los modelos tarso-peso [barras blancas] y tarso + categoría de buche-peso [barras grises]). Los valores sobre las barras indican las diferencias medias anuales (e.s.) entre ambos índices y su nivel de significación corregido de Bonferroni (n.s.:  $P>0,05$ ; \*:  $P<0,05$ ).

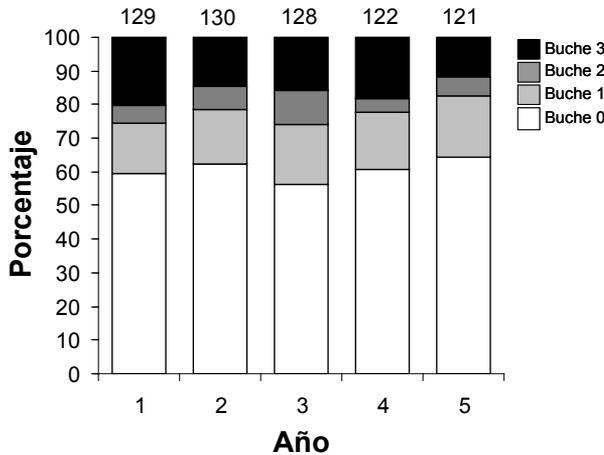


Figura 4.7. Porcentajes de tamaño de buches de los pollos registrados durante cinco días consecutivos (el día 1 es el 3 de agosto). Los tamaños de muestra se indican sobre las barras.

estar condicionadas por la capacidad de los adultos para proveer de alimento a su pollo.

El peso medio del alimento almacenado por los pollos cuando el buche estuvo distendido (categoría 3) fue de 292 g. No obstante, dentro de la categoría de buche 3 se registraron valores de peso que pudieron diferir hasta 350 g. La ausencia de variación aparente en el tamaño del buche cuando se produjeron variaciones de peso tan elevadas pudo deberse a la falta de precisión que supone el uso de las categorías subjetivas. Por otra parte, pollos con el mismo tamaño de buche podrían tener distintas cantidades de alimento en el resto del digestivo. En la paloma bravía (*Columba livia*) se ha comprobado que parte del alimento almacenado en el buche durante el día es digerido durante la noche, lo que ayuda a mantener la temperatura corporal a través del calor producido durante la digestión (Rashotte et al. 1999). Por lo tanto, el funcionamiento independiente de los distintos compartimentos del digestivo podría explicar la ausencia de una relación más estrecha entre las variaciones de peso y tamaño del buche de los pollos.

*Efecto del contenido del buche sobre las estimas de condición corporal*

A pesar de la baja precisión de las medidas de peso ( $\pm 50$  g, lo que supone el 2,3% del peso medio del pollo), la inclusión de pollos con categorías de buche 2 y 3 puede llevar a sobrestimar el peso neto de un tercio de los pollos. No obstante, dicha sobrestimación debida a la ceba almacenada depende de la variación interanual de las proporciones de de categorías de buche. Cuando se emplean los residuos de la relación tarso-peso como estimador del índice de condición corporal, el tamaño del buche no debería afectar a su cálculo si la proporción de pollos cebados fuera constante entre años. Así, los años en que la proporción de pollos que almacenan alimento en sus buches es mayor que la proporción media del período de estudio, la condición de los pollos se sobreestima. Por el contrario, en años en que una mayor proporción de buches se encuentran vacíos respecto a la media del período estudiado, la condición corporal fue inferior que la estimada al controlar el efecto del tamaño del buche.

Sólo Amat et al. 2007 han considerado el efecto del tamaño del buche para estimar la condición corporal en pollos de flamencos. Los restantes estudios que han analizan las variaciones interanuales de la condición corporal de pollos de flamenco mediante los residuos de la relación peso-tarso (Barbraud et al. 2003, Béchet y Johnson 2008) han obviado el efecto del peso extra que supone la ceba ingerida por los pollos. Nuestros resultados muestran que, a pesar de haber diferencias significativas entre los índices anuales de condición al incluir el efecto del contenido del buche, la posición relativa de los valores de condición no se vio alterada entre años debido a que las variaciones interanuales del peso de los pollos debidas al alimento almacenado en el buche sólo supuso un 5% de la variación media anual.

*El tamaño del buche como un índice de aprovisionamiento*

La determinación de la tasa de absorción del contenido del buche permitió estimar el tiempo transcurrido desde que el pollo fue alimentado

y así inferir cuando fue cebado el pollo. Obviamente esta estimación sólo es válida si en cada episodio de ceba los pollos reciben suficiente alimento para llenar por completo el buche. Esta asunción parece razonable ya que se ha observado que entre el 70–80% de los pollos presentan el buche completamente lleno al finalizar la ceba (M.A. Rendón et al., datos inéditos).

El momento del día en que los pollos son cebados proporciona información acerca de los patrones de aprovisionamiento. Parte de las cebas acontecen al atardecer, antes de que los adultos que han permanecido a lo largo del día en la colonia la abandonen para regresar a las zonas de alimentación, y otra parte durante la noche, cuando regresan a la colonia los individuos que han permanecido durante varios días en las áreas de alimentación (Rendón-Martos et al. 2000, Amat et al. 2005). Como los anillamientos de pollos de flamenco se realizan al amanecer, es probable que los pollos con categorías de buche 2 y 3 fueran alimentados por adultos que regresan a la colonia durante la noche, mientras que es más probable que los pollos con categorías de buche 1 fueran alimentados por sus progenitores durante el día, antes de abandonar la colonia hacia las áreas de alimentación. Consecuentemente, puede inferirse que alrededor de un tercio de los pollos fueron alimentados al atardecer y otro tercio por la noche. Estas proporciones concuerdan con los patrones de movimiento de los adultos durante el período de reproducción. Los adultos permanecen en las áreas de alimentación períodos medios de ~7 días (Amat et al. 2005). Dado que ambos miembros de la pareja contribuyen a la cría de los pollos, y asumiendo patrones de movimientos similares entre las áreas de alimentación y la colonia en ambos sexos, la proporción esperada de adultos reproductores que podrían llegar cada noche a la colonia podría aproximarse a un tercio. Además, el número de adultos que suelen estar presentes en la colonia durante el día es un tercio de los pollos censados en las guarderías (Rendón-Martos et al. 2000), los cuales podrían cebar a los pollos antes de abandonar la colonia hacia las áreas de alimentación.

Las variaciones anuales de los tamaños de los buches de los pollos pueden reflejar el efecto de las variaciones ambientales y los factores

sociales sobre los patrones el aprovisionamiento de los pollos. La captura de un número elevado de pollos para su anillamiento proporciona una muestra representativa de los individuos que son alimentados por los adultos, aunque esta información sólo puede obtenerse una vez al año. En aves que habitan ambientes variables pueden ocurrir limitaciones de alimento en períodos cortos de tiempo cuyo efecto sobre los parámetros de aprovisionamiento puede resultar indetectable en el caso de estudios puntuales (Weimerskirch et al. 2001). No obstante, otros estudios ponen de manifiesto que en colonias de reproducción de aves pueden estimarse adecuadamente los parámetros reproductivos incluso cuando los muestreos se realizan en períodos de tiempo muy cortos (Benson et al. 2003). En el caso del flamenco, se comprueba que los patrones de aprovisionamiento determinados a partir de los tamaños de los buches fueron consistentes entre días durante el último tercio de su desarrollo. Además, Amat et al. (2007) mostraron que la proporción anual de pollos cebados estuvo relacionada con los parámetros sanguíneos que indicaban que los pollos de flamenco sufrían períodos prolongados de ayuno.

#### *Relación entre los patrones de aprovisionamiento y la condición corporal*

Nuestros resultados muestran que la condición media anual de los pollos está asociada con la proporción de pollos que son cebados por la noche (categorías 2 y 3) y con el porcentaje de pollos cebados durante el día (categoría de buche 1). Al aumentar el número de días que los adultos permanecen en las áreas de alimentación también aumenta el período de tiempo que éstos se mantienen en la colonia de reproducción hasta realizar otro desplazamiento para alimentarse (datos de seguimiento de cuatro adultos marcados con transmisores por satélite:  $n=11$ ;  $r_s=0,88$ ;  $P<0,001$ ; J.A. Amat, datos inéditos). Los individuos que permanecen en las áreas de alimentación 4–6 días se desplazan a la colonia, ceban a los pollos y regresan a las zonas de alimentación al día siguiente o, incluso, en la misma noche, mientras que los adultos que están  $>8$  días en las áreas de alimentación suelen permanecer 2 días en la colonia (Amat et al. 2005).

Si el período de permanencia de los adultos en la colonia se prolonga más de un día, algunos adultos podrían optar por cebar a los pollos durante el día. La alimentación del pollo implica que el adulto y el pollo se distancien del resto de los individuos de la colonia para evitar interferencias con otros individuos de la guardería. Alimentar al pollo durante el día permitiría al adulto aumentar la probabilidad de detección de predadores terrestres (Beauchamp y McNeil 2003). De esta forma, la proporción de pollos cebados durante el día (categoría 1) constituiría un indicador del tiempo que los adultos permanecen tanto en la colonia como en las áreas de alimentación, la cual está inversamente relacionado con la frecuencia de aprovisionamiento y, consecuentemente, con la condición de los pollos. En especies que se alimentan desde un lugar central distante, la contribución a la alimentación de los pollos se relaciona inversamente con la duración de la permanencia en las áreas de alimentación (Weimerskirch et al. 1997, Granadeiro et al. 1998, Gray y Hamer 2001), lo que determina una menor frecuencia de aprovisionamiento al pollo que no puede ser compensada por el peso de las cebas.

### ***Conclusiones***

Nuestros resultados sugieren que el tamaño del buche puede ser un indicador del alimento almacenado por los pollos y, por lo tanto, su uso puede permitir tanto la obtención de índices de condición corporal más exactos como la determinación de los patrones de aprovisionamiento de los pollos. En el presente estudio sólo se analizaron los registros de tamaños de buche de pollos capturados para su anillamiento. No obstante, debido a que las variaciones de los tamaños de los buches son perceptibles a distancia, también es posible registrar esta información con el uso de telescopios. Esta información, unida a la identificación individual de los pollos a través de marcas, puede ser una herramienta para el estudio de los patrones de aprovisionamiento y de sus relaciones con factores demográficos y ambientales mediante la aplicación de modelos longitudinales de captura-recaptura.

## **Bibliografía**

- Agresti, A. 1996. *An Introduction to Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: Linking connectivity to biological processes. *Biol. Conserv.*, 125: 183-192.
- Amat J.A., Hortas, F., Arroyo, G.M., Rendón, M.A., Ramírez, J.M., Rendón-Martos, M., Pérez-Hurtado, A. y Garrido, A. 2007. Interannual variations in feeding frequencies and food quality of greater flamingo chicks (*Phoenicopterus roseus*): Evidence from plasma chemistry and effects on body condition. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.*, 147A: 569-76.
- Barbraud, C., Johnson, A.R. y Bertault, G. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of Greater Flamingos: the importance of body condition. *J. Anim. Ecol.*, 72: 246-257.
- Barlow, K.E. y Croxall, J.P. 2002. Provisioning behaviour of Macaroni Penguins *Eudyptes chrysolophus*. *Ibis*, 144: 248-258.
- Batty, M., Jarrett, N.S., Forbes, N., Brown, M.J., Standley, S., Richardson, T., Oliver, S., Ireland, B., Chalmers, K.P. y Fraser, I. 2006. Hand-rearing Greater flamingos *Phoenicopterus ruber roseus* for translocation from WWT Slimbridge to Auckland Zoo. *Int. Zoo Yearb.*, 40: 261-270.
- Beauchamp, G. y McNeil, R. 2003. Vigilance in greater flamingos foraging at night. *Ethology*, 109: 511-520.
- Béchet, A. y Johnson, A.R. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhône delta, southern France). *Ibis*, 150: 69-79.
- Benson, J., Suryan, R.M. y Piatt, F.J. 2003. Assessing chick growth from a single visit to a seabird colony. *Mar. Ornithol.*, 31: 181-184.
- Blockstein, D.E. 1989. Crop milk and clutch size in Mourning Doves. *Wilson Bull.*, 101: 11-25.

- Bolton, M. 1995. Food delivery to nestling Storm Petrels: limitation or regulation? *Funct. Ecol.*, 9: 161-170.
- Burch, L. y Gailband, C. 2000. Comparison of hand-reared Caribbean Flamingos and Lesser Flamingos at Seaworld California. *Waterbirds*, 23 (Spec. Publ. 1): 193-197.
- Cézilly, F., Tourenq, C. y Johnson, A. 1994. Variation in parental care with offspring age in the Greater Flamingo. *Condor*, 96: 809-812.
- Collopy, M.W. 1986. Food consumption and growth energetics of nestling Golden Eagles. *Wilson Bull.*, 98: 445-458.
- Comeau, R.M. y Keppie, D.M. 1989. Crop weights used to adjust body weights of live spruce grouse. *J. Wildl. Manage.*, 53: 818-819.
- Conger, A.J. 1980. Integration and generalisation of Kappas for multiple raters. *Psychol. Bull.*, 88: 322-328.
- Cytel Inc. 2005. *StatXact. 7 PROCs. Statistical software for exact nonparametric inference, user manual., 7th ed.* Cytel Software Corporation, Cambridge.
- Dawson, R.D. y Bortolotti, G.R. 2002. Experimental evidence for food limitation and sex-specific strategies of American kestrels (*Falco sparverius*) provisioning offspring. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52: 43-52.
- Drent, R.H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Falissard, B. 2009. *psy: Various procedures used in psychometry.* R package version 1.0. <http://cran-project.org/web/packages/psy/>
- García-Berthou, E. 2001 On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. the analysis of covariance. *J. Anim. Ecol.*, 70: 708-711.
- Granadeiro, J.P., Burns, M.D. y Furness, R.W. 1999. Food provisioning to nestling shearwaters: why parental behaviour should be monitored? *Anim. Behav.*, 57: 663-671
- Granadeiro, J.P., Nunes M., Silva, M.C. y Furness, R.W. 1998. Flexible

- foraging strategy of Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, during the chick-rearing period. *Anim. Behav.*, 56: 1169-176
- Gray, C.M. y Hamer, K.C. 2001. Food-provisioning behaviour of male and female Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Anim. Behav.*, 62: 117-121.
- Hamer, K.C., Lynnes, A.S. y Hill, J.K. 1998. Regulation of chick provisioning rate in Manx Shearwaters: experimental evidence and implications for nestling obesity. *Funct. Ecol.*, 12: 625-630.
- Houston, D. C. 1976. Breeding of the white-backed and Rüppell's griffon vultures, (*Gyps africanus* and *G. rueppellii*). *Ibis*, 118: 14-40.
- Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T. & A.D. Poyser, Londres.
- Landis, J.R. y Koch, G.G. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, 33: 159-174.
- Lang, E.M. 1963. Flamingoes raise their young on a liquid containing blood. *Experientia*, 19: 532-533.
- Lecomte, N., Kuntz, G., Lambert, N., Gendner, J.P., Handrich, Y., Le Maho, Y. y Bost, C.A. 2006. Alloparental feeding in the king penguin. *Anim. Behav.*, 71: 457-462
- McCullagh, P. 1980. Regression models for ordinal data. *J. Roy. Stat. Soc. B*, 42: 109-142.
- Moreno, J. 1998. The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etologia*, 6: 17-31.
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J. y Wasserman, W. 1996. *Applied Linear Statistical Models*. Irwin. Chicago.
- Ojowski, U., Eidmann, C., Furness, R.W. y Garthe. 2001. Diet and nest attendance of incubating and chick-rearing northern fulmars (*Fulmarus glaciaris*) in Shetland. *Mar. Biol.*, 139: 1193-1200.
- Phillips, R.A. y Hamer, K. C. 2000. Periodic weighing and the assessment of meal mass and feeding frequency in seabirds. *J. Avian Biol.*, 31: 75-80.
- Pinheiro, J.C. y Bates, D.M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*.

Springer-Verlag. New York.

- Rashotte M.E., Saarela S., Henderson R.P. y Hohtola E. 1999. Shivering and digestion-related thermogenesis in pigeons during dark phase. *Am. J. Physiol.*, 277: 1579-1587.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Amat, J.A. y Rendón-Martos, M. 2009. Monitoring of Greater Flamingo colonies: some proposals for measuring and interpreting results. *Flamingo*, 1: 62-75.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Ramírez, J.M., Rendón-Martos, M. y Amat, J.A. 2001. Despotism establishment of breeding colonies of greater flamingos, *Phoenicopterus ruber*, in southern Spain. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50: 55-60.
- Rendón-Martos, M., Vargas, J.M., Rendón, M.A., Garrido, A. y Ramírez, J.M., 2000. Nocturnal movements of breeding Greater Flamingos in southern Spain. *Waterbirds*, 23 (Spec. Publ. 1): 9-19.
- Ricklefs, R.E., Day, C., Huntington, C. y Williams, J. 1985. Variability in feeding rate and meal size of Leach's storm-petrel at Kent Island, New Brunswick. *J. Anim. Ecol.*, 54: 883-898.
- SAS Institute Inc. 2006. *Base SAS 9.1.3 Procedures Guide, Second Edition*. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Smith, T.B. 1990. Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology*, 71: 1246-1257.
- Smith, T.B. 1991. Inter- and intraspecific diet overlap during learn times between *Quelea erythropus* and bill morphs of *Pyrenestes ostrinus*. *Oikos*, 60: 76-82.
- Vermunt, J.K. y Hagenars, J.A. 2004. Ordinal longitudinal data analysis. - En: R.C. Hauspie, N. Cameron y L. Molinari (eds.). *Methods in Human Growth Research*, 15. Cambridge University Press, Cambridge pp. 374-393.
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Cuenot-Chaillet, F. y Ridoux, V. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female Wandering Albatrosses. *Ecology*, 78: 2051-2063.

- Weimerskirch, H., Zimmermann, L. y Prince, P.A. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.*, 12: 22-30.
- Westmoreland, D. y Best, L.B. 1987. What limits mourning doves clutch of two eggs? *Condor*, 89: 486-493.
- Ziswiler, V. y Farner, D.S. 1972. Digestion and the digestive system. *En: Farner, D.S., King, J.R. (eds.). Avian Biology*, vol. II. Academic Press, New York.



## *Capítulo 5*

### **Estimación de las frecuencias de cebas a pollos de flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) mediante modelos multiestado**



Este capítulo no ha sido publicado

## Resumen

Los individuos desarrollan tácticas de forrajeo que son el resultado de presiones selectivas resultantes de la disponibilidad de alimento. En aves longevas se ha sugerido que el esfuerzo parental es independiente de los requerimientos de los pollos, de forma que se maximizan la supervivencia de los adultos para incrementar el éxito reproductivo a largo plazo. El flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) es una especie longeva que se alimenta en humedales distantes de las colonias durante el período de cría de sus pollos. A diferencia de la mayoría de las aves, los flamencos alimentan a sus pollos mediante secreciones que permiten proporcionar grandes cantidades de alimento en cada visita a la colonia, lo que podría permitir la regulación del aprovisionamiento de alimento. Los reproductores regresan a la colonia desde las áreas de alimentación durante la noche para alimentar a sus pollos, pudiendo proporcionar cebas suplementarias antes de abandonar la colonia a la noche siguiente. En el presente estudio se analiza la frecuencia de aprovisionamiento a pollos de flamenco mediante modelos de captura-recaptura basados en variaciones del tamaño de los bucheros de los pollos. La probabilidad de que los pollos fuesen alimentados por adultos recién llegados desde las áreas de alimentación fue independiente de la edad de los pollos; sin embargo, los pollos de menor edad recibieron con mayor frecuencia cebas suplementarias que los pollos con capacidad potencial para independizarse. La cantidad de alimento proporcionada por adultos recién llegados de las áreas de alimentación incrementó con la edad de los pollos y fue suficiente para saciarlos. Por el contrario, la cantidad de alimento proporcionada en las cebas suplementarias fue independiente de la edad de los pollos. La probabilidad de que los pollos fueran alimentados durante la noche no dependió de su estado nutricional durante el día previo y pudo ser consecuencia de la decisión independiente de ambos miembros de la pareja de regresar a la colonia. La falta de regulación de las cebas nocturnas sugiere que los padres no variaron la frecuencia de sus desplazamientos entre la colonia y las áreas de alimentación en función de la edad de los pollos, pero pudieron alimentar más frecuentemente a los pollos más pequeños durante su estancia en la colonia. La capacidad de proporcionar cebas suplementarias más frecuentemente a pollos pequeños pudo deberse a que la producción de secreciones fue mayor que la capacidad de ingestión de éstos. La alimentación de los pollos mediante secreciones debe posibilitar que los flamencos exploten recursos de parches distantes como única fuente de alimento para cubrir las necesidades tanto de los reproductores como de los pollos.

## *Introducción*

Existe una compensación entre la cantidad de recursos destinados a la reproducción actual y aquellos que los reproductores mantienen para su supervivencia, de forma que los organismos regulan el esfuerzo parental para maximizar el éxito de la reproducción a largo plazo (Williams 1966, Clutton-Brock 1991, Drent y Daan 1980). La obtención de alimento por los padres para el aprovisionamiento de sus crías conlleva un gasto de tiempo y energía que puede afectar a su eficacia biológica, por lo que los patrones de forrajeo deben reflejar la distribución de recursos entre la reproducción actual y los requerimientos de los adultos (Boggs 1992). Se asume que las tácticas de forrajeo deben maximizar la energía obtenida en relación a energía gastada durante la alimentación (Stephen y Krebs 1986). No obstante, la reproducción impone restricciones de tiempo y energía que impiden el desarrollo de comportamientos de forrajeo óptimos (Ydenberg et al. 1992, 1994, 1998). En aves, el aprovisionamiento de los pollos se considera uno de las fases de la reproducción que implica un mayor gasto energético (Drent y Daan 1980). Cuando los reproductores deben regresar a una localización central para alimentar a los pollos, la eficiencia de forrajeo incrementa al disminuir la distancia a la que se sitúa el área de alimentación y al aumentar la ganancia neta de energía al explotar dichos parches, lo que determina un menor período de permanencia en el área de alimentación (Orians y Pearson 1979). Sin embargo, cuando el alimento se localiza en áreas distantes del sitio de reproducción, el tiempo y la energía destinadas al forrajeo determinan un conflicto entre la distribución de recursos a los pollos y al mantenimiento de los adultos (Ricklefs 1987, Sæther 1993).

Se ha sugerido que las especies longevas deben destinar un esfuerzo parental fijo a la reproducción, independientemente de las necesidades de su prole, que les permita maximizar la supervivencia y con ello incrementar su éxito reproductivo a largo plazo (Ricklefs 1987, Sæther 1993, Chastel et al. 1995). No obstante, en aves longevas se ha documentado cierto grado de regulación del esfuerzo destinado al aprovisionamiento de los pollos

(p. ej. Johnsen et al. 1994, Bertram et al. 1996, Erikstad et al. 1997) que se encuentra determinado por la condición corporal de los reproductores (Tveera et al. 1998, Weimerskitch 1998, 1999, Weimerskitch et al. 2003) y el valor reproductivo de su prole (Tveraa et al. 1998, Erikstad et al. 2009).

La disponibilidad de alimento condiciona que los reproductores mejoren su condición corporal y puedan ajustar los patrones de aprovisionamiento a los requerimientos de los pollos (Golet et al. 1998, Weimerskirch et al. 2001). Los patrones de forrajeo dependen de la distribución y predictibilidad del alimento (Baduini y Hyerenbach 2003, Navarro y González-Solís 2009). En aves marinas se han descrito desplazamientos de forrajeo unimodales, respecto a la duración de los desplazamientos, cuando los recursos son abundantes en las proximidades de la colonia (Waugh et al. 2000, Baduini y Hyrenbach 2003). En este caso, los adultos pueden regular su comportamiento de forrajeo en relación a las necesidades de los pollos, bien aumentando la frecuencia de los desplazamientos a las áreas de alimentación (Granadeiro et al. 1999, Congdon et al. 2005, Ochi et al. 2010) o la cantidad de alimento (Waugh et al. 2000). Sin embargo, cuando los parches óptimos para que los adultos se alimenten a sí mismos se encuentran más distantes que los óptimos para alimentar a los pollos se han descrito patrones de aprovisionamiento bimodales (Badudini 2002, Ydenberg y Davies 2010, Welcker et al. 2012). En las estrategias bimodales los adultos alternan desplazamientos distantes a la colonia, en los que los adultos reponen sus reservas energéticas, con desplazamientos cortos para incrementar la tasa de ingestión de los pollos (Chaurand & Weimerskirch et al. 1994, Weimerskirch et al. 1997, Weimerskirch 1998). La decisión de acometer un tipo de desplazamiento u otro depende de la condición corporal de los reproductores.

La decisión de los reproductores de invertir en la reproducción actual también depende del valor reproductivo del pollo (Erikstad et al. 2009). El aumento del esfuerzo parental con la edad del pollo se relaciona con un mayor valor reproductivo de la descendencia (Ricklefs et al. 1985, Redondo y Carranza 1989). Por el contrario, la disminución del esfuerzo

de la reproducción con la edad del pollo puede estar relacionada con restricciones energéticas de los padres, una menor demanda de alimento por parte de los pollos o por la inducción a la emancipación de los pollos (Pugesek 1990, Robertson et al. 2015). En períodos próximos a la emancipación, la disminución del esfuerzo parental supone la reducción de la tasa de aprovisionamiento y el incremento de la cantidad de alimento proporcionada por los adultos en cada ceiba (Dunn 1975, Navarro 1992, Hedd et al. 2002, Sachs y Jodice 2009). Este patrón puede reflejar los requerimientos energéticos de los pollos, ya que aunque los costes de mantenimiento aumentan con el crecimiento, los requerimientos de energía de los pollos son mayores durante los picos de crecimiento previos a la emancipación (Dunn 1980, Ricklefs y White 1981, Cairns 1987, Emms y Verbeek 1991, Robertson et al. 2015).

Las estrategias desarrolladas por las aves marinas para la cría de sus pollos pueden equipararse a las exhibidas por algunas especies de mamíferos durante la lactancia. En el caso de los pinnípedos, las áreas de alimentación pueden estar distantes de las zonas de reproducción, lo que impone restricciones sobre los patrones de amamantamiento durante el período de cría (Ofstedal et al. 1987). Las hembras de otarios alternan períodos de amamantamiento con otros de alimentación propia que determinan ciclos de ayuno para sus crías. La capacidad de aprovisionamiento de estos mamíferos no se encuentra tan limitada como el de las aves ya que pueden proporcionar grandes cantidades de alimento debido a que alimentan a sus crías con leche (Boyd 1999). Por lo tanto, el tiempo que destinan algunos mamíferos a la obtención de alimento parece estar limitado principalmente por la necesidad de alimentar de manera frecuente a sus crías, pudiendo regular los patrones de aprovisionamiento a los requerimientos de éstas (Boyd 1998, 1999, Arnould et al. 2001).

El flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) es una especie longeva que pone un solo huevo y alimenta a sus pollos exclusivamente con secreciones durante los tres meses que dependen de los padres (Johnson y Cézilly 2007). Los adultos se alimentan en humedales que pueden

distar de la colonia más de 200 km, donde permanecen entre 7 – 9 días (Rendón-Martos et al. 2000, Amat et al. 2005, Rendón et al. 2014), por lo que los pollos sufren períodos prolongados de ayuno (Amat et al. 2007). Los adultos regresan a la colonia durante la noche para alimentar a los pollos, proporcionándoles una ceba que supone hasta el 30% del peso del pollo (Rendón et al. 2012). Los adultos permanecen por lo general un día en la colonia (Amat et al. 2005, Rendón et al. 2014) y la abandonan durante la noche para regresar a las zonas de alimentación. Algunos adultos proporcionan cebas suplementarias antes de abandonar la colonia (Jonson y Cézilly 2007). No obstante, se desconocen las estrategias de aprovisionamiento en el flamenco común (frecuencia de ceba y cantidad de alimento transferido a los pollos) en relación a los requerimientos de los pollos. Debido a que el flamenco es una especie longeva se espera que los reproductores desarrollen un patrón de esfuerzo parental que priorice su supervivencia frente a la fecundidad (Cézilly et al. 1995). Los movimientos de los padres entre la colonia y las áreas de alimentación, así como la permanencia, en la colonia son independientes de la edad de los pollos (Rendón et al. 2014), lo que sugiere que el esfuerzo parental atiende a factores intrínsecos. No obstante, Cézilly et al. (1994) determinaron que la cantidad de alimento que los machos adultos transfieren a los pollos incrementa conforme la edad de los pollos es mayor y concluyeron que los padres pueden ajustar el esfuerzo a los requerimientos de los pollos.

En el presente estudio se comprueba si los flamencos regulan el esfuerzo parental o si desarrollan un nivel de esfuerzo parental fijo durante la fase final del período de cría del pollo, aplicando modelos de captura-recaptura a historiales de avistamientos de pollos marcados. Se analiza el efecto de la edad de los pollos sobre las frecuencias de las cebas recibidas durante la noche por adultos que llegan desde las áreas de alimentación y su relación con las cebas suplementarias proporcionadas antes de que los padres abandonen la colonia para regresar a las zonas de alimentación. Además, se comprueba si hubo variaciones en la cantidad de alimento proporcionada por los adultos tanto al llegar como al abandonar la colonia en relación a la edad de los pollos. En el caso que los adultos regulen la

frecuencia de los desplazamientos a los requerimientos de los pollos se espera que la frecuencia de visitas de los adultos a la colonia (probabilidad de que los pollos sean cebados por la noche) varíe con la edad de los pollos. Además, la cantidad de alimento proporcionada en cada visita a la colonia debería disminuir al aumentar la frecuencia de los aprovisionamientos. Por el contrario, si los adultos ajustan la duración de las estancias en las áreas de alimentación a sus requerimientos energéticos, los patrones de aprovisionamiento nocturno deberían ser independientes de la edad de los pollos. Esto implicaría que los adultos regresarían a la colonia con una cantidad fija de reservas para alimentar a los pollos en cada visita a la colonia. En este caso, como la capacidad de ingerir alimento aumenta con la edad de los pollos, se espera que la probabilidad de proporcionar cebas suplementarias disminuya al aumentar la edad de los pollos.

### ***Material y métodos***

#### *Área de estudio y avistamiento de pollos marcados*

El estudio se realizó en la laguna de Fuente de Piedra (37°07'N, 4°46'W; Rendón-Martos et al. 2009). En 2003 la colonia de reproducción albergó 15900 parejas que produjeron 3668 pollos de los que 612 fueron marcados con anillas plásticas que portan un código alfanumérico para su reconocimiento individual y a los que se les registraron parámetros biométricos. En el momento del anillamiento los pollos presentaban edades comprendidas entre los 38 – 90 días. El sexo de los pollos marcados fue determinado mediante técnicas moleculares.

Debido a que la mayor parte de la laguna normalmente se seca en verano, las guarderías de pollos se desplazan a las pocas zonas que permanecen inundadas. En 2003 se realizó un seguimiento continuo de la guardería de pollos después del anillamiento, para lo que se utilizaron telescopios. Las observaciones se realizaron por la mañana (5:30 h [GMT] – 8:30 h) y por la tarde (15:00 h – 17:00 h). No fue posible realizar observaciones de pollos anillados las tardes del 27 de julio y 26 de agosto. Al final del

seguimiento se registraron observaciones de 560 pollos.

### *Determinación de patrones diarios de ceba*

Los pollos de flamenco almacenan las cebas recibidas por sus padres en el buche para ser digeridas posteriormente. Un estudio previo (Rendón et al. 2012) categorizó los tamaños de los buches de los pollos en función de la cantidad de secreciones que almacenaban y describió la tasa de absorción de su contenido, por lo que es posible determinar el momento en que el pollo recibió la ceba si se parte de un buche completamente lleno. Según este estudio, un pollo con un buche  $>3/4$  lleno (b3) habría sido cebado al menos con 6 h de antelación, con buche  $1/4-3/4$  lleno (b2) habría sido cebado 6 – 9 h antes, con buche  $1/4$  lleno (b1) entre 9 – 14 h antes, y si presenta el buche vacío ( $<1/4$ : b0) haría más de 14 horas que el pollo fue cebado. Durante la observación de los pollos anillados se registró la categoría del tamaño del buche. Los pollos observados con tamaño de buche b1 y b0 se incluyeron en una misma categoría ya que no se pudo discriminar entre ellas cuando los individuos estuvieron distantes del punto de observación. Cuando un pollo fue observado por la mañana con un tamaño de buche b2 o b3 se consideró que había recibido una ceba por adultos que llegaron desde las áreas de alimentación la noche previa y si el buche fue b0 o b1 se consideró que los pollos no fueron cebados por la noche. Del mismo modo, cuando los pollos se observaron por la tarde con buche b2 o b3 se consideró que fueron alimentados durante el día por adultos que permanecieron en la colonia (ceba suplementaria) y si presentaron buches b0 o b1 se consideró que no fueron alimentados durante el día.

### *Estimación de la edad de los pollos anillados*

La edad de los pollos anillados y observados durante el período de seguimiento fue determinada a partir de curvas de calibración obtenidas a partir de mediciones realizadas a pollos criados en cautividad (Anexo VI).

Se determinaron modelos de crecimiento para pollos macho y hembra en función de la longitud del tarso y se estimó la edad de cada individuo mediante predicción inversa. La edad estimada se clasificó en categorías establecidas en función del desarrollo de los pollos (Allen 1956, Zweers et al. 1995): 7 – 12 semanas (pollos que comienzan a alimentarse por sí mismos y no vuelan), 13 – 16 semanas (comen por sí mismos y son volantones) y >16 (pollos que comen por sí mismos y vuelan).

### *Duración de las cebas*

Durante 1999 y 2001 se registró la duración de 188 cebas completas (48 por la mañana y 140 por la tarde) con una precisión de  $\pm 0,1$  s utilizando cronómetros. El tiempo de las cebas se consideró desde que las aves unían los picos hasta que los separaban. Las observaciones se efectuaron por la mañana (5:00 h – 8:00 h) y por la tarde (16:00 h – 19:00 h). Ambos años difirieron respecto a las precipitaciones en las marismas del Guadalquivir que son el área más importante de alimentación al inicio del período de cría de los pollos (Rendón-Martos et al. 2000). En cada episodio de ceba se registró el tamaño del buche del pollo al inicio y al final de la ceba. El sexo del adulto se determinó por sus características fenotípicas (Rendón et al. 2014) y la edad aproximada del pollo a partir del tamaño relativo respecto al adulto y del desarrollo del plumaje (Jonhson y Cézilly 2007).

Para comprobar si la duración de la ceba ( $D_c$ ) es un indicador adecuado de la cantidad de alimento que los adultos proporcionan a los pollos se realizó un modelo logístico mixto en el que se modelizó la probabilidad de que el pollo presentara el buche completamente lleno de alimento ( $b_3$ ) en función del año de observación (año), la edad del pollo en semanas ( $E$ ), una variable categórica que indica si la ceba se produjo por la mañana o por la tarde ( $m/t$ ), el sexo del adulto ( $sexo$ ),  $D_c$  y las interacciones  $m/t * D_c$ ,  $m/t * sexo$  y  $D_c * sexo$  como factores fijos. Debido a que algunos pollos presentaron secreciones en el buche antes de ser cebados se consideró el tamaño del buche al inicio de la ceba como un factor aleatorio. La duración de las cebas se transformó logarítmicamente ( $\ln D_c$ ) y se analizó mediante

un modelo lineal mixto en el que se incluyeron el año de observación, las interacciones  $m/t \cdot \ln(E)$ ,  $m/t \cdot \text{sexo}$  y  $\text{sexo} \cdot m/t$  como factores fijos y el tamaño del buche al inicio de la ceba como un factor aleatorio. Los modelos más parsimoniosos se eligieron en función del valor de AIC. Los modelos que difirieron en valores de  $AIC < 2$  se promediaron. Los modelos se realizaron utilizando R (versión 3.1.1; R Core Team, 2014) mediante las funciones *glmer* y *lmer* del paquete *lme4* (Bates et al. 2013). Para la selección de modelos se utilizó el paquete *MuMin* (Barton 2012).

### *Análisis multiestado*

Las probabilidades de aprovisionamiento de alimento se han determinado a partir modelos de captura-recaptura multiestado (modelo condicional de Arnason-Schwartz; Schwarz et al. 1993). Los modelos multiestado permiten estudiar transiciones de un estado  $r$  a otro  $s$  entre las ocasiones  $t$  y  $t+1$  ( $\Psi^{rs}$ ), teniendo en cuenta la supervivencia de  $t$  a  $t+1$  ( $S^r$ ) y la probabilidad de recaptura en el estado  $s$  en  $t+1$  ( $P^s$ ). Cuando los procesos de emigración dominan sobre los de mortalidad la probabilidad de supervivencia, como en el presente estudio,  $S$  puede interpretarse como la probabilidad de abandonar el área de estudio (Pradel et al. 1997, Rendón et al. 2014). Se analizaron 70 observaciones correspondientes a los avistamientos realizados por la mañana y por la tarde durante los 36 días de seguimiento. Los historiales de observaciones de los pollos se codificaron como no observado en la colonia (0), observado en la colonia y con el buche  $b_0$  o  $b_1$  (1) y pollos observados en la colonia con categoría de buche  $b_2$  o  $b_3$  (2). Así, si el seguimiento se inició por la mañana, el historial de observaciones de un individuo “100022” indicaría que el pollo fue observado durante la mañana del primer día de observación sin ser cebado durante la noche previa ( $b_0$  o  $b_1$ ), no fue visto la tarde del primer día ni por la mañana y tarde del segundo día, y durante la mañana y la tarde del tercer día fue observado con un buche  $b_2$  o  $b_3$ , lo que indica que fue cebado durante la noche del día dos al día tres y la tarde (ceba suplementaria) del día tres.

### *Bondad de ajuste y selección de modelos*

El modelo multiestado de partida se evaluó ajustando los datos a un modelo JollyMove mediante el programa U-CARE (Choquet et al. 2005). La bondad de ajuste de este modelo comprende distintos componentes (Pradel et al. 2005): el componente 3G.SR comprueba la asunción de que no hay diferencia de supervivencia entre individuos marcados nuevamente y aquellos marcados con anterioridad (presencia de transeúntes), el componente M.ITEC prueba la habituación a la trampa (trap dependence), es decir, si la probabilidad de que un individuo sea observado en uno de los estados depende de que sea observado o no en el mismo estado en un momento inmediatamente anterior, condicionado porque esté presente en el área de estudio en ambos momentos, y el componente WBWA que detecta si hay dependencia del estado en que se observa a un individuo respecto a su estado previo (efecto memoria). La prueba de bondad de ajuste muestra falta de ajuste de los datos al modelo general (tabla 5.1). El componente M.ITEC resultó altamente significativo debido a un efecto de habituación inmediata a la trampa. Un examen más detallado de las tablas de contingencia para este subcomponente sugiere que la habituación a la trampa ocurrió independientemente del estado (tamaño del buche) que presentaron los individuos. En efecto, una prueba de habituación a la trampa (2.CT) de un modelo con un solo estado también fue significativo (Cormack-Jolly-Seber:  $z=-17.80$ ;  $\chi^2_{66}=557,13$ ;  $P<0,001$ ). Para controlar el efecto de la habituación a la trampa ( $m$ ) se incluyó en el modelo inicial el efecto de que los individuos fueran observados en la ocasión previa mediante un modelo dependiente de la edad (Pradel 1993). El factor de inflación de varianza ( $\hat{c}$ ) excluyendo el componente M.ITEC (Pradel et al. 2005) fue  $\hat{c}=0,882$ , por lo que se mantuvo  $\hat{c}=1$ .

Dado el elevado número de ocasiones de observación, un modelo tiempo-dependiente no convergió en parámetros estimables, por lo que se realizaron restricciones sobre los parámetros para comprobar hipótesis específicas. El modelo general incluyó el efecto de la interacción de  $m$ , la edad del pollo (variable categórica:  $e$ ) y la ocasión de captura ( $m/t$ )

**Tabla 5.1. Bondad de ajuste del modelo multi-estado de de captura-recaptura para los datos de aprovisionamiento de pollos de flamenco.**

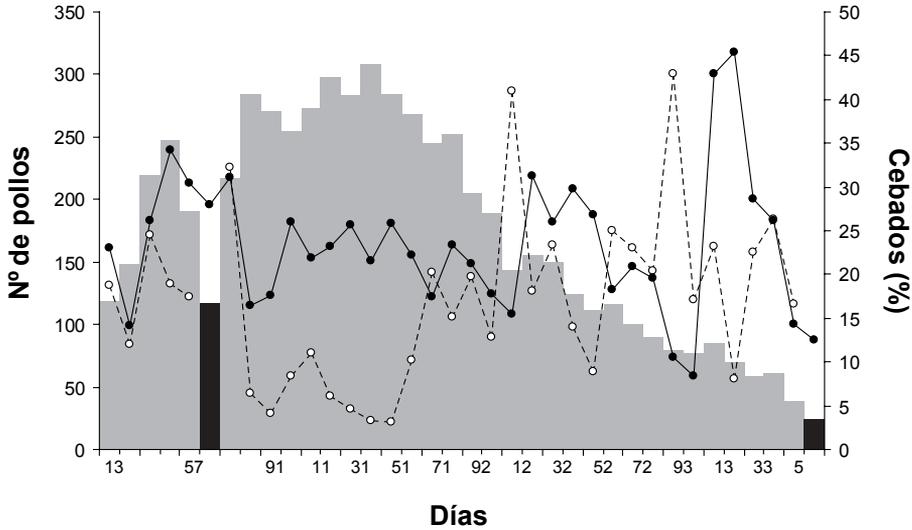
Componentes	$\chi^2$	<i>g.l.</i>	<i>P</i>
M.ITEC	362,47	124	0,000
M.LTEC	317,06	266	0,017
WBWA	79,68	119	0,998
3G.SR	4,98	29	1,000
3G.Sm	306,74	452	1,000
Suma	1070,93	990	0,037

sobre la probabilidad de recaptura ( $P_{m^*e^*m/t}$ ) y el efecto de la edad sobre la supervivencia ( $S_e$ ). La probabilidad de que un pollo fuera cebado por la noche ( $\psi_{a\ t-1+e}^{d \rightarrow n}$ ) o por el día ( $\psi_{a\ t-1+e}^{n \rightarrow d}$ ) se analizó en función del efecto aditivo de e y de que el pollo fuera alimentado en la ocasión previa (a t-1), ya que un modelo que incluyó la interacción entre ambos factores no proporcionó parámetros identificables. Los modelos multiestado se realizaron con el programa Mark (White y Burnham 1999). Los modelos más explicativos se seleccionaron en función del valor de AICc (Burnham y Anderson 2002).

## **Resultados**

### *Observación de individuos marcados*

El número de observaciones diarias de individuos marcados se muestra en la figura 5.1. El porcentaje de pollos cebados por la noche (media=23,4 [e.s. 1,3] %) fue mayor que por el día (17,3 [1,6] %) ( $t_{69}=2,92$ ;  $P=0,005$ ). El porcentaje de pollos cebados por la noche fue relativamente estable durante el período de observación. Por el contrario, el porcentaje de pollos cebados durante el día varió de forma inversa al número de observaciones realizadas diariamente ( $r_s=-0,53$ ;  $P=0,001$ ), lo que indica que la proporción



**Figura 5.1.** Número de pollos individualmente marcados que fueron observados diariamente (el día 1 es el 22/07/2003) durante el período de estudio (barras grises). En dos días sólo realizaron observaciones durante la mañana (barras negras). Se representa el porcentaje diario de pollos cebados por la noche (círculos negros) y durante el día (círculos blancos) respecto al total de pollos observados diariamente.

de cebas durante la tarde disminuyó antes de que los pollos comenzaran a abandonar la colonia.

*Modelos multiestado*

Probabilidad de avistamiento de los pollos y abandono de la colonia

El modelo con el valor más bajo de AICc (30648,6) presentó un valor de  $\Delta AICc$  próximo a 2 respecto al segundo modelo más parsimonioso (tabla 5.2). El modelo seleccionado incluyó la interacción de  $m^*e$  y el efecto aditivo de  $m/t$ . Según este modelo, la probabilidad de observar un pollo anillado dependió de la edad, si bien su efecto varió dependiendo de que fuera vistos previamente (figura 5.2A). En general, la probabilidad de observar a un pollo fue mayor cuando había sido observado en el

**Tabla 5.2. Selección de modelos para la probabilidad de recaptura (P) y la permanencia en la colonia (S) para el modelo multi-estado aplicado a los avistamientos pollos de flamenco. Se muestran los valores de AICc,  $\Delta$ AICc, el número de parámetros ( $k$ ) y la desviación de los modelos.**

**Modelo general:**  $S_e P_{m^*e^*m/t} \Psi_{a\ t-1+e}^{d \rightarrow n} \Psi_{a\ t-1+e}^{n \rightarrow d}$

Parámetro	Modelo1	AICc	$\Delta$ AICc	$k$	Desviación
P	$m^*e^*m/t$	30658,0	9,4	23	30611,8
	$m^*e+m^*m/t+e^*m/t$	30654,2	5,6	21	30612,0
	$m^*e+e^*m/t$	30652,3	3,8	20	30612,2
	$m^*e+m^*m/t$	30650,4	1,8	19	30612,3
	$m^*m/t+e^*m/t$	30670,4	21,9	19	30632,3
	$m+e^*m/t$	30668,7	20,1	18	30632,5
	$m/t+m^*e$	30648,6	0,0	18	30612,5
	$m^*e$	30652,5	3,9	17	30618,4
	$e+m^*m/t$	30666,6	18,1	17	30632,5
	$m+e+m/t$	30664,9	16,3	16	30632,8
	$e+m/t$	30911,6	263,0	15	30881,5
	$m+e$	30668,6	20,0	15	30638,5
	$e$	30916,0	267,4	14	30887,9
	$m+m/t$	30682,7	34,1	14	30654,6
	$m$	30686,7	38,1	13	30660,6
.	$m/t$	30932,5	283,9	13	30906,5
	.	30937,2	288,6	12	30913,1
S	.	30738,1	89,5	16	30706,0

<sup>1</sup>m: habituación a la trampa, e: edad del pollo (categórica), m/t: periodo de observación (mañana-tarde), .: constante.

momento anterior. No obstante, fue más probable observar pollos de >16 semanas si habían sido vistos con anterioridad. Por el contrario, fue más probable observar pollos de 7 – 12 semanas que pollos mayores cuando no se observaron previamente. Por otra parte, la probabilidad de detectar un pollo presente en la laguna fue mayor por la tarde.

**Tabla 5.3. Valores de AICc (número de parámetros) para los modelos multiestado de las probabilidades ( $\psi$ ) de que los pollos sean cebados durante la noche (n) y durante el día (d). Se destaca en negrilla el modelo más parsimonioso.**

**Modelo general:**  $S_e P_{m^*e+m/t} \Psi_{a\ t-1+e}^{d \rightarrow n} \Psi_{a\ t-1+e}^{n \rightarrow d}$

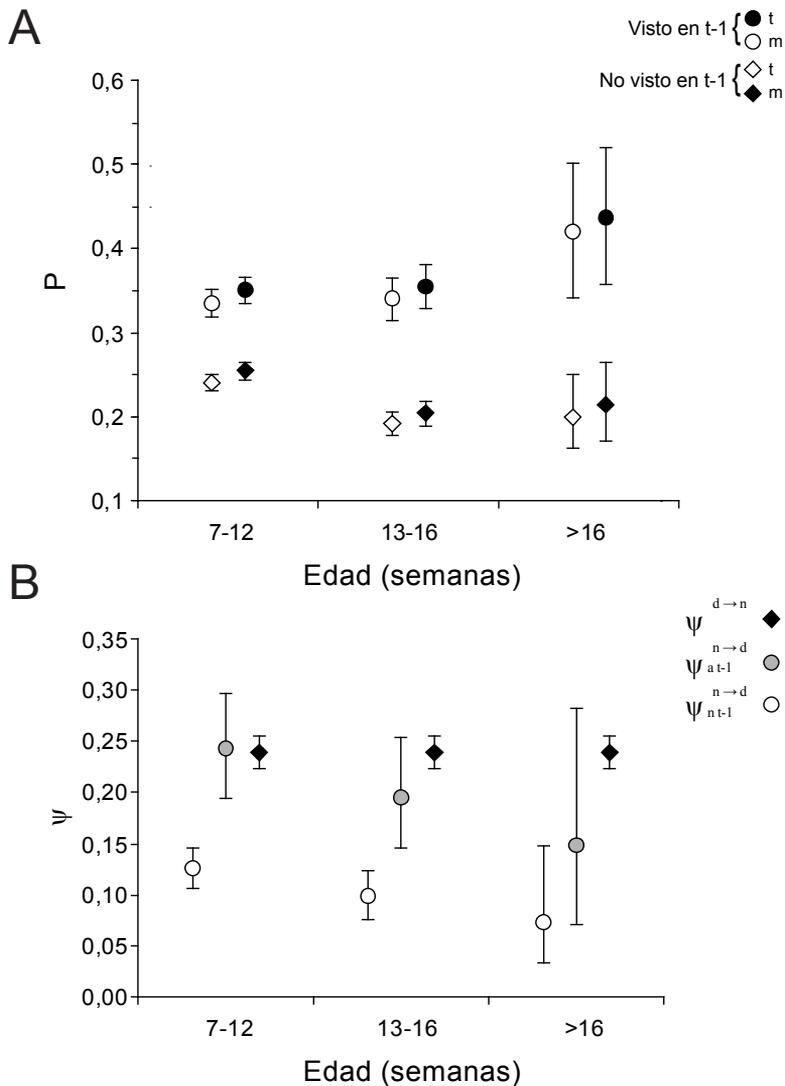
		$\Psi^{d \rightarrow n}$			
		.	a t-1	e	a t-1+e
$\Psi^{n \rightarrow d}$	.	30658,8 (12)	30660,7 (13)	30662,7 (14)	30664,6 (15)
	a t-1	30645,3 (13)	30647,3 (14)	30649,2 (15)	30651,1 (16)
	e	30656,4 (14)	30658,3 (15)	30660,3 (16)	30662,2 (17)
	a t-1+e	<b>30642,7 (15)</b>	30644,7 (16)	30646,6 (17)	30648,6 (18)

m: habituación a la trampa, e: edad del pollo (categórica), a t-1: pollo alimentado en la ocasión previa, +: efecto aditivo, .: constante.

El modelo que consideró constante la probabilidad de que el pollo permaneciera en la colonia (S) fue peor que si incluía el efecto de la edad del pollo ( $\Delta AICc=89,5$ ). La probabilidad de permanencia diaria de los pollos disminuyó con la edad (7 – 12 semanas: 0,971 [I.C. 95% 0,966 – 0,975]; 13 – 16 semanas: 0,923 [0,912 – 0,933]; >16 semanas: 0,916 [0,872 – 0,946]).

### Probabilidad de aprovisionamiento

La probabilidad de que los pollos fueran cebados de noche y de día dependió de factores distintos (tabla 5.2, figura 5.2B). El modelo más explicativo indica que la probabilidad de que un pollo fuera cebado por el día fue mayor cuando el pollo recibió una ceba durante la noche previa (efecto aditivo,  $\beta_{noche} = -0,804$  [e.s. 0,198]) y disminuyó con su edad (no cebados la noche previa, 7 – 12 semanas: 0,125 [I.C. 95% 0,106 – 0,146], 13 – 16 semanas: 0,097 [0,076 – 0,124], >16 semanas: 0,072 [0,034 – 0,147]; cebados la noche previa; 7 – 12 semanas: 0,242 [0,194 – 0,298]; 13 – 16 semanas: 0,194 [0,147 – 0,253]; >16 semanas:



**Figura 5.2. (A)** Efecto de la edad, el período de observación (mañana o tarde) y el avistamiento en la ocasión inmediatamente anterior (t-1) sobre las probabilidades ( $\pm$ I.C. 95%) de recaptura (P) de los pollos marcados. **(B)** Probabilidades ( $\pm$ I.C. 95%) de que los pollos fueran cebados durante la noche independientemente de si fueron cebados o no durante la tarde previa ( $\Psi^{d \rightarrow n}$ ) y de que fueran cebados durante la tarde dependiendo de si recibieron ( $\Psi^{n \rightarrow d}_{a-t-1}$ ) o no ( $\Psi^{n \rightarrow d}_{n-t-1}$ ) una ceba durante la noche previa.

0,147 [0,071 – 0,282]). Por el contrario, la probabilidad de que los pollos fueran alimentados de noche fue independiente de su edad y de si recibieron una ceba previa durante el día (0,239 [0,223 – 0,256]).

**Tabla 5.3. Resultado del promedio de modelos para la probabilidad de que el buche de los pollos estuvieran completamente llenos tras la ceba y para la duración de las cebas en función de variables explicativas (ver Métodos).**

Variable dependiente	Variable explicativa <sup>1</sup>	$\beta$	<i>e.s.</i>	<i>e.s. aj.</i>	<i>z</i>	<i>P</i>
Tamaño del buche <sup>2</sup>	cte.	-0,015	1,305	1,311	0,011	0,991
	año [2001]	-0,882	0,535	0,539	1,637	0,102
	E	-0,309	0,099	0,100	3,101	0,002
	m/t [t]	-1,969	1,524	1,529	1,288	0,198
	Dc	0,388	0,137	0,137	2,826	0,005
	E* m/t [t]	0,249	0,163	0,164	1,514	0,130
Duración de la ceba <sup>3</sup>	cte.	1,613	0,207	0,208	7,758	<0,001
	ln(E)	0,382	0,134	0,134	2,845	0,004
	m/t [t]	0,549	0,288	0,290	1,894	0,058
	ln(E)* m/t [t]	-0,321	0,146	0,147	2,176	0,030
	sexo[m]	-0,047	0,159	0,159	0,295	0,768
	ln(E)* sexo [m]	-0,220	0,142	0,143	1,537	0,124

<sup>1</sup> año: año de observación, Dc: duración de la ceba (min), m/t: mañana-tarde, E: edad del pollo (semanas), sexo: sexo del adulto (m: macho). Las variables indicadas con mayúscula son continuas.

<sup>2</sup> variable binaria

<sup>3</sup> variable continua

+: efecto aditivo, \*:interacción.

### Duración de las cebas

Los modelos del tamaño del buche tras la ceba y la duración de la ceba con valores de  $\Delta AIC < 2$  se presentan en el Anexo VII. En el caso de la probabilidad de que los pollos presentaran el buche completamente lleno (b3) tras la ceba (tabla 5.3), todos los modelos seleccionados

incluyeron la duración de la ceba ( $D_c$ ) y la edad del pollo ( $E$ ), y además fueron los únicos parámetros con coeficientes promediados significativos ( $\beta_{D_c}=0,388$  [e.s ajustado:0,137] y  $\beta_E=-0,309$  [0,100], respectivamente). La probabilidad de que los pollos presentasen el buche lleno tras un episodio de aprovisionamiento aumentó con la duración de la ceba y disminuyó con la edad del pollo (figura 5.3), lo que indica que la capacidad de almacenamiento del buche del pollo incrementó con la edad. Respecto a la duración de las cebas, el  $\ln(E)$  se incluyó como variable explicativa en los seis modelos seleccionados y en cuatro de ellos el factor  $m/t$  y las interacciones  $\ln(E)*m/t$  y  $\text{sexo}*m/t$ . No obstante, los coeficientes promediados más significativos fueron los de la interacción  $\ln(E)*m/t$  ( $\beta_{\ln(E)*m/t [t]}=-0,321$  [0,147]) (tabla 5.3). Este modelo indicó que la duración de las cebas proporcionadas por la mañana se ajustaron a la edad de los pollos mientras que por la tarde no existió tal regulación (figura 5.4). La duración de las cebas proporcionadas durante la mañana determinó que el buche de los pollos se llenara tras las cebas con una probabilidad  $>0,5$ , independientemente de su edad (figura 5.4). Por el contrario, las cebas recibidas por la tarde no fueron suficientes para llenar por completo el buche de los pollos con más de 8 semanas de edad.

### Discusión

Los resultados del presente estudio sugieren que los flamencos mantuvieron un nivel fijo de esfuerzo parental respecto a los desplazamientos entre la colonia y las áreas de alimentación durante el período de cría del pollo. Además, la cantidad de reservas acumuladas por los padres en cada desplazamiento a las zonas de alimentación debió ser relativamente constante, ya que la probabilidad de proporcionar cebas suplementarias disminuyó cuando los pollos aumentaron su capacidad para ingerir alimento. No obstante, la alimentación de los pollos mediante secreciones provenientes de reservas endógenas permitió transferir gran cantidad de alimento, altamente nutritivo y fácilmente asimilable en cada visita a la colonia (Rendón et al. 2012). Esta característica debe permitir

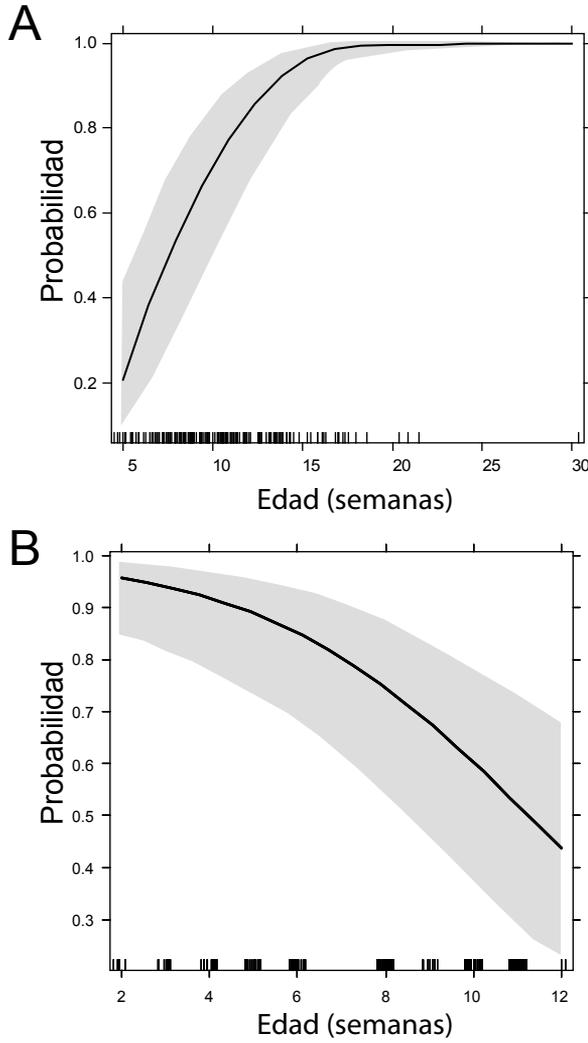
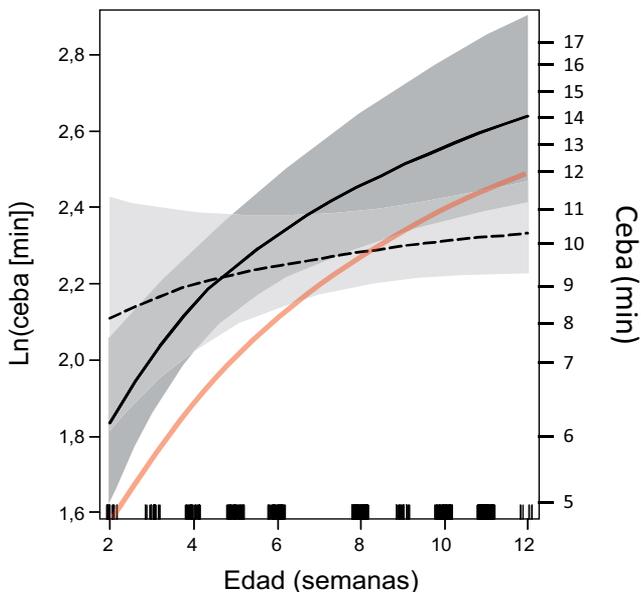


Figura 5.3. Probabilidades ( $\pm$ I.C. 95%) de que los pollos de flamenco presentaran el buche lleno al final de una ceba en función de (A) la duración de ésta y (B) la edad del pollo. Las líneas sobre el eje de abscisas indican el número de observaciones.



**Figura 5.4.** Duración de las cebas ( $\pm$ I.C. 95%) en función de la edad de los pollos durante la mañana (línea continua) y la tarde (línea discontinua). La línea roja indica para cada edad la duración de la ceba por encima de la cual la probabilidad de que el buche se llenara por completo tras la ceba fue  $>0,5$ . Las líneas sobre el eje de abscisas indican el número de observaciones.

a los flamencos explotar exclusivamente los recursos de humedales distantes al sitio de nidificación, a diferencia de la mayoría de las aves que presentan más restricciones para transportar alimento a sus pollos (p. ej. Weimerskirch 1998).

### *Detección de los pollos*

La probabilidad de observar a un pollo marcado fue mayor a primera hora de la mañana que al atardecer. Esto pudo deberse a diferencias en el esfuerzo de muestreo, ya que las observaciones duraron una hora más por la mañana. La probabilidad de detección también estuvo condicionada por la edad de los pollos, siendo los de mayor edad los que tuvieron mayor

probabilidad de ser observados. Esto se debió a que a medida que los pollos crecieron ocuparon zonas más próximas a la orilla, aumentando su detectabilidad respecto a pollos más pequeños que quedaron relegados a zonas más alejadas. Además, la probabilidad de observar un pollo marcado fue mayor cuando fue visto con anterioridad, lo que pudo deberse a que algunos pollos tuvieron preferencia por ocupar zonas donde resultó más fácil su avistamiento. Los pollos que no fueron observados en ocasiones anteriores presentaron una menor probabilidad de detección pero, al contrario que los pollos más fieles, la probabilidad de detección fue mayor en los pollos de menor edad. Esta diferencia pudo deberse a que los pollos más pequeños se vieron obligados a cambiar las zonas que ocupan dentro del área inundada, posiblemente al ser desplazados por otros de mayor edad. Patrones de exclusión competitiva se han observado en flamencos adultos, donde los individuos de mayor tamaño desplazan a otros más pequeños en las zonas de alimentación (Bildstein et al. 1991, Smith y Baldassarre 1992).

#### *Frecuencia de aprovisionamiento y movimientos de los reproductores*

Nuestros resultados han permitido determinar la frecuencia de las cebas proporcionadas durante la noche por adultos que llegaron desde las áreas de alimentación. Estos patrones podrían reflejar la frecuencia de los desplazamientos de los adultos entre la colonia y las zonas de alimentación. No obstante, la estimación de la frecuencia de los desplazamientos de los reproductores a través de la frecuencia de aprovisionamiento de los pollos puede llevar a conclusiones erróneas si se desconocen los patrones de movimientos de los adultos (Weimerskirch 1997, Granadeiro et al. 1999). En un estudio previo mediante observaciones en el sitio de nidificación de adultos marcados individualmente (Rendón et al. 2014), se encontró que los períodos continuos de permanencia en las áreas de alimentación fueron de 7,5 días para las hembras y 9,2 días para los machos, lo que resulta en una estancia media de 8,4 días para ambos sexos. A partir de los resultados del presente estudio se infiere que la frecuencia de aprovisionamiento

media de los pollos fue de  $\sim 4$  días, ( $1/\Psi^{d \rightarrow n}$  [0,24]) lo que sugiere una la duración de la estancia media de cada adulto en las áreas de alimentación de  $\sim 7$  días. La coincidencia entre ambas estimaciones indica que ambos procedimientos son adecuados para estimar la frecuencia de los desplazamientos de los reproductores entre las áreas de alimentación y la colonia. Nuestras estimaciones son similares a las determinadas mediante transmisores satelitales (6,9 días, Amat et al. 2005). En consecuencia, se pueden inferir con precisión los movimientos de los padres a partir de la frecuencia aprovisionamiento durante la noche, tal y como habían sugerido previamente en otros estudios (Amat et al. 2007, Rendón et al. 2012).

La falta de relación de la frecuencia de aprovisionamiento durante la noche con la edad de los pollos sugiere que la duración de las estancias en las áreas de alimentación debió estar condicionada por las necesidades nutricionales de los adultos para reponer su condición corporal y producir secreciones antes que con alimentar a los pollos. En aves con patrones bimodales de aprovisionamiento la realización de vuelos a larga distancia es independiente de los requerimientos de los pollos y sólo se realizan si disminuye la condición de los padres (Weimerskirch 1998, Wemerrskirch et al. 1999). Esta estrategia acontece cuando los parches donde los adultos pueden optimizar la obtención de recursos para mejorar su propia condición están distantes de las colonias de cría (Baudini 2002, Ydenberg y Davies 2010, Welcker et al. 2012). Aunque se ha sugerido que los flamencos pueden realizar desplazamientos  $>500$  km en un solo vuelo (Brown 1975, Simmons 2000), las restricciones impuestas por los costes energéticos de la reproducción limitarían el rango de distancias en el que los flamencos pueden alimentarse durante la cría de los pollos (Amat et al. 2005). Los flamencos se desplazan de forma directa desde la colonia hasta las zonas de alimentación, probablemente debido a que los humedales que explotan durante la cría de los pollos son altamente predecibles. En los desplazamientos usan el vuelo activo y no de planeo como hacen otras aves que usan parches de alimentación distantes de los sitios de cría (Bruderer y Boldt 2001). La predictibilidad de los humedales probablemente

favorece la fidelidad a los mismos por los flamencos durante el período de aprovisionamiento (véase Amat et al. 2005), lo que debe disminuir los costes energéticos de los desplazamientos tanto por la disminución de los costes de los movimientos como por las ventajas que debe conferir el conocimiento previo de las zonas de forrajeo (Arthur et al. 2015). El hecho de que los únicos humedales disponibles para alimentarse durante la fase final de la cría de los pollos se encuentren distantes de la colonia debe restringir la capacidad de los adultos para regular la frecuencia de los desplazamientos en función de los requerimientos de los pollos, de forma que sólo se acometería un nuevo desplazamiento desde las áreas de alimentación a la colonia cuando la condición de los adultos se hubiese restablecido y sus reservas fueran suficientes para producir secreciones con que alimentar a los pollos. La prolongación de los períodos de alimentación podría incrementar la cantidad de energía almacenada por los reproductores y con ello la producción de secreciones, pero también determinaría un aumento en la duración de los períodos de ayuno de los pollos (Amat et al. 2007). Por el contrario, el aumento de la frecuencia de las cebas no debe ser energéticamente sostenible para los adultos debido a los altos costes derivados del vuelo activo que desarrollan los flamencos en sus desplazamientos, a veces con vientos de pico relativamente fuertes, en relación a la energía obtenida en las áreas de alimentación (Hedenstrom 1993).

A diferencia de las aves, las hembras de mamíferos pueden acumular reservas que posteriormente son transferidas a sus crías a través de la leche, por lo que pueden proporcionar una mayor cantidad de alimento cada episodio de aprovisionamiento. Por ejemplo, en otáridos períodos más prolongados destinados a la alimentación de la madre pueden compensarse permaneciendo en la colonia más tiempo amamantando a la cría (Boyd 1999). Esta estrategia debe permitir que el tiempo y la distancia a la que pueden alimentarse los mamíferos estén menos limitados que en las aves, las cuales suelen presentar restricciones físicas para transportar alimento. El tamaño y los costes del vuelo deben restringir la cantidad de reservas acumuladas por los flamencos, impidiéndoles compensar

periodos prolongados de ayuno de los pollos con un aumento de la cantidad de alimento proporcionada en cada visita a la colonia. No obstante, la capacidad de los flamencos de alimentar a los pollos mediante secreciones les permite proporcionar una cantidad de alimento abundante en cada visita a la colonia y, por lo tanto, explotar parches distantes durante la cría de los pollos, a diferencia de otras especies de aves que requieren, además, áreas de alimentación próximas a los sitios de cría para incrementar la tasa de aprovisionamiento a los pollos (Weimerskirch 1998, Wemerrskirch et al. 1999).

Los pollos de flamenco realizan peticiones de alimento antes y después de recibir las cebas (datos propios inéditos). Estos comportamientos se han relacionado con la comunicación del estado nutricional de los pollos que permite a los padres tomar decisiones respecto a la regulación del aprovisionamiento (Moreno et al. 1998). No obstante, la regulación de la frecuencia de aprovisionamiento puede verse dificultada debido a la alternancia de ambos miembros de la pareja en la alimentación del pollo. Los requerimientos de los pollos pueden cambiar entre dos visitas consecutivas de un mismo progenitor si el otro aprovisiona al pollo en ese intervalo (Ricklefs 1987, 1992). En estas situaciones parece que los progenitores desarrollan patrones de aprovisionamiento que atienden más a ritmos intrínsecos de los adultos que a los requerimientos de los pollos (Ricklefs 1992, Hamer y Hill 1993). Nuestros resultados sostienen esta hipótesis, ya que la probabilidad de que un adulto regresase de las áreas de alimentación para alimentar a su pollo fue independiente de que éste hubiera recibido previamente una ceba suplementaria.

### *Aprovisionamiento de alimento a los pollos*

Una vez que los adultos regresan a la colonia desde las zonas de alimentación proporcionan una ceba a sus pollos. Los pollos son alimentados durante la noche, conforme los adultos llegan a la colonia (Rendón-Martos et al. 2000) y las cebas se prolongan durante las primeras horas de la mañana hasta que la actividad de los flamencos adultos cesa

en el sitio de la guardería de pollos (Rendón-Martos 1996). Los adultos suelen permanecer en la colonia durante un día (Rendón et al. 2014), lo que les permitiría producir nuevas secreciones ese mismo día. Nuestros resultados indican que la probabilidad de que un pollo reciba una ceba suplementaria antes de que el adulto abandonara la colonia fue más probable si ya había sido alimentado la noche previa. Esto es debido a que los mismos adultos que llegan desde las áreas de alimentación deben cebar a los pollos tanto al llegar a la colonia como antes de abandonarla (Rendón-Martos et al. 2000). La probabilidad de que un adulto ceba a un pollo por la tarde fue menor cuando el pollo no fue cebado por la mañana. Que un pollo sólo sea alimentado por la tarde puede indicar que el adulto ha permanecido más de un día en la laguna (véase Rendón et al. 2014).

A diferencia de las cebas proporcionadas por la noche, la probabilidad de que un pollo fuera cebado durante la tarde disminuyó y fue más variable al aumentar su edad. Mientras que tras uno de cada cuatro aprovisionamientos nocturnos se proporcionó una ceba complementaria por la tarde cuando el pollo tuvo 7 – 12 semanas, sólo en uno de cada 16 aprovisionamientos nocturnos un pollo con >16 semanas de edad fue alimentado además por la tarde. El rango de edades analizado fue incompleto, y sólo se pudo estudiar parte del desarrollo de los pollos previo a su edad potencial de emancipación. La clase de menor edad registrada (7 – 12 semanas) correspondió con un estadio de desarrollo con una elevada tasa de crecimiento (Anexo VI). La frecuencia de las cebas adicionales disminuyó conforme los pollos adquirieron la capacidad de alimentarse y volar. Este patrón de aprovisionamiento podría interpretarse como una regulación de las cebas suplementarias respecto a los requerimientos energéticos de los pollos, que determinaría una mayor tasa de aprovisionamiento a los pollos más pequeños y con mayor demanda energética y la reducción del cuidado parental conforme los pollos adquieren la capacidad de independizarse. Sin embargo, la disponibilidad de alimento en la laguna fue muy escasa durante el período de cría, por lo que los pollos no podrían cubrir sus necesidades alimentarias alimentándose por sí mismos. En este sentido, tampoco se observó que los pollos abandonaran la colonia para

alimentarse en humedales próximos al sitio de nidificación.

Como se indicó anteriormente, la probabilidad de aprovisionamiento y, por lo tanto, los desplazamientos de los adultos desde las zonas de alimentación, no dependió de la edad de los pollos, e incluso los adultos continuaron visitando el sitio de cría más allá de la edad de emancipación potencial de los pollos, por lo que no parece que los adultos disminuyeran drásticamente el esfuerzo parental al aumentar la edad de los pollos. Una explicación alternativa a la disminución de la frecuencia de cebas suplementarias conforme los pollos crecieron pudo ser el incremento en la capacidad de éstos para almacenar alimento en sus buches conforme crecen. Los adultos probablemente aprovisionen durante la noche a los pollos con la mayor cantidad de alimento que pueden almacenar y dicha cantidad aumenta con la edad de los pollos, como indica la duración de las cebas registradas durante la mañana (ver también Cézilly et al. 1994). Por el contrario, la duración de las cebas registradas durante la tarde fue independiente de la edad de los pollos. Además, las cebas suplementarias fueron insuficientes para llenar por completo el buche de pollos con >8 semanas de edad. Nuestros resultados sugieren que, debido a que la duración de las estancias de los reproductores en las zonas de alimentación fueron relativamente constantes y, por lo tanto, la cantidad de reservas acumuladas para alimentar a los pollos, los adultos podrían repartir una cantidad fija de alimento entre una ceba nocturna y otra suplementaria por la tarde. El dar una sola ceba y además otra suplementaria dependería de la edad de los pollos, cuya capacidad de almacenamiento en sus buches es más limitada en cuanto a cantidad de alimento en pollos de menor edad.

La falta de regulación de la duración de las cebas suplementarias sugiere que la producción de secreciones mientras el adulto se encontraba en la colonia debió estar limitada por las reservas del adulto y/o por el tiempo transcurrido desde la última ceba. Los adultos pueden proporcionar >350 g de secreciones durante cada ceba (Amat et al. 2007, Rendón et al. 2012), lo que puede suponer una pérdida importante de reservas y agua, principalmente para las hembras que presentan un menor tamaño corporal.

El peso de los machos es de ~3600 g mientras que el la hembras es de ~2500 g (Gallet 1949), por lo que las cebas podría suponer una pérdida de peso del 10% y 14%, respectivamente. Tras las cebas nocturnas los reproductores se alimentaron y bebieron en zonas inundadas de la laguna, aunque este comportamiento se registró principalmente en hembras (Rendón et al. 2014).

Cézilly et al. (1994) determinaron en Camarga (Francia) que la duración de las cebas sólo incrementaba significativamente con la edad de los pollos cuando cebaban los machos, pero no las hembras. Las diferencias entre ambos estudios pueden radicar en que en el caso de Cézilly et al. (1994) no se hubieran distinguido entre cebas de adultos recién llegados de la colonia y cebas suplementarias. No obstante, para una misma especie, los patrones de aprovisionamiento difieren en función de la distribución de los recursos (Granadeiro et al. 1998), por lo que los patrones de aprovisionamiento por los flamencos en Camarga podrían ser diferentes de los observados en Fuente de Piedra porque en Camarga las zonas de alimentación se encuentran próximas a la zona de cría (Johnson y Cézilly 2007).

### *Patrones de aprovisionamiento y emancipación de los pollos*

A pesar de que al final del período de estudio los pollos pudieron volar y alimentarse por sí mismos, la elevada probabilidad de observación diaria para las tres categorías ( $>0,9$ ) sugiere un alto grado de permanencia en la colonia. La capacidad de los pollos para dispersarse depende de su condición corporal (Barbraud et al. 2003). La condición corporal de los pollos en 2003 fue buena (Rendón et al. 2012), por lo que su permanencia en la colonia no debió ser consecuencia de la incapacidad para acometer desplazamientos a otros humedales. Nuestros resultados indican que mientras los pollos permanecieron en la colonia los padres continuaron regresando de las áreas de alimentación para alimentarlos, por lo que los adultos no debieron inducir la emancipación de los pollos reduciendo la frecuencia de las cebas. Probablemente, la menor disponibilidad de

alimento respecto a los requerimiento de los pollos y la expectativa de encontrar fuentes de alimento que cubran sus requerimientos nutricionales pudo inducir a los pollos a abandonar la colonia, y no el abandono de los padres. La prolongación del cuidado parental debe aumentar las probabilidades de supervivencia de los pollos (p. ej. Sunde 2008, Tarwater y Brawn 2010), si bien los reproductores de mayor edad son más propensos a extender el cuidado de los pollos más allá de la edad potencial de independencia (Rendón et al. 2014).

Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que los flamencos desarrollaron un esfuerzo parental fijo respecto a los desplazamientos entre la colonia y las áreas de alimentación durante la cría de los pollos. En aves marinas longevas que explotan parches de alimento distantes de los sitios de cría los patrones de aprovisionamiento se ajustan a los requerimientos de los pollos cuando la disponibilidad de alimento es abundante (Weimerskirch et al. 2001, Pinaud et al. 2005, Jodice et al. 2006). En aves que habitan humedales continentales y que deben alimentarse lejos de los sitios de cría (Pyrovetsi 1989, Pyrovetsi y Economidis 1998), los patrones de aprovisionamiento también varían con la abundancia y distribución del alimento. Por ejemplo, el pelícano blanco americano (*Pelecanus erythrorhynchos*), que puede alimentarse en humedales que distan hasta 600 km de la colonia, la disminución del nivel de agua condiciona desplazamientos de forrajeo más largos y prolongados que aumentan la tasa de abandono de los pollos (Johnson y Sloan 1978). En el flamenco, los patrones de esfuerzo parental varían anualmente (Amat et al. 2005, Rendón et al. 2009, Rendón et al. 2012), probablemente debido a la variación en la disponibilidad de alimento en los humedales temporales (Cézilly et al. 1995, Béchet y Johnson 2008). No obstante, queda aun por determinar hasta qué punto la variación temporal en la disponibilidad de alimento afecta al reparto de recursos entre diferentes tramos vitales (supervivencia, reproducción y crecimiento) en esta especie longeva (Boggs 1992).

### ***Bibliografía***

- Allen, R.P. 1956. *The Flamingos: Their Life History and Survival*. Research Report 5 of the National Audubon Society. National Audubon Society, New York.
- Amat, J.A. y Masero, J.A. 2004. How Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 56: 26-33.
- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Biol. Cons.*, 125: 183-192.
- Amat, J.A., Hortas, F., Arroyo, G.M., Rendón, M.A., Ramírez, J.M., Rendón-Martos, M., Pérez-Hurtado, A. y Garrido, A. 2007. Interannual variations in feeding frequencies and food quality of greater flamingo chicks (*Phoenicopterus roseus*): evidence from plasma chemistry and effects on body condition. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.*, 147: 569-576.
- Arnould, J., Boyd, I., Rawlins, D. y Hindell, M. 2001. Variation in maternal provisioning by lactating Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*): response to experimental manipulation in pup demand. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50: 461-466.
- Arthur, B., Hindell, M., Bester, M., Trathan, P., Jonsen, I., Staniland, I. y Lea, M.A. 2015. Return customers: foraging site fidelity and the effect of environmental variability in wide-ranging Antarctic fur seals. *PLoS ONE*, 10(3), e0120888.
- Baduini, C.L. 2002. Parental provisioning patterns of wedge-tailed shearwaters and their relation to chick body condition. *Condor*, 104: 823-831.
- Baduini, C.L. y Hyrenbach, K.D. 2003. Biogeography of procellariiform foraging strategies: does ocean productivity influence provisioning. *Mar. Ornithol.*, 31: 101-112.
- Barbraud, C., Johnson, A.R. y Bertault, G. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *J. Anim. Ecol.*, 72: 246-257.

- Barton, K. 2012. *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.1.7. <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S. 2013. *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1.7. <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>.
- Béchet, A. y Johnson, A.R. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhône delta, southern France). *Ibis*, 150: 69-79.
- Bertram, D. F., Welham, C.V. y Ydenberg, R.C. 1996. Flexible effort in breeding seabirds: adjustment of provisioning according to nestling age and mass. *Can. J. Zool.*, 74: 1876-1881.
- Bildstein, K.L., Frederick, P.C. y Spalding, M.G. 1991. Feeding patterns and aggressive behavior in juvenile and adult American flamingos. *Condor*, 93: 916-925.
- Boggs, C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Funct. Ecol.*, 6: 508-518.
- Boyd, I.L. 1998. Time and energy constraints in pinniped lactation. *Amer. Nat.*, 152: 717-728.
- Boyd, I.L. 1999. Foraging and provisioning in Antarctic fur seals interannual variability in time-energy budgets. *Behav. Ecol.*, 10: 198-208.
- Brown, L.H. 1975. East Africa. - En: J. Kear y N. Duplaix-Hall (eds.). *Flamingos*. T. & A.D. Poyser, Berkhamsted, pp. 38-48.
- Bruderer, B. y Boldt, A. 2001. Flight characteristics of birds: I. Radar measurements of speeds. *Ibis*, 143: 178-204.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. *Model selection and Inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed.* Springer, New York.
- Cairns, D.K. 1987. The ecology and energetics of chick provisioning by Black Guillemots. *Condor*, 89: 627-635.
- Cézilly, F., Tourenq, C. y Johnson, A.R. 1994. Variation in parental care with offspring age in the greater flamingo. *Condor*, 96: 809-812.
- Cézilly, F., Boy, V., Green, R. E., Hirons, G.J. y Johnson, A.R. 1995.

- Interannual variation in greater flamingo breeding success in relation to water levels. *Ecology*, 76: 20-26.
- Chaurand, T. y Weimerskirch, H. 1994. The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *J. Anim. Ecol.*, 63: 275-282.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., y Jouventin, P. 1995. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, 76: 2240-2246.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R., Gimenez, O. y Lebreton, J.D. 2005. *U-CARE 2.2 User's Manual*. CEFE, Montpellier. <http://www.cefe.cnrs.fr/biom/en/software.htm>
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Congdon, B.C., Krockenberger, A.K. y Smithers, B.V. 2005. Dual-foraging and coordinated provisioning in a tropical Procellariiform, the wedge-tailed shearwater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 301: 293-301.
- Dunn, E.H. 1975. Caloric intake of nestling double-crested cormorants. *Auk*, 92: 553-565.
- Dunn, E.H. 1980. On the variability in energy allocation of nestling birds. *Auk*, 97: 19-27.
- Drent, R.H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Emms, S.K. y Verbeek, N.A. 1991. Brood size, food provisioning and chick growth in the Pigeon Guillemot *Cephus columba*. *Condor*, 93: 943-951.
- Erikstad, K.E., Sandvik, H., Fauchald, P. y Tveraa, T. 2009. Short-and long-term consequences of reproductive decisions: an experimental study in the puffin. *Ecology*, 90: 3197-3208.
- Erikstad, K.E., Asheim, M., Fauchald, P., Dahlhaug, L., Tveraa, T. y Dahlhaug, P. 1997. Adjustment of parental effort in the puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 40: 95-100.

- Gallet, E. 1949. *Les Flamants Roses de Camargue*. Payot. Lausanne.
- Golet, G.H., Irons, D.B. y Estes, J.A. 1998. Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes. *J. Anim. Ecol.*, 67: 827-841.
- Granadeiro, J.P., Burns, M.D. y Furness, R.W. 1999. Food provisioning to nestling shearwaters: why parental behaviour should be monitored? *Anim. Behav.*, 57: 663-671.
- Granadeiro, J.P., Nunes, M., Silva, M.C. y Furness, R.W. 1998. Flexible foraging strategy of Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, during the chick-rearing period. *Anim. Behav.*, 56: 1169-1176.
- Hamer, K.C. y Hill, J.K. 1993. Variation and regulation of meal size and feeding frequency in Cory's shearwater *Calonectris diomedea*. *J. Anim. Ecol.*, 62: 441-450.
- Hedd, A., Gales, R. y Brothers, N. 2002. Provisioning and growth rates of shy albatrosses at Albatross Island, Tasmania. *Condor*, 104: 12-29.
- Hedenstrom, A. 1993. Migration by soaring or flapping flight in birds: the relative importance of energy cost and speed. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 342: 353-361.
- Jodice, P.G., Roby, D.D., Suryan, R.M., Irons, D.B., Turco, K.R., Brown, E.D. y Visser, G. 2006. Increased energy expenditure by a seabird in response to higher food abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 306: 283-293.
- Johnsen, I., Erikstad, K.E. y Sæther, B.E. 1994. Regulation of parental investment in a long-lived seabird, the puffin *Fratercula arctica*: an experiment. *Oikos*, 71: 273-278.
- Johnson, J. y Cezilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T. & A.D. Poyser, London.
- Johnson, R.F. y Sloan, N.F. 1978. White Pelican production and survival of young at Chase lake national Wildlife refuge, north dakota. *Wilson bull.*, 90: 346-352.
- Moreno, J., Amat, J. A. y Carrascal, L. M. 1998. Determinants of feeding chases in the chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica*. *Emu*, 98: 192-196.
- Navarro, R.A. 1992. Body composition, fat reserves, and fasting capability

- of Cape Gannet chicks. *Wilson bull.*, 104: 644-655.
- Navarro, J. y González-Solís, J. 2009. Environmental determinants of foraging strategies in Cory's shearwaters *Calonectris diomedea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 378: 259-267.
- Ochi, D., Oka, N. y Watanuki, Y. 2010. Foraging trip decisions by the streaked shearwater *Calonectris leucomelas* depend on both parental and chick state. *J. Ethol.*, 28: 313-321.
- Oftedal, O.T., Boness, D.J. y Tedman, R.A. 1987. The behavior, physiology, and anatomy of lactation in the pinnipedia. *Curr. mammal.*, 1: 175-245.
- Orians, G.H. y Pearson, N.E. 1979. On the theory of central place foraging. - En: D.J. Horn, R.D. Mitchell y G.R. Stairs (eds.). *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus, pp. 155-177
- Pinaud, D., Cherel, Y. y Weimerskirch, H. 2005. Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 298: 295-304.
- Pyrovetsi, M. 1989. Foraging trips of white pelicans (*Pelecanus onocrotalus*) breeding on Lake Mikri Prespa, Greece. *Colon. Waterbird.*, 12: 43-50.
- Pyrovetsi, M.D. y Economidis, P.S. 1998. The diet of dalmatian pelicans (*Pelecanus crispus*) breeding at lake mikriprespa national park, Greece. *Israel J. Zool.*, 44: 9-17.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. - En: J.D. Lebreton y P.M. North (eds.). *Marked Individuals in the Study of Bird Population*. Birkhäuser-Verlag, Basel, pp. 29-37.
- Pradel, R., Gimenez, O. y Lebreton, J.D. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Anim. Biodivers. Conserv.*, 28: 189-204.
- Pradel, R., Rioux, N., Tamisier, A. y Lebreton, J.D. 1997. Individual turnover among wintering teal in Camargue: a mark-recapture study. *J. Wildl. Manage.*, 61: 816-821.

- R Core Team. 2014. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Amat, J.A. y Rendón-Martos, M. 2009. Monitoring of Greater Flamingo colonies: some proposals for measuring and interpreting results. *Flamingo*, 1: 62-75.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Rendón-Martos, M., Ramírez, J.M. y Amat, J.A. 2014. Assessing sex-related chick provisioning in greater flamingo *Phoenicopterus roseus* parents using capture-recapture models. *J. Anim. Ecol.*, 83: 479-490.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Guerrero, J.C., Rendón-Martos, M. y Amat, J.A. 2012. Crop size as an index of chick provisioning in the Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus*. *Ibis*, 154: 379-388.
- Rendón-Martos, M. 1996. *La laguna Fuente de Piedra en la dinámica de la población de flamencos (Phoenicopterus ruber roseus) del Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Amat, J.A. 2009. El flamenco común. M. - En: Máñez y M. Rendón-Martos (eds.). *El Morito, la Espátula y el Flamenco en España. Población en 2007 y Métodos de Censo*. SEO/BirdLife, Madrid, pp. 57-93.
- Rendón-Martos, M., Vargas, J.M., Rendón, M.A., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2000. Nocturnal movements of breeding greater flamingos in southern Spain. *Waterbirds*, 23: 9-19.
- Redondo, T. y Carranza, J. 1989. Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 369-378.
- Ricklefs, R.E. 1987. Response of adult Leach's Storm-Petrels to increased food demand at the nest. *Auk*, 104: 750-756.
- Ricklefs, R.E. 1992. The role of parent and chick in determining feeding rates in Leach's storm petrel. *Anim. Behav.*, 43: 895-906.
- Ricklefs, R.E. y White, S.C. 1981. Growth and energetics of chicks of the Sooty Tern (*Sterna fuscata*) and Common Tern (*Sterna hirundo*). *Auk*, 98: 361-378.

- Ricklefs, R.E., Day, C.H., Huntington, C.E. y Williams, J.B. 1985. Variability in feeding rate and meal size of Leach's Storm-petrel at Kent Island, New Brunswick. *J. Anim. Ecol.*, 54: 883-898.
- Robertson, G.S., Bolton, M. y Monaghan, P. 2015. Parental resource allocation among offspring varies with increasing brood age in Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Bird Study*, 65: 303-314.
- Sachs, E.B. y Jodice, P.G. 2009. Behavior of parent and nestling Brown Pelicans during early brood rearing. *Waterbirds*, 32: 276-281.
- Sæther, B.E., Andersen, R. y Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33: 147-150.
- Schmitz, R.A. y Baldassarre, G.A. 1992. Contest asymmetry and multiple bird conflicts during foraging among nonbreeding American flamingos in Yucatan, Mexico. *Condor*, 94: 254-259.
- Schwarz, C.J., Schweigert, J.F. y Arnason, A.N. 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics*, 49: 177-193.
- Simmons, R.E. 2000. Declines and movements of lesser flamingos in Africa. *Waterbirds*, 23: 40-46.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, New Jersey.
- Sunde, P. 2008. Parent-offspring conflict over duration of parental care and its consequences in tawny owls *Strix aluco*. *J. Avian Biol.*, 39: 242-246.
- Tarwater, C.E. y Brawn, J.D. 2010. The post-fledging period in a tropical bird: patterns of parental care and survival. *J. Avian Biol.*, 41: 479-487.
- Tveraa, T., Sæther, B.E., Aanes, R. y Erikstad, K.E. 1998. Regulation of food provisioning in the Antarctic petrel; the importance of parental body condition and chick body mass. *J. Anim. Ecol.*, 67: 699-704.
- Waugh S.M., Weimerskirch H., Cherel Y., Prince P.A. 2000. Contrasting strategies of provisioning and chick growth in two sympatrically breeding albatrosses at Campbell Island, New Zealand. *Condor*, 102: 804-813.

- Weimerskirch, H. 1998. How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant resource? Cyclic attendance, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J. Anim. Ecol.*, 67: 99-109.
- Weimerskirch, H. 1999. The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels. - En: N.J. Adams y R.H. Slotow (eds.). *Proceedings of the XXII International Ornithology Congress*. Birdlife South Africa, Johannesburg, pp. 1178-1189
- Weimerskirch, H., Fradet, G. y Cherel, Y. 1999. Natural and experimental changes in chick provisioning in a long-lived seabird, the Antarctic prion. *J. Avian Biol.*, 30: 165-174.
- Weimerskirch, H. Zimmermann, L. y Prince, P.A. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.*, 12: 22-30.
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Cuenot-Chaillet, F. y Ridoux, V. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*, 78: 2051-2063.
- Weimerskirch, H., Chastel, O., Ackermann, L., Chaurand, T., Cuenot-Chaillet, F., Hindermeyer, X. y Judas, J. 1994. Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Anim. Behav.*, 47: 472-476.
- Weimerskirch, H., Ancel, A., Caloin, M., Zahariev, A., Spagiari, J., Kersten, M. y Chastel, O. 2003. Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *J. Anim. Ecol.*, 72: 500-508.
- Welcker, J., Beiersdorf, A., Varpe, Ø. y Steen, H. 2012. Mass fluctuations suggest different functions of bimodal foraging trips in a central-place forager. *Behav. Ecol.*, 23: 1372-1378.
- White, G.C. y Burnham, K.P. 1999. Programme MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 120-139.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Amer. Naturalist*, 100: 687-690.
- Ydenberg, R. y Hurd, P. 1998. Simple models of feeding with time and energy constraints. *Behav. Ecol.*, 9: 49-53.

- Ydenberg R.C. y Davies, W.E. 2010. Resource geometry and provisioning routines. *Behav. Ecol.*, 21: 1170-1178.
- Ydenberg, R.C., Welham, C.V.J., Schmid-Hempel, R., Schmid-Hempel, P. y Beauchamp, G. 1994. Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behav. Ecol.*, 5: 28-34.
- Zweers, G., De Jong, F., Berkhoudt, H. y Vanden Berge, J.C. 1995. Filter feeding in flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *Condor*, 97: 297-324.

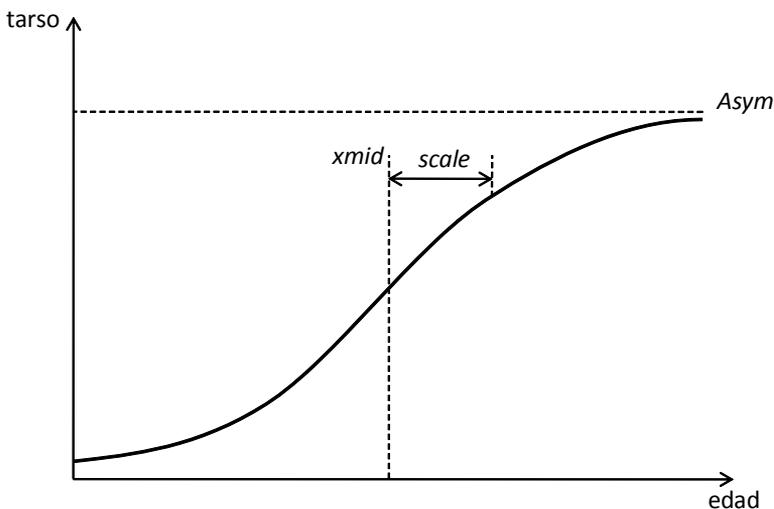
## Anexo VI

### Estimación de la edad de pollos de flamenco a partir de modelos de crecimiento

Se emplearon 382 mediciones de la longitud del tarso y la edad de 231 pollos (129 hembras y 103 machos) con edades comprendidas entre 40 y 202 días realizadas entre 1979 y 2009 en el zoológico de Basilea (A. Studer-Thiersch, datos inéditos). A cada individuo se le realizaron entre 1 y 6 medidas por año. Para determinar los patrones de crecimiento se aplicaron modelos no-lineales mixtos (Pinheiro y Bates 2000). Concretamente, se usó un modelo logístico con tres parámetros que proporcionó una descripción adecuada de la trayectoria de crecimiento del tarso frente a otros modelos (p. ej. modelo logístico con cuatro parámetros, Gomperts y Von Bertalanffy) comúnmente empleadas en la descripción de las trayectorias de crecimiento (Mineau et al. 1982). El modelo logístico se expresa como:

$$\text{tarso} = \frac{Asym}{1 + e^{\left(\frac{xmid - edad}{scale}\right)}}$$

donde  $Asym$  es el valor asintótico del tarso,  $xmid$  es el punto de inflexión de la curva (la edad a la que la longitud del tarso es  $Asym/2$ ) y  $scale$  es un parámetro de escala aplicado sobre la edad.



Debido a que se emplearon medidas repetidas para algunos individuos (datos longitudinales), se utilizó un modelo no-lineal mixto para incorporar la variabilidad entre sujetos incluyendo la identidad de los pollos como un efecto aleatorio y la edad y el sexo como factores fijos. Los análisis se realizaron con que paquete nlme del programa R (R. Development Core Team 2010).

Para calcular los modelos de crecimiento se realizaron en primer lugar modelos logísticos para machos y hembras sin incluir el factor aleatorio con el fin de obtener los parámetros iniciales del modelo.

Parámetro	Sexo	Coefficiente	<i>e.s.</i>
<i>Asym</i>	hembra	25,01	0,20
	macho	28,96	0,20
<i>xmid</i>	hembra	19,64	4,51
	macho	24,22	4,47
<i>scal</i>	hembra	25,93	2,95
	macho	26,19	2,94

Inicialmente se aplicaron factores aleatorios a los tres parámetros del modelo logístico. Sin embargo, debido a problemas de convergencia del modelo general, sólo se obtuvieron soluciones para modelos que incluían factores aleatorios para *xmid* y *scal* o un factor aleatorio por parámetro. Un modelo con un factor aleatorio para la asíntota fue el que presentó el menor valor de AIC.

Factor aleatorio	<i>g.l.</i>	AIC <sup>1</sup>
<i>xmid</i> + <i>scal</i>	10	1353,5
<i>Asym</i>	8	1294,2
<i>xmid</i>	8	1349,4
<i>scale</i>	8	1349,5

<sup>1</sup> método REML

La selección de los factores fijos muestra que los modelos que incluyeron el efecto del sexo sobre *Asym* fueron los más explicativos. La inclusión además del efecto del sexo sobre *xmid* o *scale* mejoró el ajuste del modelo. La diferencia de los valores de AIC entre ambos modelos <2,

pero se seleccionó el modelo que incluía el efecto del sexo sobre *Asym* y *xmid* por su mayor poder predictivo.

Parámetros			<i>g.l.</i>	AIC <sup>1</sup>
<i>Asym</i>	<i>xmid</i>	<i>scale</i>		
sexo	sexo	sexo	8	1302,1
.	sexo	sexo	7	1378,6
sexo	.	sexo	7	1301,2
sexo	sexo	.	7	1300,1
.	.	sexo	7	1426,6
.	sexo	.	6	1527,9
sexo	.	.	6	1304,6
.	.	.	6	1533,9

<sup>1</sup>método ML

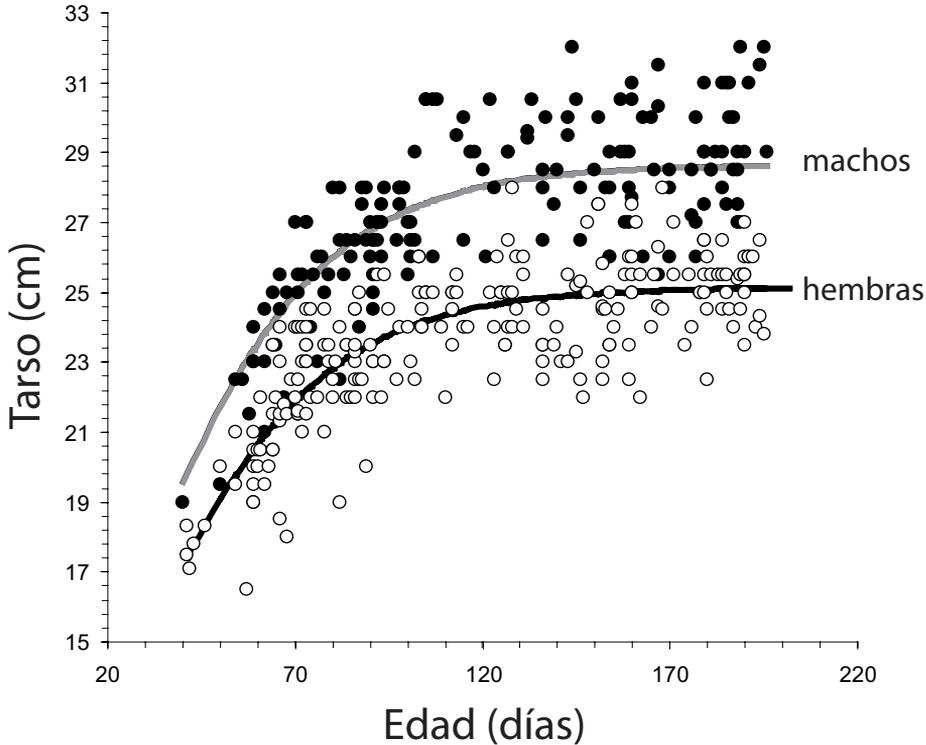
La inspección de los residuos del modelo seleccionado mostró que la variabilidad del tamaño del tarso aumentó con la edad de los pollos, por lo que se modelizó la varianza en función de la edad mejorando el modelo ( $\Delta AIC=3,7$ ). Los valores de los parámetros finales del modelo seleccionado fueron:

Parámetros	Factor	Coficiente	<i>e.s.</i>	<i>g.l.</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>Asym</i>	cte.	24,90	0,16	147	154,45	<0,001
	sexo (macho)	4,11	0,25	147	16,78	<0,001
<i>scal</i>	cte.	25,23	1,60	147	15,75	<0,001
	sexo (macho)	3,51	1,22	147	2,889	0,005
<i>xmid</i>	cte.	18,74	2,30	147	8,14	<0,001

Efecto aleatorio: *Asym*=1,183; error=0,154

El modelo seleccionado para la calibración del crecimiento de los pollos fue el siguiente:

$$\text{tarso (cm)} = \frac{24,9 + 4,11 * \text{sexo [macho]}}{1 + e^{\left(\frac{18,74 - \text{edad (días)}}{25,23 + 3,51 * \text{sexo [macho]}}\right)}}$$



El modelo indica que el tamaño asintótico difiere entre sexos. Durante el crecimiento, la longitud media del tarso de los machos estudiados se asintotizó en 29 cm mientras las hembras no superaron los 25 cm, lo que supone que las hembras llegan a tener tarsos un 16% más cortos que los machos para el rango de edades estudiado. Además, la velocidad de crecimiento fue mayor en los machos. El dimorfismo sexual durante el desarrollo de los pollos sugiere diferencias en los requerimientos alimentarios entre géneros (Anderson 1993).

A partir del modelo de calibración se determinó la siguiente función

para estimar la edad de los pollos en función del sexo y la longitud del tarso:

$$Edad(días) = -(25,23 + (3,51 * sexo[macho])) * \left( \ln \left( \frac{(24,90 + 4,11 * sexo[macho])}{tarso(cm) - 1} \right) \right) + 18,74$$

La longitud de los tarsos de los pollos marcados en Fuente de Piedra osciló entre 16 – 28 cm en el caso de los machos y 17 – 25 cm en las hembras. Una vez conocida la edad de los pollos en el momento del marcaje se calculó su edad durante el período de seguimiento. Las edades estimadas en días se transformaron en semanas y se categorizaron en función del estado de desarrollo de los pollos (Allen 1956). Para el rango de tarsos estudiados, la precisión de las predicciones disminuye con la edad. La precisión media (diferencias absolutas de la edad real respecto a la predicha) de las edades imputadas está en torno a una semana entre las 7 – 9 semanas de edad y entre las 10 y 15 semanas de edad la precisión es de unas dos semanas. En la semana 16 la precisión supera las tres semanas.

Edad real (semanas)	<i>n</i>	<i>d.t.</i> <sup>1</sup>	Precisión (días [semanas])
7	8	4,6	3,5 [0,5]
8	14	5,5	4,8 [0,7]
9	24	12,4	8,8 [1,3]
10	29	16,4	13,7 [2,0]
11	19	20,9	14,6 [2,1]
12	23	17,2	13,0 [1,9]
13	27	14,9	12,4 [1,8]
14	15	16,3	14,0 [2,0]
15	6	17,4	15,3 [2,2]
16	17	16,8	25,8 [3,7]

<sup>1</sup> desviación típica de las diferencias edad real-edad predicha (días)

## ***Bibliografía***

- Allen, R.P. 1956. *The Flamingos: Their Life History and Survival*. National Audubon Society, New York.
- Anderson, D.J., Reeve, J., Gomez, J.E.M., Weathers, W.W., Hutson, S., Cunningham, H.V. y Bird, D.M. 1993. Sexual size dimorphism and food requirements of nestling birds. *Can. J. Zool.*, 71: 2541-2545.
- Mineau, P., John-Smith, G.E., Arkel, R. y Lam, C.S. 1982. Aging herring gulls from hatching to fledging. *J. Field Ornithol.*, 53: 394-402.
- Pinheiro, J.C. y Bates, D.M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York.
- R. Development Core Team. 2010. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://cran.r-project.org>

## Anexo VII

Modelos mixtos de la probabilidad de terminar una ceba con el buche lleno y de la duración de ésta en función de distintas variables explicativas con valores de  $\Delta AICc < 2$ . El tamaño del buche al inicio de la ceba se incluyó como un factor aleatorio.

Variable dependiente	Modelos <sup>1</sup>	g.l.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	$w^2$
Buche lleno (0/1)	año+Dc+m/t+E	6	-87,92	188,31	0,00	0,21
	año+Dc+m/t+E+m/t*Dc	7	-86,87	188,35	0,05	0,21
	año+Dc+E	5	-89,24	188,81	0,50	0,16
	Dc+m/t+E	5	-89,27	188,87	0,57	0,16
	Dc+m/t+E+m/t*Dc	6	-88,24	188,94	0,63	0,15
ln(Duración de la ceba)	Dc+E	4	-90,74	189,70	1,39	0,11
	ln(E)+m/t+m/t*ln(E)	6	-75,19	162,85	0,00	0,25
	ln(E)+m/t+sexo+m/t*ln(E)+m/t*sexo	8	-73,30	163,40	0,55	0,19
	ln(E)+m/t+sexo+m/t*ln(E)	7	-74,40	163,42	0,57	0,19
	ln(E)	4	-77,87	163,95	1,10	0,15
ln(E)+m/t+sexo+m/t*ln(E)+sexo*ln(E)+m/t*sexo	9	-72,66	164,33	1,48	0,12	
ln(E)+sexo	5	-77,16	164,64	1,79	0,10	

<sup>1</sup> año: año de observación, Dc: duración de la ceba (min), m/t: mañana-tarde, E: edad del pollo (semanas), sexo: sexo del adulto. Las variables indicadas con mayúscula son continuas.

<sup>2</sup> pesos de AIC

+: efecto aditivo, \*: interacción.



## *Capítulo 6*

### **Estrategias de aprovisionamiento a los pollos por adultos de flamenco común en un ambiente variable: evidencias mediante análisis de isótopos estables**



Fotografía: Carlos Ruiz

Este capítulo no ha sido publicado

## Resumen

La disponibilidad de alimento condiciona el esfuerzo parental en aves. Se ha sugerido que las aves longevas no compensan la disminución de alimento con un incremento del esfuerzo parental para aumentar la supervivencia de sus pollos (esfuerzo parental fijo). No obstante, existen evidencias de que algunas especies de aves longevas regulan el esfuerzo parental dependiendo de la disponibilidad de alimento (esfuerzo parental flexible), si bien dicha regulación depende de que los reproductores mantengan un umbral mínimo de condición corporal. El flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) es una especie longeva que incrementa el esfuerzo parental al aumentar disponibilidad de alimento en los humedales temporales. Sin embargo, se desconoce si en años de escasez de alimento los padres asumen costes energéticos durante la cría de los pollos. En el presente capítulo se estudia la variación del esfuerzo parental y la condición corporal de los pollos de flamenco en dos años con pluviometrías diferentes, que condicionaron la superficie y la duración estacional de la inundación de los humedales temporales donde se alimentan. Además, para determinar la proporción de recursos exógenos y endógenos (reservas) empleada por los pollos y los padres durante ambos años, se analizaron los valores de isótopos estables de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre de los pollos, así como de las secreciones con que los padres alimentaron a sus pollos. Durante el año húmedo, cuando la superficie de humedales temporales fue mayor, el porcentaje de pollos cebados y su condición corporal fueron mayores que durante el año seco. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las plumas y la sangre de los pollos indicaron que durante el año húmedo los adultos tendieron a proporcionar cebas formadas a partir de presas obtenidas en los humedales temporales. Un modelo de mezclas de isótopos de las plumas de los pollos sugirió que los padres movilizaron reservas para formar las secreciones en el año seco, mientras que en el año húmedo los pollos fueron cebados a partir de recursos exógenos. Los valores isotópicos de la sangre sugirieron que los pollos movilizaron una mayor proporción de recursos endógenos durante el año húmedo debido a que pudieron acumular más reservas. Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre de los pollos no difirieron entre años, probablemente debido a adaptaciones fisiológicas que regulan el metabolismo de las proteínas durante períodos de ayuno prolongado. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las secreciones producidas por los adultos no difirieron entre años. No obstante,  $\delta^{15}\text{N}$  fue menor en el año seco, lo que podría indicar un aprovechamiento más eficiente de las fuentes de nitrógeno debido a niveles de estrés nutricional moderado, por lo que los padres pudieron incurrir en costes fisiológicos. Hubo una relación significativa entre la condición corporal de los pollos y  $\delta^{13}\text{C}$  de las plumas que indica que los padres que se alimentaron en los humedales temporales destinaron más recursos a la cría de sus pollos. Los resultados del presente estudio sugieren que los flamencos desarrollan un esfuerzo parental flexible por el que los padres maximizaron su supervivencia y la de sus pollos, aunque dicho esfuerzo dependió anualmente de la disponibilidad de humedales temporales.

## ***Introducción***

En aves la disponibilidad de alimento restringe la asignación de recursos entre distintos componentes de la historia vital (crecimiento, reproducción y supervivencia) de los individuos (Martin 1987). En condiciones de escasez de alimento el esfuerzo destinado a la reproducción disminuye si la supervivencia de los adultos se ve comprometida (Drent y Daan 1980, Erikstad et al. 1998). En especies longevas cabe esperar que se destine un nivel fijo de esfuerzo parental independientemente de los requerimientos de los pollos para maximizar el éxito reproductivo a largo plazo, desarrollando estrategias que no pongan en peligro la supervivencia de los padres (Stearns 1976, Williams 1966, Sæther et al. 1993, Golet et al. 2000). A pesar de las evidencias de que ciertas especies longevas destinan un esfuerzo fijo a la reproducción (Ricklefs 1987, Sæther et al. 1993, Navarro y González-Solís 2007), en ambientes donde la disponibilidad de recursos es variable se ha comprobado que el esfuerzo parental puede variar en función de la disponibilidad de alimento (Granadeiro et al., 1998, Oro et al. 1999, Weimerskirch et al. 2001, Reid et al. 2003). Estudios teóricos predicen que cuando la disponibilidad de alimento es variable, los individuos de especies longevas pueden desarrollar un esfuerzo parental flexible y que cuando los reproductores alcanzan un umbral de condición corporal pueden incrementar el esfuerzo parental incluso a costa de su supervivencia (Erikstad et al. 1998). La capacidad de los reproductores para afrontar dichos costes sin comprometer su condición corporal de manera irreversible, y con ello su valor reproductivo residual, varía entre especies, con el género y a nivel individual (Hamer y Furness 1991, Pinaud y Wemerskirch 2002, Navarro y González-Solís 2007, Dehnhard y Hennicke 2013). Además, la condición corporal de los pollos puede condicionar el esfuerzo parental, ya que si las posibilidades de supervivencia del pollo son escasas el esfuerzo parental disminuye para aumentar la supervivencia del adulto (Erikstad et al. 1997). Por lo tanto, el esfuerzo parental debe ajustarse en función de la disponibilidad de alimento y la condición corporal de los adultos y los pollos para maximizar el éxito de la reproducción a largo plazo (Erikstad et al. 1997).

En aves que alimentan a sus pollos, el período de cría es una fase de alta demanda energética (Martin 1987). En especies que se desplazan periódicamente desde un lugar central para obtener alimento, los patrones de aprovisionamiento son un indicador del esfuerzo parental que vincula la distribución y la abundancia del alimento con la asignación de recursos entre los requerimientos de adultos y pollos (Boggs 1992). La tasa de aprovisionamiento está condicionada por la disponibilidad de alimento (Hipfner et al. 2010). Cuando el alimento es abundante los reproductores pueden regular el aprovisionamiento en función de los requerimientos de los pollos (Granadeiro et al. 1998, Weimerskich et al. 2001, Baduini y Hyrenbach 2003). No obstante, el mantenimiento de reservas endógenas de los padres parece determinar en último término la decisión de ajustar el esfuerzo parental a los requerimientos de los pollos (Tveera et al. 1998, Chaurand y Weimerskirch 1994, Weimerskirch 1998; Weimerskirch 1999, Weimerskirch et al. 1999, Weimerskirch et al. 2003). Por lo tanto, para estudiar el ajuste del esfuerzo parental a la disponibilidad de recursos deben contemplarse tanto los patrones de aprovisionamiento como los costes que éstos suponen para los padres (Stearns 1992).

Impedimentos logísticos pueden limitar el estudio de la distribución espacio-temporal de las fuentes de alimento que emplean los individuos durante la reproducción (Barrett et al. 2007). El desarrollo reciente del análisis de isótopos estables ha permitido relacionar la disponibilidad de alimento y la selección de la dieta durante la reproducción. Las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno pesados en los órganos reflejan diferencias en los niveles tróficos y los hábitats de alimentación (Hobson 1993, Kelly 2000, Forero et al. 2005, El-Hacen et al. 2014). En el caso de los isótopos de nitrógeno, la relación  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ) experimenta un enriquecimiento respecto a la dieta debido a la excreción preferente de los isótopos ligeros (Kelly 2000). Para el carbono, las proporciones  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) difieren entre las cadenas tróficas de influencia marina y las terrestres o dulceacuícolas (Hobson 1987, Bearhop et al. 1999). Debido a que la tasa de recambio de los isótopos estables difiere entre tejidos, es posible obtener información de la ecología trófica de los organismos

en diferentes escalas temporales (Hobson & Clark 1992, Hobson 1993, Kurle y Worthy 2002, Cherel et al. 2005a). En aves, la firma isotópica de las plumas refleja la dieta durante su formación (Mizutani et al. 1990) mientras que en la sangre completa (células y plasma) informa de la dieta durante las semanas previas a la toma de la muestra (Hobson y Clark 1992a). No obstante, la relación entre los valores isotópicos de los tejidos y los de la dieta pueden verse alterados debido a diferentes factores. Los valores isotópicos de los tejidos pueden sufrir procesos de enriquecimiento respecto a la dieta que difieren entre tejidos debido a procesos metabólicos específicos (Hobson y Clark 1992b) o a la alteración de las condiciones fisiológicas de los individuos (p. ej. ayuno, estrés, crecimiento) que afectan de manera distinta a las proporciones de  $^{15}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}$  (Hobson y Clark 1992a, Hobson et al. 1993, Bearhop et al. 2000, 2002, Vanderklift y Ponsard 2003, Cherel et al. 2005b, Magrath et al. 2007, Sears et al. 2009, Cruz et al. 2012). El estrés nutricional condiciona variaciones isotópicas que afectan principalmente a las proporciones de  $^{15}\text{N}$ , aunque dichas variaciones difieren entre tejidos debido a su composición y tasa de reemplazo (Hobson et al. 1993). Hatch (1995) sugirió que el ayuno induce el enriquecimiento de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de la hemoglobina mientras que los valores isotópicos de las plumas permanecen relativamente constantes. Estas diferencias entre tejidos se han atribuido a que mientras los valores isotópicos de la sangre son más sensibles a la metabolización de reservas endógenas, los de las plumas indican preferentemente el uso de nutrientes procedentes de la dieta durante su formación.

En aves que alimentan a sus crías con presas, el estudio de isótopos estables de los tejidos del pollo permite inferir la dieta que los padres les proporcionan a lo largo del período de crecimiento (Navarro et al. 2010, Ramírez et al. 2012). Sin embargo, en animales que alimentan a sus crías con secreciones (p. ej. mamíferos) los tejidos de las crías pueden aportar además información sobre la dieta y el uso de reservas endógenas de los padres (Polito y Goebel 2010, Oftedal 2000). En mamíferos, las firmas isotópicas de los tejidos de las crías lactantes y de las madres están correlacionadas (Jenkins et al. 2001, Ducatez et al. 2008, Drago et al.

2010) por lo que pueden emplearse para determinar los cambios de dieta durante la ontogenia (Orr et al. 2012). Son escasas las especies de aves que alimentan mediante secreciones sus pollos. Sólo tres grupos de aves producen secreciones para alimentar a los pollos en algún momento de su desarrollo: el macho de pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*) (Prevost y Vilter 1962) y los machos y las hembras de palomas, tórtolas (Levi 1951) y flamencos (Studer-Thiersch 1967). Al igual que la leche de mamíferos, las secreciones producidas para alimentar a los pollos aportan a éstos tanto componentes nutricionales como moduladores de la respuesta inmune y de la flora intestinal (Gillespie et al. 2012, Eraud et al. 2008). Además, tanto la producción de la leche en mamíferos como de las secreciones en aves se encuentra regulada por la prolactina (Horseman y Buntin 1995). La composición de las secreciones del flamenco es similar a la de la leche respecto al contenido de grasa (~60% del peso seco) y proteínas (~35%), aunque el contenido en hidratos de carbono de la leche es mayor (Ward et al. 2001, Dierenfeld et al. 2009).

El flamenco común (*Phoenicopterus roseus*) es un ave longeva adaptada a explotar los recursos de un amplio rango de tipos de humedales. Las hembras ponen un sólo huevo por puesta que es incubado por ambos miembros de la pareja (Johnson y Cézilly 2007). Cuando el huevo eclosiona ambos padres alimentan al pollo en el nido de forma regular hasta que éste se incorporan a la guardería (Rendón-Martos et al. 2000). Posteriormente, los adultos se desplazan a zonas de alimentación distantes de la colonia para obtener alimento (Amat et al. 2005). La frecuencia de los desplazamientos de los reproductores entre las zonas de alimentación y la colonia depende tanto de factores intrínsecos (sexo y edad de los adultos) como extrínsecos (variaciones interanuales) que determinan la frecuencia de aprovisionamiento (Rendón et al. 2012, 2014). En la colonia de reproducción de Fuente de Piedra (sur de España) los flamencos obtienen alimento principalmente en los humedales del estuario del río Guadalquivir que pueden distar >130 km (Rendón-Martos et al. 2000, Amat et al. 2005). Este complejo de humedales está integrado por marismas temporales que se secan durante el verano. A principios de la década de 1990 unas 3000 ha

de humedales fueron transformadas en piscifactorías que han supuesto un hábitat de alimentación complementario para las aves acuáticas durante los períodos de sequía (Rendón et al. 2008, Kloskowski et al. 2009, Ramo et al. 2013, Walton et al. 2015).

El desarrollo de la reproducción del flamenco común se encuentra limitado por la disponibilidad de alimento en los humedales temporales (Cézilly et al. 1995, Rendón-Martos 1996, Béchet y Johnson 2008), por lo que se ha considerado que los adultos no pueden compensar la falta de alimento en años secos con un mayor esfuerzo parental (Cézilly et al. 1995). En el presente capítulo se estudia cómo el flamenco común varía el esfuerzo parental durante el período de cría de los pollos dependiendo de las disponibilidad de zonas de alimentación. Si los reproductores maximizan su supervivencia (inversión parental fija) cabe esperar que su condición, inferida a través de la movilización de reservas endógenas, se mantenga constante independientemente de la disponibilidad de alimento, y que el esfuerzo parental y la condición de los pollos aumenten con la disponibilidad de áreas de alimentación (Sæther et al. 1993). En el caso de que los flamencos ajusten el esfuerzo parental a los requerimientos del pollo (hipótesis del estrés, Nur 1984, Golet y Irons 1999) cabe esperar que la condición de los pollos no varíe con la disponibilidad de zonas de alimentación. Según esta hipótesis, la disminución de zonas de alimentación determinaría el aumento en la tasa de aprovisionamiento y el empeoramiento de la condición corporal de los padres. Alternativamente, si los padres ajustasen el esfuerzo parental maximizando tanto su supervivencia como la de sus pollos (inversión parental flexible), se espera que el esfuerzo parental y la condición de los pollos disminuyan al reducirse la disponibilidad de las áreas de alimentación. Además, como los padres deberían compensar la falta de recursos aumentando el esfuerzo parental para incrementar la supervivencia de los pollos, la condición de los padres también empeoraría cuando la disponibilidad de zonas de alimentación se reduce (Erikstad et al. 1998). Para comprobar estas hipótesis se estudiaron los patrones de aprovisionamiento y la condición corporal de los pollos durante dos años que difirieron en la disponibilidad

de zonas de alimentación en las marismas del Guadalquivir (años seco y húmedo). Además, se determina si dichas variaciones afectaron al origen de los recursos (exógenos y endógenos) utilizados por los pollos y los adultos durante el período de cría. Para ello se analizan las proporciones isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre de los pollos y de las secreciones con que los padres alimentan a sus pollos.

### ***Material y métodos***

#### *Área de estudio*

El estudio se realizó en la colonia de flamencos de la Reserva Natural Laguna de Fuente de Piedra (37°07' N, 4°46' W, figura 6.1A). Las zonas de alimentación más importantes para los flamencos durante el período de cría de los pollos fueron las Marismas del Guadalquivir (MM) y las piscifactorías de Veta la Palma (VP), localizadas en la desembocadura del río Guadalquivir (figura 6.1A) (Rendón et al. 2008). Las MM están constituidas por marismas estacionales con una extensión de *c.* 30000 ha. El grado de inundación de MM varía anual y estacionalmente dependiendo de las precipitaciones (Ochoa y Reinoso 1997, Díaz-Delgado et al. 2010). La inundación media invernal en las MM (13000 ha) es muy variable entre años, desecándose durante el verano. VP constituye un conjunto de balsas de agua salobre con un régimen de inundación artificial semipermanente mantenido mediante el bombeo de agua de la desembocadura del río Guadalquivir (Frisch et al. 2006). La superficie de VP es más reducida (3.800 ha) y menos variable entre años que la de las MM, permaneciendo inundadas durante todo el año. La comunidad de macroinvertebrados de VP está dominada por crustáceos y es variable entre balsas debido al régimen de inundación de las piscifactorías (Frisch et al. 2006).

En 2006 y 2007 se establecieron en Fuente de Piedra sendas colonias de flamencos que albergaron 19000 y 15076 parejas, respectivamente. En 2006 la primera puesta se realizó el 18 de marzo y el último nacimiento se registró el 25 de mayo. En 2007 la primera puesta aconteció el 27 de febrero

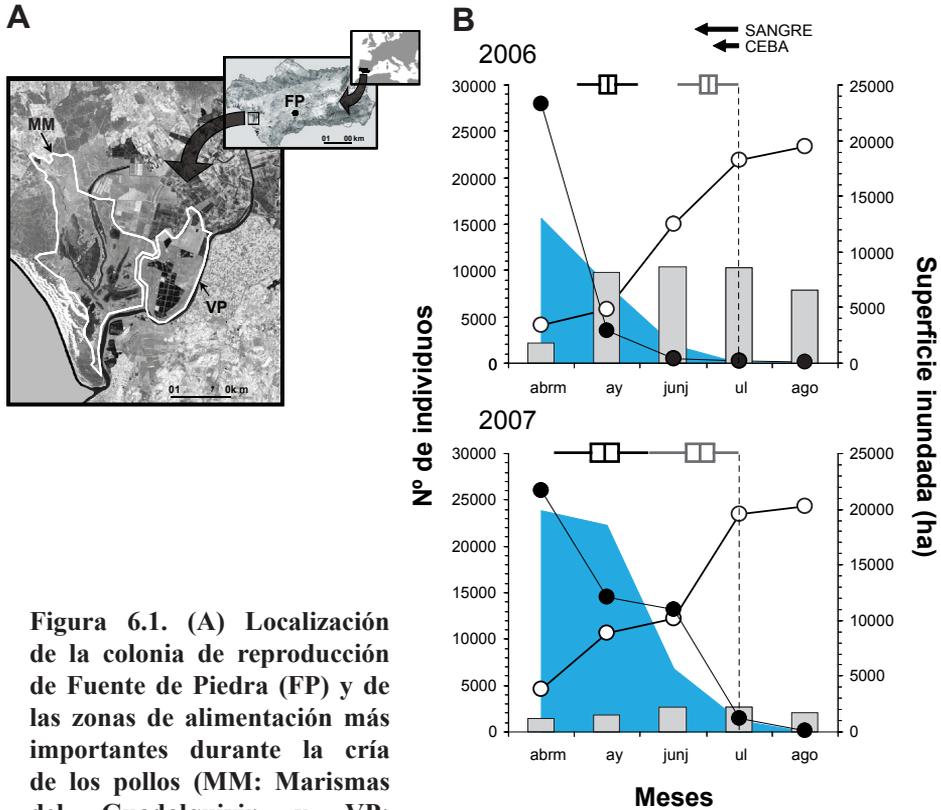


Figura 6.1. (A) Localización de la colonia de reproducción de Fuente de Piedra (FP) y de las zonas de alimentación más importantes durante la cría de los pollos (MM: Marismas del Guadalquivir y VP: piscifactorías de Veta la Palma). (B) Variaciones mensuales de la superficie inundada en las MM (áreas azules) y los censos aéreos de flamencos en las MM (círculos negros) y VP (círculos blancos) en 2006 y 2007. También se representa el número de pollos en la colonia de Fuente de Piedra (barras grises). Las flechas sobre las figuras indican la vida media de las muestras analizadas (sangre y secreciones) en relación a la fecha de captura de los pollos (líneas verticales discontinuas). Los diagramas de caja indican la distribución (mediana  $\pm$  cuartiles 10, 25, 75 y 90, negro) de las fechas de nacimiento (negro) y muda (gris) de los pollos estudiados. Los datos de inundación fueron proporcionados por el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Teledetección, Estación Biológica de Doñana, CSIC (LAST-EBD). Los censos aéreos fueron realizados por el Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana (<http://www-rbd.ebd.csic.es/Seguimiento/>).

y el último nacimiento el 20 de junio. El número de pollos producidos en 2006 se estimó en 10400 (éxito de la reproducción: 55%) mientras que en 2007 sólo se contabilizaron 2658 pollos (éxito: 18%) debido al abandono parcial de la colonia por la irrupción de un zorro (*Vulpes vulpes*) durante el período de incubación (A. Garrido, com. pers.). En 2006 (en adelante año “seco”) las precipitaciones acumuladas en octubre-febrero en las MM fueron menores (285 mm) que en 2007 (497 mm; en adelante año “húmedo”), lo que determinó que la superficie inundada al inicio del período de reproducción fuera de 15000 ha en 2006 y 20000 ha en 2007, y que el período de inundación fuera más prolongado durante 2007 (figura 6.1B).

### *Condición corporal de los pollos y patrones de alimentación*

Durante los dos años de estudio se capturaron pollos para su anillamiento y toma de datos biométricos del tarso, pico, ala y peso. En 2006 el anillamiento se realizó el 15 de julio (590 pollos) y en 2007 el 14 de julio (586 pollos). El tamaño de los tarsos de los pollos anillados no difirió significativamente entre años (2006: 204,64 [*e.s.* 1,65] mm,  $n=95$ ; 2007: 200,54 [1,84] mm,  $n=102$ ; prueba de Wilcoxon:  $z=1,61$ ;  $P=0,107$ ). Debido a que los pollos almacenan en el buche las secreciones que les proporcionan los padres, a cada pollo se le asignó una categoría de tamaño del buche (0: vacío, 1: con trazas de ceba, 2:  $\frac{1}{4}$ - $\frac{3}{4}$  de su capacidad y 3:  $>\frac{3}{4}$  de su capacidad; Rendón et al. 2012).

La condición corporal de los pollos en los dos años de estudio se determinó mediante un modelo lineal del logaritmo del peso en el que se incluyó como factores explicativos las interacciones año\*ln(tarso) y sexo\* ln(tarso). Como la cantidad de alimento almacenada en el buche del pollo puede suponer un 18% del peso neto del pollo (Rendón et al. 2012) se controló estadísticamente el efecto del tamaño del buche sobre los valores del peso. Se determinaron los términos significativos del modelo y se emplearon los residuos como índices de la condición corporal de los pollos, excluyendo el efecto del año y de la interacción año\*ln(tarso).

El tamaño del buche también permitió inferir el momento del día que los pollos fueron cebados (Rendón et al. 2012). Los buches con categorías de tamaño 2 y 3 indican cebas proporcionadas por los padres durante la noche, por lo que pueden ser un indicador de la frecuencia de aprovisionamiento a los pollos (Amat et al. 2007, Rendón et al. 2012). Se comprobó mediante una prueba de  $\chi^2$  si hubo diferencias significativas entre años en las proporciones de pollos con buches de tamaño 2 y 3.

### *Toma de muestras y análisis de isótopos estables*

Durante la primavera (24, 25 y 27 de abril) y el verano (3, 5 y 21 de julio) de 2007 se muestrearon las presas potenciales de los flamencos en las MM y VP. Los puntos de muestreo se ubicaron en las zonas de los humedales donde previamente se observaron flamencos alimentándose. Se tomaron muestras de la columna de agua empleando una red de mano durante períodos de 15 minutos. Las presas capturadas fueron Anostráceos, Cladóceros, Decápodos, Isópodos, Misidáceos, Coleópteros, Dípteros, Heterópteros y Odonatos (tabla 6.1). Tras su recolección, las presas fueron almacenadas en alcohol (Hobson et al. 1997). Las muestras se desecaron en el laboratorio a 50 °C durante 48h y posteriormente se pulverizaron con un mortero.

Durante los anillamientos de pollos se tomaron muestras de plumas, sangre y contenido del buche de los pollos. Las muestras de plumas se obtuvieron cortando 2 cm de la parte distal de las plumas cobertoras alares. La composición isotópica es similar entre diferentes tipos de plumas (Jaeger et al. 2009) por lo que es preferible muestrear plumas que no perjudiquen la capacidad de vuelo de los pollos. Las muestras de plumas fueron guardadas en sobres para su transporte al laboratorio, donde se preservaron de la humedad. La sangre se extrajo de la vena tarsal y fue conservada en etanol al 70% (Hobson et al. 1997). Se empleó la parte celular y el plasma de la sangre (a partir de ahora sangre), por lo que no fue necesaria la extracción de lípidos para su análisis (Bearhop et al. 2000, Cherel et al. 2005a). Las cebas se extrajeron masajeando suavemente el

**Tabla 6.1. Valores isotópicos medios (d.t. n) de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las presas potenciales de flamenco muestreadas en la primavera (abril) y verano (julio) de 2007 en las MM y VP.**

Clase	Orden	Familia	Isótopos	Primavera		Verano	
				MM	VP	MM	VP
Crustacea	Anostraca	Artemiidae	$\delta^{13}\text{C}$	-19,08 (-; 1)			
			$\delta^{15}\text{N}$	14,56 (-; 1)			
	Cladocera	Daphniidae	$\delta^{13}\text{C}$	-20,80 (2,92; 2)	-25,44 (-; 1)		
			$\delta^{15}\text{N}$	7,63 (0,47; 2)	11,19 (-; 1)		
	Decapoda	Palaemonidae	$\delta^{13}\text{C}$	-20,28 (2,32; 6)		-17,42 (3,52; 4)	
			$\delta^{15}\text{N}$	13,67 (1,13; 6)		10,70 (4,33; 4)	
Isopoda	Sphaeromatidae	$\delta^{13}\text{C}$	-19,98 (2,09; 2)			-15,63 (-; 1)	
		$\delta^{15}\text{N}$	11,75 (0,63; 2)			7,22 (-; 1)	
Miscidacea			$\delta^{13}\text{C}$			-18,36 (-; 1)	
			$\delta^{15}\text{N}$			14,14 (-; 1)	
Insecta	Coleoptera	Ditiscidae	$\delta^{13}\text{C}$			-23,29 (-; 1)	
			$\delta^{15}\text{N}$			10,58 (-; 1)	
	Hydraenidae		$\delta^{13}\text{C}$			-22,39 (-; 1)	
			$\delta^{15}\text{N}$			0,88 (-; 1)	
	Hydrophilidae		$\delta^{13}\text{C}$	-23,64 (1,92; 2)	-22,50 (-; 1)	-21,75 (0,36; 2)	-20,60 (0,39; 2)
			$\delta^{15}\text{N}$	6,69 (0,43; 2)	12,22 (-; 1)	5,29 (1,00; 2)	9,11 (0,03; 2)
Diptera	Chironomidae		$\delta^{13}\text{C}$	-20,21 (1,37; 5)	-19,96 (3,08; 2)		-21,32 (0,05; 2)
			$\delta^{15}\text{N}$	8,49 (2,21; 5)	14,42 (0,56; 2)		7,02 (0,13; 2)
Heteroptera	Corixidae		$\delta^{13}\text{C}$	-20,53 (1,48; 6)	-19,66 (2,81; 6)	-22,43 (2,71; 7)	-17,83 (1,07; 8)
			$\delta^{15}\text{N}$	8,64 (0,83; 6)	12,35 (0,87; 6)	6,66 (1,83; 7)	9,28 (2,93; 8)
Odonata	Coenagrionidae		$\delta^{13}\text{C}$	-21,36 (1,12; 3)	-25,53 (3,38; 3)	-21,87 (-; 1)	
			$\delta^{15}\text{N}$	8,84 (1,27; 3)	13,15 (0,86; 3)	7,16 (-; 1)	
			$\delta^{13}\text{C}$			-19,53 (-; 1)	
			$\delta^{15}\text{N}$			5,74 (-; 1)	

**Tabla 6.2. Valores medios, desviación típica (*d.t.*) y tamaño muestral (*n*) de los valores isotópicos por localidad y período de muestreo en las áreas de alimentación de los flamencos durante la cría de los pollos. Los niveles que no comparten la misma letra son significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ) según la prueba de comparación de medias de Tukey.**

Isótopo	Localidad <sup>1</sup>	Período <sup>2</sup>	Media	<i>d.t.</i>	<i>n</i>	Tukey
$\delta^{13}\text{C}$	MM	p	-20,83	1,77	17	B
		v	-22,12	2,11	13	B
	VP	p	-18,24	2,34	12	A
		v	-17,44	2,43	10	A
$\delta^{15}\text{N}$	MM	p	8,63	1,19	17	B
		v	6,29	2,46	13	C
	VP	p	12,87	1,77	12	A
		v	11,49	2,72	10	A

<sup>1</sup> MM: Marismas del Guadalquivir, VP: Veta la Palma.

<sup>2</sup> p: primavera, v: verano.

buche de los pollos hasta que regurgitaron su contenido y se conservaron en frío (4 °C) durante el transporte hasta el laboratorio. Los pollos a los que se les extrajo el contenido del buche presentaron tamaños de buche 2 y 3, lo que podría afectar a los valores isotópicos de la sangre y la ceba debido a diferencias nutricionales a corto plazo (Amat et al. 2007). No obstante, no se encontraron relaciones significativas entre el tamaño del buche y los valores isotópicos de la sangre y las secreciones (resultados no mostrados).

En el laboratorio las muestras se congelaron y desecaron para pulverizarlas posteriormente empleando un mortero. El análisis de isótopos estables se realizó en el Iso-Analytical Ltd. Laboratory (Sercon Ltd., Crewe, U.K.), empleando espectrometría de masas para obtener las proporciones isotópicas de carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) respecto a un material de referencia. Las proporciones de isótopos estables se expresaron usando la notación  $\delta$  en unidades por mil (‰) respecto al

estándar ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ):

$$\delta(\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{referencia}}) - 1] * 1000$$

donde  $R_{\text{muestra}}$  es la proporción isotópica ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) en la muestra y  $R_{\text{referencia}}$  es la proporción isotópica para el material de referencia. Los materiales de referencia para el carbono y nitrógeno fueron el estándar internacional Peedee Belemnite (PBD) y nitrógeno atmosférico, respectivamente.

Para utilizar los isótopos estables como predictores de las fuentes de alimento de los consumidores es necesario aplicar factores de discriminación apropiados entre la dieta y los tejidos (Phillips y Gregg 2001, Phillips y Koch 2002). Debido a que los pollos de flamenco se alimentan exclusivamente de las secreciones proporcionadas por sus padres, las señales isotópicas de los pollos debieron reflejar la alimentación de éstos, aunque modificada debido al fraccionamiento isotópico presa-secreciones y secreciones-tejidos de los pollos (Jenkins et al. 2001). En mamíferos ocurre fraccionamiento isotópico durante la producción de la leche, incluso cuando los nutrientes destinados a su producción provienen directamente de la dieta y no de reservas acumuladas previamente (Miller et al. 2011). Por lo tanto, fue necesario considerar los factores de discriminación entre los valores isotópicos de la dieta de los padres y las secreciones para reconstruir su dieta durante la cría de los pollos. Para estimar los factores de discriminación entre las presas potenciales de los padres y las plumas y la sangre de los pollos ( $\Delta$  plumas/sangre – dieta) se empleó un factor de discriminación indirecto (Zenteno et al. 2014) en el que se incluyeron el enriquecimiento isotópico de las secreciones respecto a las presas ( $\Delta$  secreciones – presas) y el enriquecimiento de los tejidos de los pollos respecto a las secreciones producidas por los adultos ( $\Delta$  plumas/sangre – secreciones):

$$\Delta \text{ plumas/sangre – dieta} = (\Delta \text{ plumas/sangre – secreciones}) + (\Delta \text{ secreciones – presas})$$

Para flamencos adultos se han determinado los valores de enriquecimiento dieta-plumas ( $\Delta^{13}\text{C}$ : media 3,6 ‰ [1 d.t.  $\pm 0,6$ ];  $\Delta^{15}\text{N}$ : 5,6 ‰ [ $\pm 0,3$ ]; Mizutani et al. 1992). No se han estudiado los factores de fraccionamiento dieta-sangre para el flamenco, por lo se emplearon los valores determinados por Hobson y Clark (1992b) para aves ( $\Delta^{13}\text{C}$ : -0,3 ‰ [ $\pm 0,8$ ];  $\Delta^{15}\text{N}$ : 3,1 ‰ [ $\pm 0,2$ ]). Tampoco existe información sobre factores de discriminación entre las secreciones y el alimento para el flamenco u otras especies de aves que producen secreciones para alimentar a sus pollos (p. ej. palomas). Las secreciones de las aves tienen una composición similar de grasas y proteínas a la leche de mamíferos (Ward et al. 2001, Dierenfeld et al. 2009). Además, la prolactina promueve tanto la producción de leche en mamíferos como la de secreciones en aves, estando asociada con la acumulación de grasas en las células epiteliales (Horseman y Will 1984, Horseman y Buntin, 1995). Muchos genes implicados en la síntesis de lípidos son compartidos por mamíferos y aves, lo que resulta en que los principales ácidos grasos de la leche y las secreciones son similares (Gillespie et al. 2013). Por lo tanto, se utilizaron los valores de discriminación estimados en mamíferos ( $\Delta^{13}\text{C}$ : -1,1 ‰;  $\Delta^{15}\text{N}$ : 1,9 ‰; Miller et al 2011). Estos valores se emplearon para el cálculo de los factores de fraccionamiento indirecto de las plumas y la sangre, y como factor de enriquecimiento directo para las secreciones. Los valores de discriminación empleados parecen adecuados, ya que los valores de los tejidos de los pollos y de las fuentes de alimento mostraron un mayor solapamiento cuando se utilizaron valores de discriminación indirectos (figura 6.5). Finalmente, debido a que las proporciones isotópicas de los tejidos de los pollos pueden verse afectadas por el crecimiento, el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  se redujo en un valor de 0.55 ‰ (Sears et al. 2009, Weiser y Powell 2011).

### *Análisis estadísticos*

Los patrones de correlación entre los valores isotópicos dentro de los tejidos pueden indicar el acoplamiento de las rutas metabólicas del

carbono y el nitrógeno (Hobson et al. 2000, Kelly 2000, Møller et al. 2006). Además, la correlación de los valores isotópicos entre tejidos con distinta tasa de recambio sugiere preferencias tróficas a largo plazo (Bearhop et al. 2006). Se aplicaron correlaciones de Pearson para comprobar el grado de asociación de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de cada tejido, así como entre de los valores de cada especie isotópica entre tejidos.

Se determinaron variaciones entre años de la composición isotópica total (MANOVA) y de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (ANOVA). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  pueden covariar debido a que comparten rutas metabólicas comunes o a que los valores isotópicos de ciertos niveles tróficos están asociadas con hábitats específicos (Kelly 2000). Para cada tipo de muestra analizada se controló el componente trófico de  $\delta^{13}\text{C}$  (Bearhop et al. 2006, Votier et al. 2010, Ceia et al. 2012) incluyendo como covariable  $\delta^{15}\text{N}$ . Asimismo, para controlar el componente espacial de  $\delta^{15}\text{N}$  se incluyó  $\delta^{13}\text{C}$  como covariable. No obstante, la inclusión de los componentes trófico y espacial en los modelos no modificó los efectos del año sobre los valores isotópicos, por lo que no se incluyeron en los modelos finales.

Para determinar la contribución relativa de las presas potenciales de los flamencos reproductores en las MM y VP sobre la composición isotópica de las plumas y la sangre de los pollos, así como sobre las secreciones de los adultos, se empleó un modelo de mezcla de isótopos que utiliza una aproximación Bayesiana y se incluyó a los individuos como factores aleatorios. Los modelos se realizaron empleando el paquete MixSIAR (Stock y Semmens 2013) en R. El diagnóstico de la convergencia de los modelos fue confirmada a partir del estadístico de Gelman-Rubin (Gelman y Rubin 1992). Debido a que la composición isotópica de las presas no dependió del grupo taxonómico (orden) al que pertenecían (MANCOVA:  $\lambda$  de Wilks=0,578;  $F_{18,76}=1,333$ ;  $P=0,192$ ), se utilizaron como valores de las fuentes los valores medios de las presas en cada localidad y período de muestreo. Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las presas dependieron de la localidad ( $F=68,27$ ;  $P<0,001$ ) y del período de muestreo ( $F=10,57$ ;  $P=0,002$ ), pero no hubo efecto de la interacción entre ambos factores ( $F=0,70$ ;  $P=0,406$ ).

Respecto a los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , dependieron del sitio de muestreo ( $F=36,62$ ;  $P<0,001$ ) pero no variaron entre períodos ( $F=0,17$ ;  $P=0,683$ ), siendo la interacción entre la localidad y el período de muestreo ligeramente no significativa ( $F=3,01$ ;  $P=0,089$ ). Una prueba de comparación de medias de Tukey reveló que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  no variaron significativamente en VP entre períodos (tabla 6.2). En MM tampoco difirieron los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre períodos, mientras que  $\delta^{15}\text{N}$  fue mayor en primavera. Por lo tanto, en el análisis de mezcla de isótopos se empleó para las MM los valores isotópicos medios de las presas en primavera (MMp) y verano (MMv), mientras que para VP se calcularon los valores medios agrupando los dos períodos de muestreo ( $\delta^{13}\text{C}$ : media  $-17,88 \text{ ‰}$  [d.t. 2,36],  $\delta^{15}\text{N}$ :  $12,24 \text{ ‰}$  [2,31]).

## **Resultados**

### *Uso de las áreas de alimentación*

El número de flamencos presentes en las MM durante el período de cría de los pollos disminuyó con su desecación, al tiempo que incrementaron en VP (figura 6.1B). En 2006 el número de flamencos en las MM fue superior al presente en VP en abril y descendió drásticamente en mayo. En 2007, cuando la duración de la inundación fue mayor, el número de flamencos en las MM fue mayor al de VP hasta el mes de junio, a partir de cuando incrementaron los efectivos en VP.

### *Patrones de aprovisionamiento y condición de los pollos*

Las cebas de los pollos durante la noche previa al anillamiento (tamaños 2-3) fueron más frecuentes en 2007 (34%,) que en 2006 (24%) ( $\chi^2_{12}=12,41$ ;  $P<0,001$ ).

El peso de los pollos no estuvo relacionado con las interacciones sexo\*tarso ( $F_{1,1085}=0,07$ ;  $P=0,787$ ) ni año\*tarso ( $F_{1,1085}=0,20$ ;  $P=0,653$ ). El sexo de los pollos tampoco afectó significativamente al peso ( $F_{1,1085}=0,05$ ;

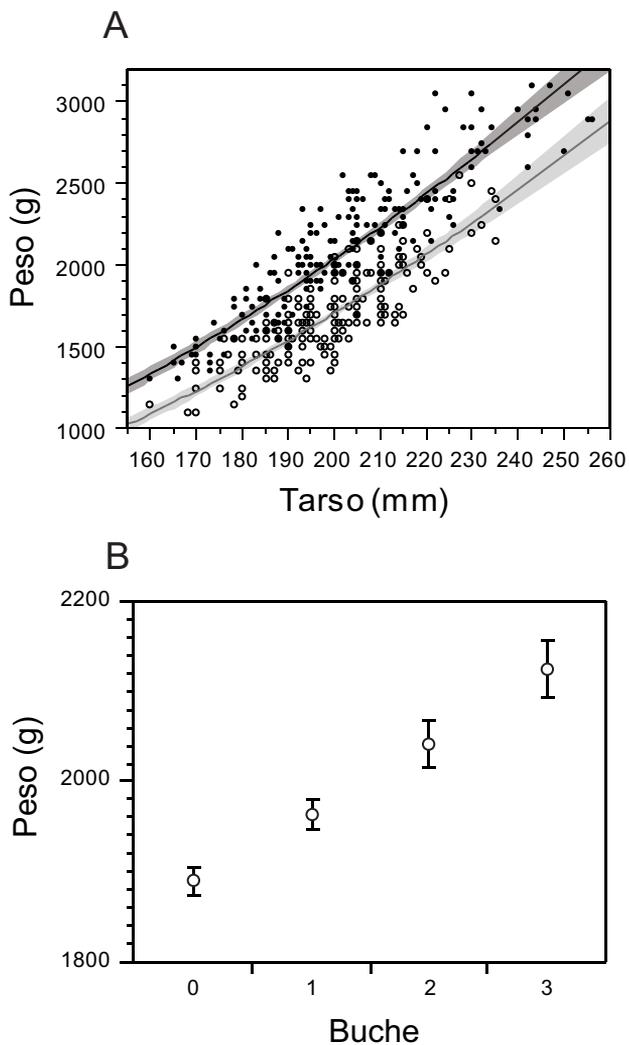


Figura 6.2. (A) Relación (I.C. 95%) del peso de los pollos con la longitud del tarso en pollos de flamenco con el buche vacío en 2006 (círculos blancos, línea gris) y 2007 (círculos negros, línea negra). (B) Medias mínimas cuadráticas (I.C. 95%) de los valores de peso predichas por el modelo para las categorías de tamaño de buche.

$P=0,830$ ). El año ( $F_{1, 1085}=1095,76$ ;  $P<0,001$ ) y el tarso afectaron significativamente al peso ( $F_{1, 1085}=2653,52$ ;  $P<0,001$ ). En 2006 el peso medio de los pollos (1731 [I.C. 95% 1714 - 1748] g, medias predichas por el modelo para un buche 0) fue un 16% menor que en 2007 (2066 [2045 - 2086] g; figura 6.2A). El tamaño del buche afectó al peso de los pollos ( $F_{3, 1110}=76,92$ ;  $P<0,001$ ), de forma que la diferencia media de peso entre un pollo con el buche lleno (buche 3) y vacío (buche 0) fue del 12% (figura 6.2B).

### *Valores isotópicos en plumas, sangre y cebas*

Los valores isotópicos de las plumas y la sangre de los pollos así como de las secreciones producidas por los adultos en 2006 y 2007 se muestran en la tabla 6.3 y la figura 6.3. Las plumas estuvieron más enriquecidas en  $\delta^{13}\text{C}$  respecto a la sangre en 2006 (diferencia media  $\delta^{13}\text{C}$  plumas-sangre: 2,07 [e.s. 0,12] ‰; prueba para datos emparejados:  $t_{78}=16,64$ ;  $P<0,001$ ) que en 2007 (1,57 [0,13] ‰;  $t_{62}=11,94$ ;  $P<0,001$ ) (prueba de diferencia media entre grupos:  $F=7,37$ ;  $P=0,007$ ). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas fueron mayores que los de la sangre (diferencia media  $\delta^{15}\text{N}$  plumas-sangre 2006: 1,75 [0,10] ‰;  $t_{78}=17,18$ ;  $P<0,001$ ; 2007: 1,48 [0,12] ‰;  $t_{62}=12,31$ ;  $P<0,001$ ) pero estas diferencias no variaron entre años ( $F=2,80$ ;  $P=0,100$ ).

Las plumas también estuvieron enriquecidas en  $\delta^{13}\text{C}$  respecto a las cebas y las diferencias fueron mayores en 2006 (2006: 5,11 [0,39] ‰;  $t_{74}=13,25$ ;  $P<0,001$ ; 2007: 3,72 [0,33] ‰;  $t_{77}=11,14$ ;  $P<0,001$ ;  $F=7,53$ ;  $P=0,007$ ), al igual que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de la sangre (diferencia media  $\delta^{13}\text{C}$  sangre-ceba, 2006: 2,98 [0,35] ‰;  $t_{63}=8,44$ ;  $P<0,001$ ; 2007: 1,80 [0,31] ‰;  $t_{63}=5,75$ ;  $P<0,001$ ; prueba de diferencia media entre grupos:  $F=6,19$ ;  $P=0,014$ ).

Las plumas estuvieron enriquecidas en  $\delta^{15}\text{N}$  respecto a las cebas (2006: 3,52 [0,32] ‰;  $t_{74}=11,21$ ;  $P<0,001$ ; 2007: 2,14 [0,32] ‰;  $t_{77}=6,55$ ;  $P<0,001$ ) siendo esta diferencia mayor en 2006 ( $F=9,22$ ;  $P=0,003$ ). En

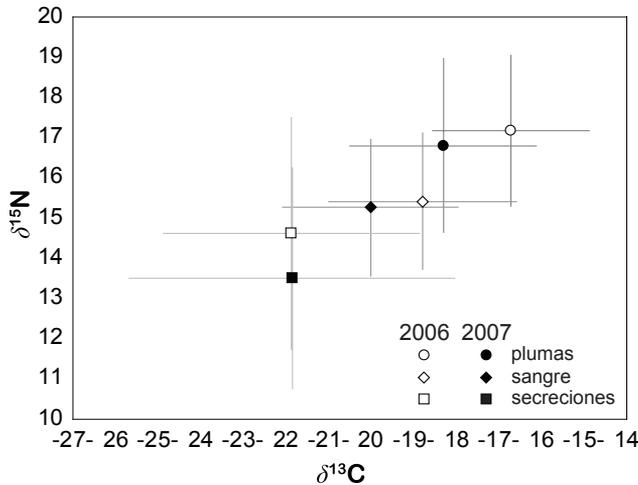
2006 la sangre estuvo enriquecida en  $\delta^{15}\text{N}$  respecto a las cebas (1,70 [0,31] ‰,  $t_{63}=12,31$ ;  $P<0,001$ ) pero no en 2007 (0,49 [0,32] ‰,  $t_{63}=1,54$ ;  $P=0,129$ ) ( $F=7,41$ ;  $P=0,008$ ).

Los valores de C/N de las secreciones en 2006 (11,75 [3,43]) tendieron a ser mayores que en 2007 (10,92 [4,38]) aunque las diferencias no fueron significativas ( $z=1,91$ ;  $P=0,056$ ).

En 2006 los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  no estuvieron correlacionados entre sí en los tejidos de los pollos (figura 6.4). Por el contrario, en 2007 la correlación entre ambos isótopos fue significativa. No hubo asociación entre  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en las secreciones en los años de estudio. Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  estuvieron correlacionados positivamente entre tejidos/muestras en 2006 y 2007, si bien las asociaciones plumas-sangre y sangre-secreciones fueron más estrechas que la relación pluma-secreciones para ambos

**Tabla 6.3. Valores medios, desviación típica (*d.t.*) y tamaño de muestra (*n*) de los valores isotópicos de plumas y sangre de pollos de flamenco y de las secreciones proporcionadas por los padres en 2006 y 2007.**

Tejido/Muestra	Isótopo	Año	Media	<i>d.t.</i>	<i>n</i>
Plumas	$\delta^{13}\text{C}$	2006	-16,72	1,85	94
	$\delta^{13}\text{C}$	2007	-18,31	2,19	84
	$\delta^{15}\text{N}$	2006	17,18	1,88	94
	$\delta^{15}\text{N}$	2007	16,8	2,16	84
Sangre	$\delta^{13}\text{C}$	2006	-18,79	2,2	79
	$\delta^{13}\text{C}$	2007	-20,02	2,06	78
	$\delta^{15}\text{N}$	2006	15,42	1,69	79
	$\delta^{15}\text{N}$	2007	15,26	1,69	78
Secreciones	$\delta^{13}\text{C}$	2006	-21,85	3,82	75
	$\delta^{13}\text{C}$	2007	-21,87	3	85
	$\delta^{15}\text{N}$	2006	13,51	2,74	75
	$\delta^{15}\text{N}$	2007	14,63	2,88	85



**Figura 6.3.** Valores isotópicos de las plumas y la sangre de los pollos, así como de las secreciones producidas por los adultos para alimentar a los pollos durante 2006 y 2007.

isótopos (figura 6.4).

El análisis MANOVA indicó que las composiciones isotópicas de las plumas y la sangre variaron entre años, no así la de las secreciones (tabla 6.4). Respecto a isótopos concretos, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de la pluma y sangre variaron entre años, mientras que  $\delta^{13}\text{C}$  de la ceba no varió entre años (figura 6.3). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre no variaron con el año, mientras que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de la ceba fueron mayores en 2007 (figura 6.3).

Los modelos de mezclas (MixSIAR) mostraron que la contribución de las áreas de alimentación difirió entre tejidos/muestras en ambos años de estudio (figuras 6.5 y 6.6). En el caso de las plumas, en 2006 la mayor contribución correspondió a VP (mediana 64% [intervalo de credibilidad del 95%: 37%-86%]) y en menor medida a las MMp (25% [2%-57%]), mientras que en 2007 tanto VP (47% [29%-67%]) como las MMv (43% [17%-64%]) fueron fuentes de alimento relevantes. Para la sangre, en

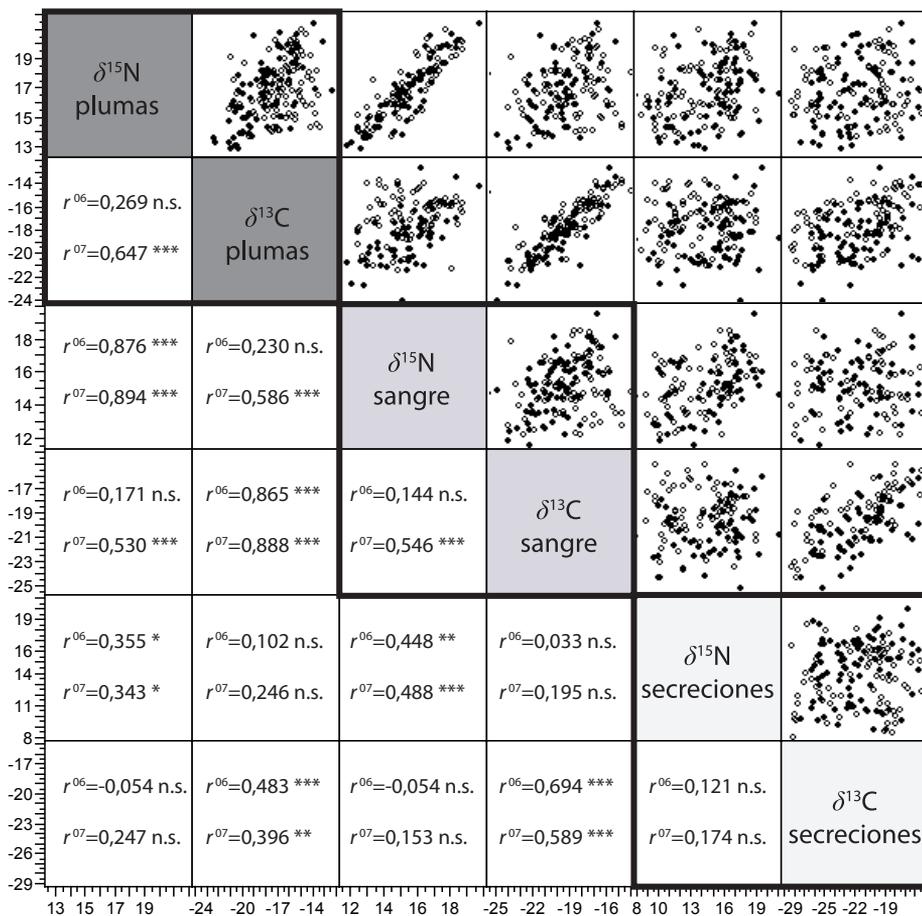


Figura 6.4. Diagramas de dispersión de las relaciones entre  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre de pollos de flamenco y las secreciones producidas por los padres para alimentarlos (semi-matriz superior) en 2006 (círculos blancos) y 2007 (círculos negros). En la semi-matriz inferior se presentan los coeficientes de correlación de Pearson para los datos de 2006 ( $r^{06}$ ) y 2007 ( $r^{07}$ ) así como sus niveles de significación a los que se les aplicó la corrección de Holm (\*\*\*: <0,001; \*\*: <0,005; \*: <0,05; n.s.: >0,05).

2006 las presas de VP (90% [78%-97%]) contribuyeron en mayor medida que las de las MM. En 2007 además de VP (73% [55%-90%]) las presas de las MMp participaron en la composición isotópica de la sangre (23% [3%-44%]). Respecto a las secreciones, en 2007 la principal fuente de alimento fue de VP (97% [83%-100%]) al igual que en 2006 (84% [56%-97%]), aunque en este año las presas consumidas en MMp (13% [1%-44%]) también contribuyeron a la formación de las secreciones.

**Tabla 6.4. Resultados de los análisis de varianza multivariantes (MANOVA) y univariantes (ANOVA) realizados sobre los valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de las plumas y sangre de los pollos así como de las secreciones que les proporcionan los adultos como alimento. Se representan los valores de  $F$  (g.l. numerador, g.l. denominador) y la significación (\*\*\*,  $P<0,001$ ; \*\*,  $P<0,005$ ; \*,  $P<0,05$ ; n.s.,  $P>0,05$ ).**

Muestra	MANOVA	ANOVA	
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Plumas	14,65 (2, 174) ***	27,11 (1, 175) ***	1,27 (1, 175) n.s.
Sangre	6,68 (2, 153) **	12,87 (1, 154) ***	0,24 (1, 154) n.s.
Secreciones	3,10 (2, 156) *	0,00 (1, 157) n.s.	6,10 (1, 157) *

*Relación isótopos estables-condición corporal*

La condición corporal de los pollos se relacionó con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las plumas, no determinándose relaciones significativas con los restantes isótopos de las plumas y la sangre (tabla 6.5). Los pollos presentaron peor condición corporal al incrementar los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las plumas (figura 6.7).

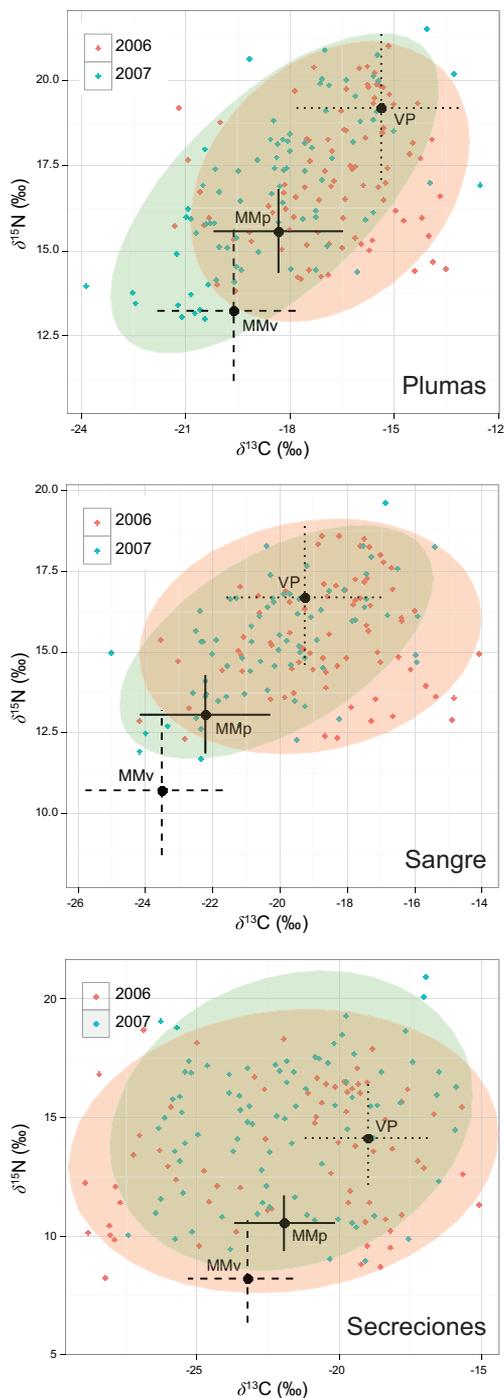
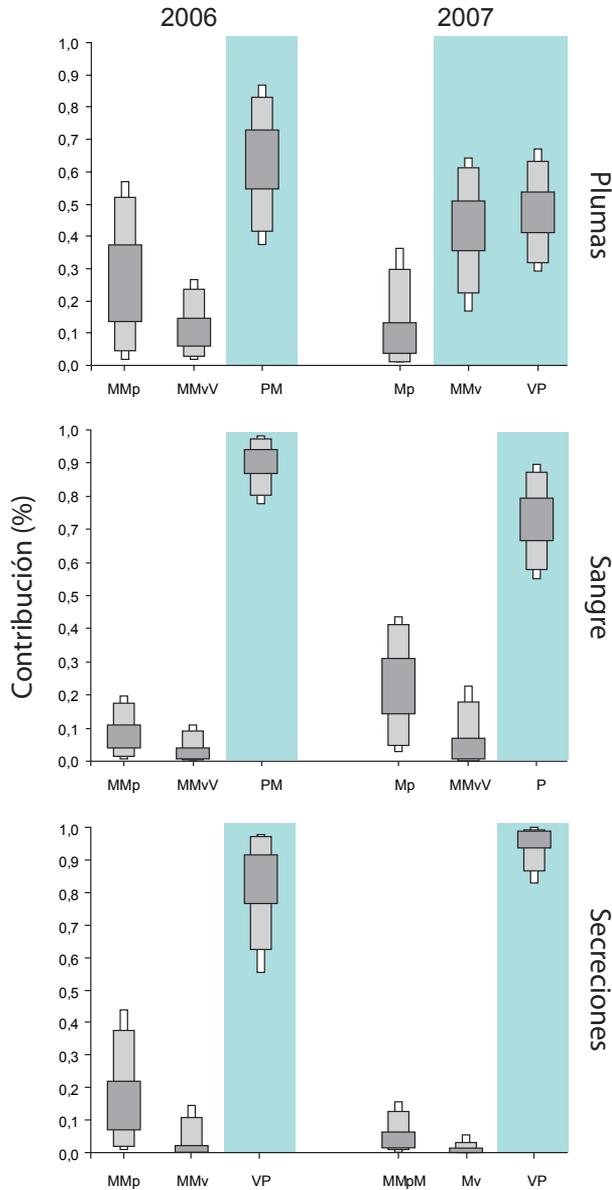


Figura 6.5. Diagramas de los valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de la sangre y las plumas de los pollos y las secreciones proporcionadas por los adultos para alimentarlos en 2006 y 2007. Los valores medios ( $\pm 1$  d.t.) de las presas (símbolos negros) en las marismas del Guadalquivir en primavera (MMp) y verano (MMv) y en Veta la Palma en ambos períodos (VP) han sido ajustados por los factores específicos de fraccionamiento para cada tejido/muestra. Para las plumas y la sangre de los pollos se aplicaron valores de discriminación indirectos. También se representan los valores de las fuentes de alimento cuando se aplicaron valores de discriminación directos en plumas y sangre de los pollos (cuadrados blancos, ver *Material y Métodos*).



**Figura 6.6.** Intervalos de credibilidad (50%, 75% y 95%) de la contribución de cada fuente (Marismas del Guadalquivir en primavera [MMp] y verano [MMv], y Veta la Palma [VP]) a la composición isotópica de la sangre y las plumas de los pollos y a las secreciones proporcionadas por los adultos para alimentarlos. Las áreas azuladas indican las zonas de alimentación disponibles durante el período de integración en los tejidos y las secreciones.

**Tabla 6.5. Resultados del modelo de regresión lineal múltiple de la condición corporal de los pollos de flamenco en 2006 y 2007 en función de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre.**

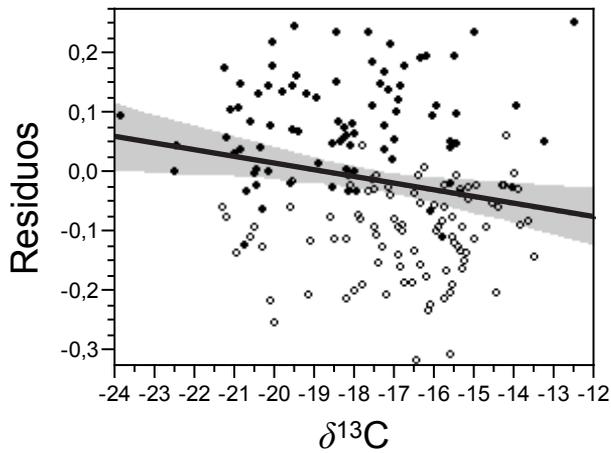
Variable	$\beta$	<i>e.s.</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
$\delta^{13}\text{C}$ pluma	-0,021	0,010	-2,14	0,035
$\delta^{15}\text{N}$ pluma	0,011	0,011	0,980	0,331
$\delta^{13}\text{C}$ sangre	0,008	0,009	0,890	0,375
$\delta^{15}\text{N}$ sangre	-0,001	0,012	-0,10	0,924

### **Discusión**

Los resultados del presente estudio sugieren que los flamencos realizaron una inversión parental flexible dependiente de la disponibilidad interanual de zonas de alimentación. De acuerdo con las predicciones de esta hipótesis, cuando la disponibilidad de zonas de alimentación fue mayor (2007), la frecuencia de aprovisionamiento y la condición de los pollos incrementaron. En esas condiciones los reproductores emplearon principalmente recursos exógenos para criar a los pollos. Por el contrario, en el año seco (2006) el esfuerzo parental disminuyó al igual que la condición corporal de los pollos. Además, los padres movilizaron sus propias reservas corporales para alimentar a los pollos, como sugiere el que los valores isotópicos de las cebras reflejasen alimento adquirido en las MM, cuando en el período de aprovisionamiento a los pollos estos humedales se encontraban secos (véase *Discusión: Valores isotópicos de plumas, sangre y secreciones*).

#### *Distribución de los reproductores en las zonas de alimentación*

Los flamencos cambiaron de hábitats de alimentación a lo largo del período de reproducción, ocupando las marismas temporales al inicio de la reproducción y desplazándose a hábitats



**Figura 6.7. Regresión lineal (I.C. 95%) de la condición corporal (residuos  $\ln[\text{peso}]$  v.s.  $\ln[\text{longitud del tarso}] + \text{tamaño del buche}$ ) de los pollos de flamenco en 2006 (círculos blanco) y 2007 (círculos negros) sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las plumas.**

alternativos cuando aquéllas se secaron. Estos patrones sugieren que las marismas temporales constituyen un hábitat de alimentación de mayor calidad que los humedales permanentes. Patrones de ocupación similares se han determinado para el flamenco en Camarga (Béchet et al. 2009, Yohannes et al. 2014) y para otras especies de aves en Doñana (Rendón et al. 2008, Kloskowski et al. 2009, Ramírez et al. 2012) y otros complejos de humedales (El-Hacen et al. 2014). El sistema de alimentación del flamenco es altamente especializado (Zweers et al. 1995), capturando un amplio rango de tamaños y tipos de presas (Johnson y Cézilly 2007). Esta adaptación debe permitirles explotar un amplio rango de tipos de ambientes acuáticos que los hace menos vulnerable que otras especies de aves acuáticas a la desecación estacional de humedales temporales (Rendón et al 2008).

*Aprovisionamiento y condición corporal de los pollos*

La condición corporal de los pollos de flamenco aumenta con las

precipitaciones (Cézilly et al. 1995, Béchet y Johnson 2008). El porcentaje de pollos cebados durante la noche fue mayor durante el año húmedo, lo que sugiere una mayor frecuencia de aprovisionamiento. La mayor disponibilidad de alimento en el año húmedo pudo determinar que los reproductores restablecieran su condición corporal más rápidamente y aumentaran la frecuencia de aprovisionamiento. Un estudio previo ha sugerido que la proporción de pollos cebados, aunque los datos se hayan tomado en un solo día, puede reflejar los patrones de aprovisionamiento de los reproductores (Rendón et al. 2012). Además, Amat et al. (2007) encontraron una relación entre la frecuencia de aprovisionamiento y la condición corporal empleando parámetros de bioquímica sanguínea de pollos de flamencos durante cuatro años.

A diferencia del patrón general observado para esta especie en humedales donde la superficie de inundación depende de las precipitaciones (Rendón-Martos 1996, Béchet y Johnson 2008), el número de parejas fue menor durante el año húmedo, por lo que no es posible discernir la contribución relativa de la disponibilidad de recursos y de densidad de reproductores sobre la condición de los pollos. No obstante, el número de individuos que ocuparon VP durante la cría de los pollos fue similar durante los dos años de estudio, por lo que parece poco probable que la competencia por el alimento fuera la causante de una menor condición corporal de los pollos durante el año seco.

### *Valores isotópicos de las presas*

Las presas potenciales en VP estuvieron enriquecidas en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  respecto a las MM. Los valores de carbono de las presas de las MM se pueden deber a una mayor influencia de los aportes hídricos provenientes de las precipitaciones respecto a VP, que presenta una mayor influencia marina (Fry 2002). El enriquecimiento en  $\delta^{15}\text{N}$  pudo ser consecuencia de la alta nitrificación de las aguas del estuario de Guadalquivir debida a las prácticas agrícolas (González-Ortegón y Drake 2012). En el presente estudio asumimos que los valores isotópicos de la dieta no variaron entre

años, ya que sólo se pudieron muestrear presas durante 2007. No obstante, como indican Ramírez et al. (2012) para estos mismos humedales, cabe esperar que la variación interanual de los valores isotópicos dentro de cada humedal sea menor que la variación observada en las dietas entre las localidades de alimentación.

### *Valores isotópicos de plumas, sangre y secreciones*

Las proporciones de  $^{13}\text{C}$  de las plumas fueron mayores que las de la sangre, además ambos tejidos estuvieron enriquecidos respecto a las secreciones producidas por los adultos. Las plumas suelen estar enriquecidas en relación a la sangre (Hobson y Clark 1992b, Cherel et al. 2005a, b, Quillfeldt et al. 2008) debido a que se encuentran constituidas principalmente por proteínas (queratina) y a las fuentes de nitrógeno implicadas en su síntesis. El uso de reservas (Cherel et al. 2005a, b) o la tasa de reemplazamiento durante el crecimiento (Bearhop et al. 2000) también pudieron alterar los valores de  $^{15}\text{N}$  de las plumas respecto a la sangre. En el caso de la sangre, el contenido en ácido úrico disminuye el valor de  $^{15}\text{N}$  (Bearhop et al. 2000). En el presente estudio las diferencias de  $^{15}\text{N}$  entre las plumas y la sangre están en el rango encontrado en otras especies de aves (Cherel et al. 2005a, Quillfeldt et al. 2008).

La sangre de los pollos estuvo enriquecida en  $^{13}\text{C}$  respecto a las secreciones en ambos años. En mamíferos se observa un patrón similar de enriquecimiento de carbono en la sangre de las crías respecto a la leche debido a su contenido en grasas (Nelson et al. 1998, Jenkins et al. 2001, Miller et al. 2011). Las secreciones de los flamencos son ricas en lípidos (Ward et al. 2001, Dierenfeld et al. 2009) por lo que sus valores de  $^{13}\text{C}$  debieron estar empobrecidos respecto a los tejidos de los pollos. La sangre de los pollos también estuvo enriquecida en  $^{15}\text{N}$  respecto a las secreciones en el año seco, pero no en el año húmedo. En mamíferos se ha estimado que la los tejidos de las crías se encuentra enriquecida un nivel trófico ( $\sim 3\text{‰}$ ) respecto a la madre (Jenkins et al. 2001). En el flamenco, el valor de discriminación sangre-secreciones fue de  $1,9\text{‰}$  en el año seco

y de 0,6‰ en el año húmedo. Diferencias en la movilización de reservas endógenas por los pollos entre años pudieron causar estas diferencias (véase *Discusión: Variación interanual de los valores isotópicos*).

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  estuvieron correlacionados en las plumas y la sangre de los pollos en el año húmedo pero no en el seco. La falta de correlación entre las concentraciones de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  ha sido atribuida a que las rutas metabólicas de las fuentes del carbono y el nitrógeno a partir de las que sintetizan las proteínas son diferentes (Hobson et al. 2000). El desacoplamiento entre  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  puede ocurrir si uno de los elementos isotópicos proviene de reservas endógenas y el otro de la dieta reciente (Cherel et al. 2002). En el año seco la menor disponibilidad de alimento pudo causar la movilización de carbono de reservas endógenas (p. ej. lípidos) de los adultos y/o los pollos para la formación de las plumas, mientras que el nitrógeno pudo proceder de la dieta. Por el contrario, en el año húmedo las fuentes de carbono y nitrógeno pudieron proceder mayoritariamente de recursos exógenos y, por lo tanto, sus valores estuvieron correlacionados. Los valores isotópicos de la sangre también estuvieron desacoplados en el año seco, pero la correlación en el año húmedo disminuyó respecto a las plumas, debido probablemente a que la sangre reflejó mejor el uso de reservas que las plumas. En el caso de las secreciones, la ausencia de correlación entre  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en ambos años de estudio sugiere que los adultos utilizaron como fuentes de nutrientes tanto las procedentes de reservas endógenas como las de la dieta reciente, independientemente de la disponibilidad anual de recursos. La calidad del alimento proporcionado por los flamencos reproductores difiere entre años (Amat et al. 2007). Hubo una tendencia no significativa a que las secreciones producidas en años húmedos presentasen valores menores de C/N que en años secos, que indicaría un enriquecimiento en lípidos cuando la disponibilidad de alimento es abundante. No obstante, parece que los adultos pudieron mantener la calidad de las cebas relativamente estable en diferentes condiciones de disponibilidad de alimento a través de la movilización de sus reservas endógenas.

La elevada correlación de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $\delta^{15}\text{N}$  entre las plumas y la sangre sugiere que cada pollo mantuvo sus fuentes de nutrientes relativamente estables durante la fase del crecimiento estudiada. Las correlaciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre los tejidos de los pollos y las secreciones fueron menores que entre las plumas y la sangre, aunque siguieron siendo significativas, probablemente por diferencias en las fuentes de alimento empleadas por los adultos a lo largo del período de cría de sus pollos en el caso de las plumas, y a la movilización de reservas de los pollos en el caso de la sangre.

#### *Variación interanual de los valores isotópicos*

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las plumas fueron mayores en el año seco, lo que indica una mayor contribución de presas correspondientes a VP, mientras que en años húmedos una mayor proporción del alimento debió proceder de las MM. El análisis de mezclas muestra que en el año seco las presas de VP contribuyeron en un 64% a la formación de las plumas aunque también contribuyeron de forma significativa los recursos obtenidos en las MM antes de la formación de las plumas (25%). Dada la dependencia de las plumas de los pollos respecto a los recursos dietarios para su formación (Hatch 1995), estos valores isotópicos debieron reflejar en gran medida a la composición de las secreciones o el uso reservas acumuladas por los pollos a corto plazo. Las plumas continúan creciendo incluso en condiciones de ayuno, lo que indica que son estructuras prioritarias en el desarrollo de los individuos (Hatch 1995). En efecto, cuando los recursos son escasos deben destinarse al desarrollo de estructuras que les permitan independizarse del cuidado parental en detrimento de otras estructuras corporales menos críticas (Øyan y Ander-Nilssen 1996, Kitaysky 1999, Reid et al. 2000, Dahdul y Horn 2003). Además, como las plumas están constituidas principalmente por proteínas, su desarrollo debe depender de fuentes de nitrógeno provenientes de la dieta o de reservas a corto plazo (p. ej. músculo, Murphy 1996) ya que no pueden ser suplidas por las reservas de grasa. Nuestros resultados sugieren que en año seco los

adultos movilizaron reservas obtenidas en las marismas temporales al inicio de la cría de los pollos, ya que la desecación estacional de las MM coincidió con el momento en que los pollos desarrollaron las plumas, por lo que los adultos no pudieron alimentarse en ese momento en las MM. En el año húmedo la contribución de los recursos de las MM y de VP fueron similares (43% y 47%, respectivamente), lo que concuerda con la proporción de adultos en ambos humedales durante el período de formación de las plumas (figura 6.1B). Así, los valores isotópicos de las plumas en el año húmedo pueden indicar que los padres obtuvieron alimento directamente del medio y que ni los padres ni los pollos debieron movilizar reservas cuando la disponibilidad de alimento en los humedales temporales fue abundante.

Los valores de  $^{13}\text{C}$  de la sangre de los pollos en el año seco fueron mayores que en el año húmedo. El uso de reservas endógenas ricas en grasas pudieron disminuir los valores isotópicos de los tejidos ya que los lípidos se encuentran empobrecidos en  $^{13}\text{C}$  (DeNiro y Epstein 1977). Además, la incorporación de carbono pobre en  $^{13}\text{C}$  procedente de lípidos para la formación de proteínas puede disminuir los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de la sangre (Williams et al. 2007). Sin embargo, la sangre completa (células y plasma) es poco sensible a las variaciones en los niveles de lípidos en sangre (Cherel et al. 2005a). Incrementos en  $^{13}\text{C}$  relacionados con estrés alimentario han sido documentados en otros estudios. Por ejemplo, Oelbermann (2002) describió en arañas enriquecimiento de  $\delta^{13}\text{C}$  cuando las presas son de mala calidad. En jóvenes de cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) también se ha determinado incremento de  $^{13}\text{C}$  en músculo e hígado relacionado con el vertido del Prestige (Sanpera et al. 2008). Al contrario de las plumas, el enriquecimiento de la sangre en  $^{13}\text{C}$  como consecuencia del ayuno puede estar más relacionado con la metabolización de reservas endógenas (Hatch 1995). Los patrones de aprovisionamiento de los flamencos determinan ayunos periódicos en los pollos (Amat et al. 2007, Rendón et al. 2014). Además, los adultos pueden disminuir la frecuencia de alimentación a los pollos al avanzar el período de cría (Rendón-Martos et al. 2000), por lo que cabe esperar que los pollos

cubran parte de sus requerimientos energéticos con reservas endógenas conforme avanza su desarrollo. VP fue el único humedal donde los adultos pudieron alimentarse en el período de integración de la sangre y la fuente de presas que más contribuyó a su formación en el año seco (90%). No obstante, este valor difiere de la contribución relativa de los humedales a la formación de las secreciones. Tal discrepancia puede deberse a un incremento de  $\delta^{13}\text{C}$  en la sangre de los pollos debido a la movilización de reservas formadas a corto plazo a partir de recursos obtenidos en VP. En el año húmedo además de los recursos de VP, la sangre mostró contribuciones importantes de presas obtenidas por los adultos en la MM durante la primavera (23%). Estas proporciones también contrastan con los valores isotópicos de las secreciones de ese año, que sólo mostraron contribuciones significativas de presas de VP. Cuando la disponibilidad de alimento es abundante los pollos de flamenco podrían acumular una mayor cantidad de reservas al final de su desarrollo, como ocurre en otras especies de aves que habitan ambientes impredecibles (p. ej. Reid et al. 2000), que les permita asegurar la demanda de energía antes de independizarse. En efecto, durante el año húmedo la condición corporal de los pollos fue mayor a la registrada en el año seco, lo que sugiere la acumulación de reservas. Por lo tanto, en años con mayor disponibilidad de alimento los adultos aprovisionaron más frecuentemente a los pollos, que pudieron destinar más recursos a la acumulación de reservas durante el período de crecimiento. Por el contrario, la capacidad de los pollos para acumular reservas en años más secos y presumiblemente con menor disponibilidad de alimento pudo estar más limitada a causa de la menor frecuencia de aprovisionamiento, debiendo movilizar reservas acumuladas a corto plazo durante los períodos de ayuno.

A diferencia de  $\delta^{13}\text{C}$ , los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las plumas y la sangre no variaron entre años, por lo que no parecen estar afectados por la disponibilidad de alimento. En un estudio que comparó valores isotópicos de las plumas de pollos de flamenco entre colonias con diferente número de parejas reproductoras en el Mediterráneo occidental tampoco se pudo determinar diferencias significativas de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (Amat et al.

2009). Existe un nivel de restricción nutricional por debajo del cual las variaciones isotópicas deben ser escasas (Kempster et al. 2007). Los pollos de flamenco están adaptados a períodos de ayuno que no inducen el catabolismo de proteínas (Amat et al. 2007), por lo que es probable que hayan desarrollado mecanismos en respuesta a la falta periódica de alimento. Adaptaciones fisiológicas a ayunos periódicos permiten administrar las reservas endógenas de proteínas en otras especies (Kitaysky et al. 2005), lo que podría explicar la falta de variación de  $\delta^{15}\text{N}$  en los tejidos de los pollos a pesar de las variaciones de recursos entre años.

Las secreciones de los adultos no presentaron diferencias entre años en las proporciones de  $^{13}\text{C}$  pero sí de  $^{15}\text{N}$ . Durante el período de integración de las secreciones los flamencos sólo dispusieron de los humedales persistentes para la alimentarse (esto es, VP), por lo que los valores de  $^{13}\text{C}$  indicarían la explotación de zonas de alimentación similares en ambos años. Los valores de  $^{15}\text{N}$  de las secreciones fueron menores en el año seco, cuando la disponibilidad de alimento fue presumiblemente menor. Cuando el ayuno es moderado los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los tejidos en formación disminuyen (Kempster et al. 2007, Williams et al. 2007, Sears et al. 2009) y sólo un ayuno severo induciría un incremento de  $^{15}\text{N}$  (Hobson y Clark 1992b). El aumento de la eficiencia del uso del nitrógeno puede determinar un menor fraccionamiento y la disminución de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  cuando la restricción de alimento no es severa (Sears et al. 2009). Por otra parte, los menores valores de  $^{15}\text{N}$  pudieron deberse a las fuente empleadas para la formación de las secreciones. En el año seco el 13% de los nutrientes destinados a la formación de las cebas correspondieron a reservas endógenas formadas a partir de la dieta obtenida en las MM en primavera, donde los valores de  $^{15}\text{N}$  fueron menores a los de VP. Por el contrario, las secreciones de los adultos durante el año húmedo se formaron casi exclusivamente a partir de recursos exógenos. Las variaciones del comportamiento alimentario o selección de presas entre individuos también pudieron afectar a los valores de  $^{15}\text{N}$  de las secreciones. Los machos tienen una dieta enriquecida en  $^{15}\text{N}$  respecto a las hembras (Rendón et al. 2014). En nuestro caso, en el año seco el 19%

de las cebas para las que se supo de forma inequívoca el sexo del adulto que las proporcionó (véase Rendón et al. 2014) correspondió a machos, mientras que en el año húmedo el 79% correspondió a machos (prueba de Fisher,  $P < 0,001$ ). Por lo tanto, las diferencias de  $^{15}\text{N}$  en las secreciones pudieron estar parcialmente sesgadas debido a la diferencia entre años en la proporción de sexos de los adultos que proporcionaron esas cebas. No obstante, las hembras reproductoras jóvenes asumen mayores costes de la reproducción que los machos (Tavecchia et al. 2001), por lo que los valores más bajos de  $^{15}\text{N}$  en el año seco podrían ser consecuencia de que las secreciones provinieron de hembras jóvenes que experimentaron niveles de ayuno más pronunciados que los machos. En conclusión, durante el año con menor disponibilidad de alimento no sólo los pollos presentaron una menor condición corporal debido a una menor tasa de aprovisionamiento, sino que los adultos también pudieron sufrir costes debido a que debieron recurrir a sus reservas corporales para aprovisionar a los pollos.

#### *Disponibilidad de áreas de alimentación y esfuerzo parental*

Los valores de  $^{13}\text{C}$  de las plumas fueron los únicos que mostraron una relación significativa con la condición de los pollos. Esta relación pudo deberse a que el período de integración de los isótopos de las plumas fue mayor al de la sangre y por tanto reflejarían mejor que este último tejido las condiciones experimentadas por los pollos durante su desarrollo. La condición nutricional en estadios tempranos de desarrollo condiciona el desarrollo de los pollos en fases posteriores (Krause et al 2009, Honarmand et al. 2010), por lo que los valores isotópicos de las plumas pudieron relacionarse más estrechamente con la condición corporal de los pollos que los valores de la sangre. La relación negativa de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  con la condición de los pollos indica que los pollos con dietas procedentes de las MM presentaron mejor condición corporal que los que obtuvieron el alimento de VP. En Camarga también se ha encontrado una relación entre los valores isotópicos de las plumas y la condición corporal de los pollos de flamenco, que sugiere igualmente que los pollos alimentados

con dietas procedentes de humedales temporales acumulan más reservas que si las dietas provienen de humedales persistentes (Yohannes et al. 2014). En Doñana se han obtenido resultados similares para la gaviota picofina (*Chroicocephalus genei*), que exhibe un mayor éxito de la reproducción y sus pollos presentan mejor condición corporal cuando los valores isotópicos de la sangre indican dietas obtenidas en las MM (Ramírez et al. 2012). Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de los humedales temporales para el desarrollo de la reproducción del flamenco y, probablemente, para otras especies que utilizan las marismas estacionales de Doñana durante la reproducción.

La movilización de reservas por parte de los reproductores durante el año seco pudo deberse al estrés derivado del mantenimiento del aprovisionamiento en condiciones de menor disponibilidad de alimento. No obstante, el uso de reservas endógenas no implica una reducción significativa de la condición de los adultos, como se ha documentado en otras especies longevas (p. ej. Weimerskich et al. 2001). En nuestro caso, la disminución de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las secreciones en el año más seco sugieren que las condiciones experimentadas no fueron severas (Sears et al. 2009). En este sentido, los flamencos reproductores no parecen disminuir sus reservas hasta el punto de comprometer su supervivencia, como indica el escaso efecto que tiene la reproducción sobre la supervivencia (Cézilly et al. 1996). Sin embargo, se ha comprobado que hembras jóvenes que crían por primera vez pueden disminuir su supervivencia (Tavecchia et al. 2001), probablemente por la menor experiencia/calidad y capacidad para conservar las reservas corporales (Johnson y Cézilly 2007).

### *Implicaciones para la conservación*

El estudio conjunto de la frecuencia de aprovisionamiento, la condición de los pollos y la firma isotópica de plumas y sangre de los pollos y de las secreciones de los adultos, sugiere que los flamencos maximizan el esfuerzo parental en función de la condición de los padres y de los pollos. No obstante, la capacidad de regular el aprovisionamiento de alimento

respecto a los requerimientos de los pollos dependió anualmente de la disponibilidad de humedales temporales.

La gestión adecuada de arrozales o piscifactorías se ha considerado una alternativa a la pérdida de humedales naturales (Elphic 2000). Los humedales del delta del Guadalquivir han sufrido profundas transformaciones (Serrano et al. 2006) que han modificado la dinámica espacio-temporal de la comunidad de aves acuáticas (Rendón et al. 2008, Kloskowski et al. 2009, Toral y Figuerola 2010, Toral et al. 2011, Márquez-Ferrando et al. 2014). A pesar de que los humedales artificiales suponen la única opción para conservar aves acuáticas en ambientes altamente transformados (Béchet et al. 2012), cada vez existen más evidencias que ponen de manifiesto que los humedales artificiales no compensan por completo los valores funcionales los humedales naturales (Ramírez et al. 2012, Yohannes et al. 2014). Los resultados del presente estudio apuntan en este mismo sentido.

### **Bibliografía**

- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Biol. Cons.*, 125: 183-192.
- Amat, J.A., Hortas, F., Arroyo, G.M., Rendón, M.A., Ramírez, J.M., Rendón-Martos, M., Perez-Hurtado, A., Garrido, A. 2007. Interannual variations in feeding frequencies and food quality of greater flamingo chicks (*Phoenicopterus roseus*): evidence from plasma chemistry and effects on body condition. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.*, 147: 569-576.
- Amat, J. A., Rendón-Martos, M., Rendón, M.A., Garrido, A., Ramírez, J.M., Baccetti, N., Samraoui, B., Vidal, F., Béchet, A. y Balkiz, Ö. 2009. Foraging ecology of breeding Greater Flamingos in the Mediterranean Basin: preliminary results from a study using stable isotopes. *Flamingo*, 1: 17-19.
- Barrett, R.T., Camphuysen, K.C., Anker-Nilssen, T., Chardine, J.W., Furness, R.W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M.F., Montevecchi, W.A. y Veit, R.R. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 1675-1691.
- Baduini C.L., Hyrenbach K.D. 2003. Biogeography of procellariiform foraging strategies: does ocean productivity influence provisioning? *Mar. Ornithol.*, 31: 101-112.
- Bearhop, S., Thompson, D.R., Waldron, S., Russell, I., Alexander, G. y Furness, R.W. 1999. Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *J. Appl. Ecol.*, 36: 75-84.
- Bearhop S., Teece, M.A., Waldron, S. y Furness, R.W. 2000. Influence of lipid and uric acid on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of avian blood: implications for trophic studies. *Auk*, 117: 504-507.
- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S.C. y Furness, R.W. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol. Biochem. Zool.*, 75: 451-458.

- Bearhop, S., Phillips, R.A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D.A. y Croxall, J.P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Mar. Eco. Prog. Ser.*, 311: 157-164.
- Béchet A. y Johnson, A.R. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhone delta, southern France). *Ibis*, 150: 69-79.
- Béchet, A., Germain, C., Sandoz, A., Hirons, G.J., Green, R.E., Walmsley, J.G. y Johnson, A.R. 2009. Assessment of the impacts of hydrological fluctuations and salt pans abandonment on Greater flamingos in the Camargue, South of France. *Biodivers. Conserv.*, 18: 1575-1588.
- Béchet, A., Rendón-Martos, M., Rendón, M.A., Amat, J.A., Johnson, A.R. y Gauthier-Clerc, M. 2012. Global economy interacts with climate change to jeopardize species conservation: the case of the greater flamingo in the Mediterranean and West Africa. *Environ. Conserv.*, 39: 1-3.
- Boggs, C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Funct. Ecol.*, 6: 508-518
- Ceia, F.R., Phillips, R.A., Ramos, J.A., Cherel, Y., Vieira, R.P., Richard, P. y Xavier, J.C. 2012. Short- and long-term consistency in the foraging niche of wandering albatrosses. *Mar. Biol.*, 159: 1581-1591.
- Cézilly, F., Boy, V., Green, R.E., Hirons, G.J. y Johnson, A.R. 1995. Interannual variation in greater flamingo breeding success in relation to water levels. *Ecology*, 76: 20-26.
- Cézilly, F., Viallefont, A., Boy, V. y Johnson, A.R. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. *Ecology*, 77: 1143-1150.
- Chaurand, T. y Weimerskirch, H. 1994. The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *J. Anim. Ecol.*, 63: 275-282.
- Cherel, Y., Pütz, K. y Hobson, K. A. 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, southern Atlantic

- Ocean. *Polar Biol.*, 25: 898-906.
- Cherel, Y., Hobson, K.A. y Hassani, S. 2005a. Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiol. Biochem. Zool.*, 78:106-115.
- Cherel Y., Hobson K.A., Bailleul F. y Groscolas R. 2005b. Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology*, 86: 2881-2888.
- Cruz, L.L., McGill, R.A., Goodman, S.J. y Hamer, K.C. 2012. Stable isotope ratios of a tropical marine predator: confounding effects of nutritional status during growth. *Mar. Biol.*, 159: 873-880.
- Dahdul, W. M. y Horn, M. H. 2003. Energy allocation and postnatal growth in captive elegant tern (*Sterna elegans*) chicks: responses to high-versus low-energy diets. *Auk*, 120: 1069-1081.
- Dehnhard, N. y Hennicke, J. C. 2013. Leucocyte profiles and body condition in breeding brown boobies and red-tailed tropicbirds: effects of breeding stage and sex. *Aust. J. Zool.*, 61: 178-185.
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197: 182-191.
- Deville, A.S., Labaude, S., Robin, J.P., Béchet, A., Gauthier-Clerc, M., Porter, W., Fitzpatrick, M., Mathewson, P. y Grémillet, D. 2014. Impacts of extreme climatic events on the energetics of long-lived vertebrates: the case of the greater flamingo facing cold spells in the Camargue. *J. Exp. Biol.*, 217: 3700-3707.
- Díaz-Delgado R., Aragonés D., Amezttoy y I., Bustamante J. 2010. Monitoring marsh dynamics through remote sensing. - En: C. Hurford, M. Schneider y I Cowx, (eds.). *Conservation monitoring in freshwater habitats: A practical guide and case studies*. Springer, Dordrecht, pp. 325-337.
- Dierenfeld, E.S., Macek, M., Snyder, T., Vince, M. y Sheppard, C. 2009. A simple and effective egg-based hand-rearing diet for flamingos. - En: M. Clauss, A. Fidgett, T. Huisman, G. Jansen y J. Nijboer, (eds.). *Zoo Animal Nutrition IV*. Filander Verlag, Fürth, pp. 37-46.
- Drago, M., Cardano, L., Aguilar, A., Crespo, E.A., Ameghino, S. y Garcia, N. 2010. Diet of lactating South American sea lions, as inferred from

- stable isotopes, influences pup growth. *Mar. Mamm. Sci.*, 26: 309–323.
- Drent, R.H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Ducatez, S., Dalloyau, S., Richard, P., Guinet C. y Cherel, Y. 2008. Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. *Mar. Biol.*, 155: 413-420.
- El-Hacen, E.H.M., Piersma, T., Jouta, J., Overdijk, O. y Lok, T. 2014. Seasonal variation in the diet of spoonbill chicks in the Wadden Sea: a stable isotopes approach. *J. Ornithol.*, 155: 611-619.
- Elphick, C.S. 2000. Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. *Conserv. Biol.*, 14:181-191
- Eraud, C., Dorie, A., Jacquet, A. y Faivre, B. 2008. The crop milk: a potential new route for carotenoid-mediated parental effects. *J. Avian Biol.*, 39: 247-251.
- Erikstad, K.E., Asheim, M., Fauchald, P., Dahlhaug, L., Tveraa, T. y Dahlhaug, P. 1997. Adjustment of parental effort in the puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 40: 95-100.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. y Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds; the influence of environmental variability. *Ecology*, 79: 1781-1788.
- Forero, M.G., González-Solís, J., Hobson, K.A., Donázar, J.A., Bertellotti, M., Blanco, G. y Bortolotti, G.R. 2005. Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 296: 107-113.
- Frisch, D., Rodríguez-Pérez, H. y Green, A.J. 2006. Invasion of artificial ponds in Doñana Natural Park, south–west Spain, by an exotic estuarine copepod. *Aquat. Conserv.*, 16: 483-492.
- Fry, B. 2002. Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: a conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries*, 25: 264-271.
- Gelman, A. y Rubin, D. B. 1992. Inference from iterative simulation using

- multiple sequences. *Stat. Sci.*, 7: 457-472.
- Gillespie, M.J., Crowley, T.M., Haring, V.R., Wilson, S.L., Harper, J.A., Payne, J.S., Green, D., Monaghan, P., Donald, J.A., Nicholas, K.R. y Moore, R.J. 2013. Transcriptome analysis of pigeon milk production-role of cornification and triglyceride synthesis genes. *BMC genomics*, 14: 169.
- Golet, G.H. y Irons, D.B. 1999. Raising young reduces body condition and fat stores in Black-legged Kittiwakes. *Oecologia*, 120: 530-538.
- Golet, G.H., Irons, D.B. y Costa, D.P. 2000. Energy costs of chick rearing in black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*). *Can. J. Zool.*, 78: 982-991.
- González-Ortegón, E., Walton, M.E.M., Moghaddam, B., Vilas, C., Prieto, A., Kennedy, H. A., Pedro-Cañavate, J. y Le Vay, L. 2015. Flow regime in a restored wetland determines trophic links and species composition in the aquatic macroinvertebrate community. *Sci. Total Environ.*, 503: 241-250.
- Granadeiro, J.P., Nunes, M., Silva, M.C. y Furness, R.W. 1998. Flexible foraging strategy of Cory's shearwater *Calonectris diomedea* during the chick rearing period. *Anim. Behav.*, 56: 1169-1176.
- Hamer, K.C. y Furness, R.W. 1991. Age-specific breeding performance and reproductive effort in great skuas *Catharacta skua*. *J. Anim. Ecol.*, 60: 693-704.
- Hamer, K.C., Schreiber, E.A. y Burger, J. 2001. Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in Seabirds. - En: E.A. Schreiber y J. Burger (eds.). *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Ratón, pp. 217- 261.
- Hatch, K.A., Sacksteder, K.A., Treichel, I.W., Cook, M.E. y Porter, W.P. 1995. Early detection of catabolic state via change in  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of blood proteins. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 212: 719-726.
- Hobson, K.A. 1987. Use of stable-carbon isotope analysis to estimate marine and terrestrial protein content in gull diets. *Can. J. Zool.*, 65: 1210-1213.
- Hobson, K.A. 1993. Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Mar. Ecol.Prog.*

- Ser.*, 95: 7-18.
- Hobson, K.A. y Clark, R.G. 1992a. Assessing avian diets using stable-isotope analysis. I.: Turnover of carbon-13. *Condor*, 94: 181-188.
- Hobson, K.A. y Clark, R.G. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: Factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, 94: 189-197.
- Hobson, K.A., Alsaukas, R.T. y Clark, R.G. 1993. Stable nitrogen enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. *Condor*, 95: 388-394.
- Hobson, K.A., Gloutney, M.L. y Gibbs, H.L. 1997. Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Can. J. Zool.*, 75: 1720-1723.
- Hobson, K. A. McLellan, B. N. y Woods, J.G. 2000. Using stable carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) isotopes to infer trophic relationships among black and grizzly bears in the upper Columbia River basin, British Columbia. *Can. J. Zool.*, 78: 1332-1339.
- Honarmand, M., Goymann, W. y Naguib, M. 2010. Stressful dieting: nutritional conditions but not compensatory growth elevate corticosterone levels in zebra finch nestlings and fledglings. *PLoS One*, 5(9): e12930.
- Horseman, N.D. y Will, C.L. 1984. Characterization of lipid storage associated proteins induced in crop tissue by prolactin. *J. Comp. Physiol. B*, 154: 237-242.
- Horseman, N.D. y Buntin, J.D. 1995. Regulation of pigeon crop milk secretion and parental behaviors by prolactin. *Ann. Rev. Nutr.*, 15: 213-238.
- Jaeger, A., Blanchard, P., Richard, P. y Cherel, Y. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Mar. Biol.*, 156: 1233-1240.
- Jenkins, S.G., Partridge, S.T., Stephenson, T.R., Farlry, S.D. y Robbins, C.T. 2001. Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates and nursing offspring. *Oecologia*, 129: 336-341.

- Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2007. *The Greater Flamingo*. T & AD Poyser, London.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can. J. Zool.*, 78: 1-27.
- Kempster, B., Zanette, L., Longstaffe, F.J., MacDougall-Shackleton, S.A., Wingfield, J. C. y Clinchy, M. 2007. Do stable isotopes reflect nutritional stress? Results from a laboratory experiment on song sparrows. *Oecologia*, 151: 365-371.
- Kitaysky, A.S., Romano, M.D., Piatt, J.F., Wingfield, J.C. y Kikuchi, M. 2005. The adrenocortical response of tufted puffin chicks to nutritional deficits. *Horm. Behav.*, 47: 606-619.
- Kitaysky, A.S. 1999. Metabolic and developmental responses of alcid chicks to experimental variation in food intake. *Physiol. Biochem. Zool.*, 72: 462-473.
- Kloskowski, J., Green, A.J., Polak, M., Bustamante, J. y Krogulec, J. 2009. Complementary use of natural and artificial wetlands by waterbirds wintering in Doñana, south-west Spain. *Aquat. Conserv.*, 19: 815-826.
- Kurle, C. M. y Worthy, G. A. 2002. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236: 289-300.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. y Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.*, 62: 67-118.
- Levi, W. 1977. *The Pigeon*. Sumter, S.C.: Levi Publishing Co, Inc. Sumter.
- Magrath, M.J.L., Van Lieshout, E., Pen, I., Visser, G.H. y Komdeur, J. 2007. Estimating expenditure on male and female offspring in a sexually size-dimorphic bird: a comparison of different methods. *J. Anim.Ecol.*, 76: 1169-1180.
- Márquez-Ferrando, R., Figuerola, J., Hooijmeijer, J.C. y Piersma, T. 2014. Recently created man-made habitats in Doñana provide alternative wintering space for the threatened Continental European black-tailed godwit population. *Biol. Cons.*, 171: 127-135.

- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 18: 453-487.
- Miller, J.F., Millar, J.S. y Longstaffe, F.J. 2011. Stable nitrogen and carbon isotope discrimination between juveniles and adults in an income-breeding small mammal (*Peromyscus maniculatus*). *Mamm. Biol.*, 76: 563-569.
- Mizutani, H., Fukuda, M. y Kabaya, Y. 1992. <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology*, 73: 1391-1395.
- Møller, A.P., Hobson, K.A., Mousseau, T.A. y Peklo, A.M. 2006. Chernobyl as a population sink for barn swallows: tracking dispersal using stable-isotope profiles. *Ecol. Appl.*, 16: 1696-1705.
- Murphy, M.E. 1996. Energetics and nutrition of molt. - En: C. Carey, (ed.). *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, New York, pp. 31-60.
- Navarro, J. y González-Solís, J. 2007. Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia*, 151: 150-160.
- Navarro, J., Oro, D., Bertolero, A., Genovart, M., Delgado, A. y Forero, M.G. 2010. Age and sexual differences in the exploitation of two anthropogenic food resources for an opportunistic seabird. *Mar. Biol.*, 157: 2453-2459.
- Nelson, D.E., Angerbjorn, A., Liden, K. y Turk, I. 1998. Stable isotopes and the metabolism of the European cave bear. *Oecologia*, 116: 177-181.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. 1. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.*, 53: 479-496
- Ochoa, F.D.C. y Reinoso, J.M. 1997. Model of long-term water-table dynamics at Doñana National Park. *Water. Res.*, 31: 2586-2596.
- Oelbermann, K. y Scheu, S. 2002. Stable isotope enrichment ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: *Lycosidae*): effects of prey quality. *Oecologia*, 130: 337-344.
- Oftedal, O.T. 2000. Use of maternal reserves as a lactation strategy in

- large mammals. *Proc. Nutr. Soc.*, 59: 99-106.
- Oro, D., Pradel, R. y Lebreton, J.D. 1999. Food availability and nest predation influence life history traits in Audouin's gull, *Larus audouinii*. *Oecologia*, 118: 438-445.
- Orr, A.J., Newsome, S.D., Laake, J.L., VanBlaricom, G.R. y DeLong, R.L. 2012. Ontogenetic dietary information of the California sea lion (*Zalophus californianus*) assessed using stable isotope analysis. *Mar. Mam. Sci.*, 28: 714-732.
- Øyan, H.S. y Anker-Nilssen, T. 1996. Allocation of growth in food-stressed Atlantic Puffin chicks. *Auk*, 113: 830-841.
- Phillips, D.L. y Gregg, J.W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*: 127: 171-179.
- Phillips, D.L. y Koch, P.L. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 130: 114-125.
- Pinaud, D. y Weimerskirch, H. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos*, 99: 141-150.
- Polito, M.J. y Goebel, M.E. 2010. Investigating the use of stable isotope analysis of milk to infer seasonal trends in the diets and foraging habitats of female Antarctic fur seals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 395: 1-9.
- Prevost, J. 1962. *Histologie de la secretion œsophagienne du manchot empereur*. Proceedings of the 13th international ornithological congress, 2: 1085-1094.
- Quillfeldt, P., Bugoni, L., McGill, R.A.R., Masello, J.F. y Furness, R.W. 2008. Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: implications for food web studies. *Mar. Biol.*, 155: 593-598.
- Ramírez, F., Navarro, J., Afán, I., Hobson, K.A., Delgado y A., Forero, M.G. 2012. Adapting to a changing world: unraveling the role of man-made habitats as alternative feeding areas for slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*). *PLoS ONE*, 7(10): e47551.
- Ramo, C., Aguilera, E., Figuerola, J., Máñez, M. y Green, A.J. 2013. Long-term population trends of colonial wading birds breeding in

- Doñana (SW Spain) in relation to environmental and anthropogenic factors. *Ardeola*, 60: 305-326.
- Reid, K., Prince, P.A. y Croxall, J.P. 2000. Fly or die: the role of fat stores in the growth and development of Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma* chicks. *Ibis*, 142: 188-198.
- Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. y Monaghan, P. 2003. Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J. Anim. Ecol.*, 72: 36-46.
- Rendón, M.A., Green, A.J., Aquilera, E. y Almaraz, P. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biol. Conserv.*, 141: 1371-1388.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Guerrero, J.C., Rendón-Martos, M. y Amat, J.A. 2012. Crop size as an index of chick provisioning in the Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus*. *Ibis*, 154: 379-388.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Rendón-Martos, M., Ramírez, J. M. y Amat, J.A. 2014. Assessing sex-related chick provisioning in greater flamingo *Phoenicopterus roseus* parents using capture-recapture models. *J. Anim. Ecol.*, 83: 479-490.
- Rendón-Martos, M. 1996. *La laguna Fuente de Piedra en la dinámica de la población de flamencos (Phoenicopterus ruber roseus) del Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Amat, J.A. 2009. El flamenco común. - En: M. Máñez y M. Rendón-Martos, (eds.). *El morito, la espátula y el flamenco en España. Población en 2007 y método de censo*. SEO/BirdLife, Madrid, pp. 57-93.
- Rendón-Martos, M., Vargas, J.M., Rendón, M.A., Garrido, A. y Ramírez, J.M., 2000. Nocturnal movements of breeding Greater Flamingos in southern Spain. *Waterbirds*, 23 (Spec. Publ. 1): 9-19.
- Ricklefs, R.E. 1987. Response of adult Leach's storm-petrels to increased food demand at the nest. *Auk*, 104: 750-756
- Rodríguez-Pérez, H. y Green, A.J. 2006. Waterbird impacts on widgeongrass *Ruppia maritima* in a Mediterranean wetland: comparing

- bird groups and seasonal effects. *Oikos*, 112: 525-534.
- Rodríguez-Pérez, H., Green, A. J. y Figuerola, J. 2007. Effects of Greater flamingo *Phoenicopterus ruber* on macrophytes, chironomids and turbidity in natural marshes in Doñana, SW Spain. *Fundam. Appl. Limnol.*, 170: 167-175.
- Sanpera, C., Valladares, S. Moreno, R., Ruiz X. y Jover, L. 2008. Assessing the effects of the Prestige oil spill on the European shag (*Phalacrocorax aristotelis*): trace elements and stable isotopes. *Sci. Total Environ.*, 407: 242-249.
- Sæther, B.E., Andersen, R. y Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33: 147-150.
- Sears, J., Hatch, S.A. y O'Brien, D.M. 2009. Disentangling effects of growth and nutritional status on seabird stable isotope ratios. *Oecologia*, 159: 41-48.
- Serrano, L., Reyes, I., Reina, M., Martín, G., Toja, J., Arechederra, A., León, D. y Martín, L.S. 2006. The aquatic systems of Doñana (SW Spain): watersheds and frontiers. *Limnetica*, 25: 11-32.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51: 3-47.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories (Vol. 249)*. Oxford University Press. Oxford.
- Stock, B.C. y Semmens, B.X. 2013. *MixSIAR GUI user manual: version 1.0*. <http://conserver.iugo-cafe.org/user/brice.semmens/MixSIAR>
- Studer-Thiersch, A. 1967. Beitrage zur brutbiologie der flamingos (*Gattung phoenicopterus*). *Zool. Gart.*, 34: 159-229.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology*, 82: 165-174.
- Toral, G.M., Aragonés, D., Bustamante, J. y Figuerola, J. 2011. Using Landsat images to map habitat availability for waterbirds in rice fields. *Ibis*, 153: 684-694.

- Toral, G. M. y Figuerola, J. 2010. Unraveling the importance of rice fields for waterbird populations in Europe. *Biodivers. Conserv.*, 19: 3459-3469.
- Tveraa, T., Sæther, B.E., Aanes, R. y Erikstad, K.E. 1998. Regulation of food provisioning in the Antarctic petrel; the importance of parental body condition and chick body mass. *J. Anim. Ecol.*, 67: 699-704.
- Vanderklift, M.A. y Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169-182.
- Votier, S.C., Bearhop, S., Witt, M.J., Inger, R., Thompson, D. y Newton, J. 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *J. Appl. Ecol.*, 47: 487-497.
- Walton, M.E.M., Vilas, C., Cañavate, J.P., González-Ortegón, E., Prieto, A., van Bergeijk, S.A., Green A.J., Librero, M., Mazuelos, N. y Le Vay, L. 2015. A model for the future: Ecosystem services provided by the aquaculture activities of Veta la Palma, Southern Spain. *Aquaculture*, 448: 382-390.
- Ward, A. M., Hunt, A., Maslanka, M. y Brown, C. 2001. Nutrient composition of American flamingo crop milk. - En: M. S. Edwards, K. J. Lisi, M. L. Schlegel y R. E. Bray (eds.). *Proc 4th Conf AZA Nutr Advis Group*, Lake Buena Vista, pp. 187-193.
- Weimerskirch, H. 1998. How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J. Anim. Ecol.*, 67: 99-109.
- Weimerskirch H, 1999. The role of body condition in breeding and foraging decision in albatrosses and petrels. *Proc. Intl .Ornithol. Congr.*, 22: 1178-1189.
- Weimerskirch, H., Fradet, G. y Cherel, Y. 1999. Natural and experimental changes in chick provisioning in a long-lived seabird, the Antarctic prion. *J. Avian Biol.*, 30: 165-174.
- Weimerskirch, H., Zimmerman, L. y Prince, P.A. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.*, 12: 22-30.

- Weimerskirch, H., Ancel, A., Caloin, M., Zahariev, A., Spagiari, J., Kersten, M. y Chastel, O. 2003. Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *J. Anim. Ecol.*, 72: 500-508.
- Weiser, E.L. y Powell, A.N. 2011. Evaluating gull diets: a comparison of conventional methods and stable isotope analysis. *J. Field Ornithol.*, 82: 297-310.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100: 687-690.
- Williams, C.T., Buck, C.L., Sears, J. y Kitaysky, A.S. 2007. Effects of nutritional restriction on nitrogen and carbon stable isotopes in growing seabirds. *Oecologia*, 153: 11-18.
- Yohannes, E., Arnaud, A. y Béchet, A. 2014. Tracking variations in wetland use by breeding flamingos using stable isotope signatures of feather and blood. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 13: 11-18.
- Zenteno, L., Crespo, E., Vales, D., Silva, L., Saporiti, F., Oliveira, L.R., Secchi, E.R., Drago, M., Aguilar, A. y Cardona, L. 2014. Dietary consistency of male South American sea lions (*Otaria flavescens*) in southern Brazil during three decades inferred from stable isotope analysis. *Mar. Biol.*, 162: 275-289.
- Zweers, G., De Jong, F., Berkhoudt, H. y Berge, J. V. 1995. Filter feeding in flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *Condor*, 9: 297-324.



# *Capítulo 7*

## **Discusión general**



Existen evidencias de que las especies longevas asignan un esfuerzo parental fijo para maximizar el éxito de su reproducción a largo plazo, de forma que los individuos reproductores preservan su supervivencia en lugar de maximizar su fecundidad a corto plazo (Sæther et al. 1993, Hamer y Hill 1994, Bolton 1995). Los resultados del presente estudio, no obstante, ponen de manifiesto que los flamencos regularon diferentes componentes del cuidado parental dependiendo de la disponibilidad de recursos, los requerimientos de los pollos y la calidad/experiencia de los reproductores. Por lo tanto, como predicen modelos teóricos para especies longevas que habitan ambientes variables (Erikstad et al 1998), los flamencos parecen desarrollar un nivel de esfuerzo parental flexible.

#### *Contribución de recursos endógenos y exógenos a la reproducción*

Los organismos pueden desacoplar, al menos parcialmente, la reproducción de la disponibilidad de alimento mediante el uso de reservas corporales previamente acumuladas. En ambientes estacionales donde la disponibilidad de alimento es limitada, la acumulación de reserva determinaría la decisión de iniciar la reproducción (Jönsson 1997) y el esfuerzo parental (Varpe et al. 2009). Los flamencos destinaron recursos endógenos y exógenos (*partial capital breeder*) para la formación de los huevos, por lo que la disponibilidad de alimento en las zonas de invernada y reproducción debió condicionar la decisión de iniciar la reproducción (capítulo 2). Nuestro estudio evidencia que los recursos obtenidos durante la invernada fueron los que más contribuyeron a la formación de los huevos. Este resultado concuerda con estudios previos que relacionaron la disponibilidad de zonas de alimentación en fases tempranas de la reproducción con el número de parejas reproductoras de flamenco (Cézilly et al. 1996, Rendón-Martos 1996, Béchet y Johnson 2008). Efectivamente, el número de parejas que se reproducen en la laguna de Fuente de Piedra depende de las precipitaciones en el área de Doñana durante la invernada (Rendón-Martos 1996).

El tamaño de los huevos se relacionó con el tipo de humedal donde

los flamencos se alimentaron (capítulo 2). Cuando la proporción de recursos destinados a la formación de los huevos provino principalmente de humedales temporales, el tamaño de aquellos fue mayor que si la dieta provino de humedales persistentes (principalmente salinas). Los huevos de mayor tamaño pueden contener más reservas o ser de mejor calidad e influir sobre éxito de eclosión y la supervivencia de los pollos al menos durante las fases iniciales de su desarrollo (Parsons 1970, Williams 1994, Amat et al. 2001), si bien dicho efecto puede verse afectado por la calidad o condición de los reproductores (p. ej. Reid y Boersman 1990, Bolton 1991, Blomqvist et al. 1997).

El alimento obtenido en la colonia también contribuyó parcialmente a la formación de los huevos (capítulo 2). En Fuente de Piedra no se ha determinado un efecto significativo de los niveles de inundación de la laguna sobre el número de parejas reproductoras (Rendón-Martos 1996), por lo que la disponibilidad de alimento en la colonia no parece afectar a la capacidad de los reproductores para realizar la puesta del huevo. Sin embargo, la disponibilidad de alimento en la colonia podría afectar al esfuerzo parental durante la incubación de las parejas que se incorporan más tardíamente a la reproducción. El uso de reservas para la formación de los huevos debe permitir a las hembras realizar la puesta poco tiempo después de su llegada a la colonia, pero si se ven forzadas a criar más tarde podrían compensar la pérdida de reservas mediante el uso de recursos exógenos (Ryder 1970). No obstante, en aves acuáticas que habitan ambientes estacionales se ha comprobado que las hembras que realizan puestas tardías tienden a utilizar más reservas endógenas para la formación de los huevos, (Bêty et al. 2003, Gauthier et al. 2003, Sénéchal et al. 2011). En el caso del flamenco cabe esperar un patrón similar de incremento del uso de reservas endógenas conforme se retrasa la fecha de puesta debido a que el alimento en la colonia disminuye con la desecación estacional de la laguna (García y Niell 1993). Esto puede determinar que los padres que se incorporan más tardíamente a la reproducción deban afrontar el período de incubación con menos reservas. En Fuente de Piedra la deserción de la incubación disminuye con el nivel de la laguna durante

las fases iniciales de la reproducción (Rendón-Martos 1996), por lo que la disponibilidad de alimento en la colonia puede condicionar parcialmente el abandono temprano de la reproducción. En Camarga, donde la colonia de reproducción se localiza en unas salinas artificiales con niveles de inundación más estables (Rendón-Martos y Johnson 1996), el éxito de la reproducción no se encuentra relacionado con las precipitaciones (Cézilly et al. 1995).

La proporción de recursos endógenos y exógenos que las hembras destinan a la formación de los huevos podría variar en relación a la calidad/experiencia de los padres. La competencia por los sitios de cría relega a los individuos más jóvenes a criar más tarde (Rendón et al. 2001) cuando la disponibilidad de alimento en la laguna es menor. Por lo tanto, la interacción entre la menor calidad/experiencia de los reproductores y la menor disponibilidad de alimento puede explicar por qué los padres más jóvenes presentan una mayor tasa de deserción de la incubación (Schmaltz et al. 2011) y de la cría de los pollos (capítulo 3).

### *Patrones de aprovisionamiento de alimento*

El tamaño de puesta óptimo se ha relacionado con la capacidad de los padres para obtener alimento para criar con éxito a sus pollos (Lack 1947). Para especies longevas con escasa fecundidad, como los flamencos, modelos teóricos predicen que la cría de los pollos debe suponer un período de elevado gasto energético como consecuencia de la variabilidad en la disponibilidad de recursos (Erikstad et al. 1998, Orzack y Tuljapurkar 2001). Para entender los factores que contribuyeron a la regulación del esfuerzo parental durante la cría de los pollos fue necesario considerar diferentes componentes del esfuerzo parental, como han puesto de manifiesto otros estudios realizados en especies que se alimentan desde un sitio central (Granadeiro et al. 1999, Weimerskirch et al. 2000, 2001, Huin 2000, Suryan et al. 2002). Concretamente, en el presente estudio se han analizado los movimientos de los padres (capítulo 3), la frecuencia y cantidad de alimento proporcionada a los pollos (capítulos 4 y 5) y su

interacción con factores intrínsecos y extrínsecos a los padres (capítulos 3, 5 y 6).

Debido a que los flamencos reproductores en Fuente de Piedra se alimentan en humedales distantes de la colonia, la duración de las estancias de los padres en las zonas de alimentación debió ser consecuencia del balance entre el tiempo necesario para que los padres cubrieran sus requerimientos energéticos y la necesidad de regresar a la colonia para aprovisionar a sus pollos. Distintos factores intrínsecos y extrínsecos afectaron a la frecuencia de los movimientos entre las zonas de alimentación y la colonia durante la cría de los pollos (capítulos 3 y 5). La duración de la estancia en las zonas de alimentación sólo dependió del sexo de los reproductores, y fue menor para las hembras que se ausentaron de la colonia ~2 días menos que los machos (capítulo 3). Nuestros resultados no permitieron establecer de forma inequívoca las causas de esta diferencia entre ambos miembros de la pareja. Una explicación podría ser que las hembras se alimentaron más eficientemente que los machos y pudieron reponer sus reservas más rápidamente antes de regresar a la colonia. Las zonas de alimentación de los flamencos durante la cría de los pollos no varían entre sexos como indican tanto el seguimiento mediante telemetría por satélite (Amat et al. 2005) como la similitud en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las secreciones (capítulo 3). Sin embargo, las hembras suelen alimentarse en zonas más someras que los machos (M.A. Rendón et al., datos inéditos). Esta diferencias en la explotación del alimento y, posiblemente, la selección de presas de distinto de tamaño (los machos se alimentaron sobre presas de mayor nivel trófico) pudo afectar a la eficiencia del forrajeo (Deville et al. 2013). Por otra parte, el tiempo necesario para reponer la condición corporal de las hembras pudo ser menor que el de los machos debido al dimorfismo sexual en tamaño. Las hembras son un 20% más pequeñas que los machos, por lo que podrían destinar menos tiempo a la alimentación para reponer su condición corporal. Además, los costes de vuelo pudieron restringir la cantidad de reservas que las hembras pueden transportar en cada desplazamiento debido también a su menor tamaño (Jönsson y Alerstam 1990).

Cuando los reproductores regresaron al sitio de reproducción, ambos sexos ajustaron la duración de las cebas a los requerimientos (edad) de sus pollos (capítulo 5). Estos patrones de aprovisionamiento podrían indicar que la contribución a la cría de los pollos no fue proporcional a las reservas corporales de machos y hembras, y que las hembras podrían destinar un mayor gasto de energía en cada visita a la laguna. En este sentido, los valores más bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  de las secreciones de las hembras pudieron indicar un aprovechamiento más eficiente del nitrógeno corporal debido a un mayor estrés fisiológico que los machos (capítulos 3 y 6). El mayor esfuerzo de las hembras en cada aprovisionamiento a los pollos explicaría la necesidad de éstas de permanecer más tiempo que los machos alimentándose en la laguna antes de desplazarse nuevamente a las zonas de alimentación al avanzar el período de cría. Las hembras parecen acumular un mayor esfuerzo parental que los machos a lo largo del período de reproducción. Además de asumir los costes de formación del huevo, la condición corporal de las hembras parece estar más afectada que la de los machos durante la incubación (Cézilly et al. 1994). Por otra parte, la disminución estacional de recursos en las áreas de alimentación y en la laguna de Fuente de Piedra debió limitar la capacidad de reponer las reservas energéticas de los reproductores, lo que pudo afectar en mayor medida a las hembras debido a su menor capacidad para acumular reservas (Millar y Hickling 1990, Festa-Bianchet 1998). A pesar de que los recursos disponibles en humedales distantes de Fuente de Piedra son fundamentales para el aprovisionamiento de los pollos (Amat et al. 2005), este estudio pone de manifiesto que la disponibilidad de alimento en la propia laguna de Fuente de Piedra podría afectar a la recuperación de la condición corporal de las hembras y, por lo tanto, a los patrones de aprovisionamiento.

La edad de los reproductores no afectó de forma determinante a la frecuencia de los movimientos de aprovisionamiento. Una explicación de esta falta de relación pudo ser que los individuos en peor condición o con menor calidad/experiencia abandonaron en las fases iniciales de la reproducción. A pesar de que en aves la cría del pollo se considera el

período de mayor esfuerzo parental (Drent y Daan 1980), la producción de los huevos y el período de incubación también suponen un elevado coste energético para los reproductores (Piersma y Morrison 1994, Reid et al. 2000, Visser y Lessells 2001). En el flamenco, los individuos de mayor edad son menos propensos a desertar de la incubación (Schmaltz et al. 2011). Por lo tanto, el abandono de fenotipos de peor calidad/experiencia durante la incubación pudo determinar que los individuos que continuaron con la reproducción fueran capaces de desarrollar patrones similares de esfuerzo parental durante la cría de los pollos.

Los individuos más jóvenes permanecieron períodos más prolongados en Fuente de Piedra antes de regresar a las zonas de alimentación. En línea con lo anteriormente expuesto para las hembras, la capacidad de los padres más jóvenes para recuperar su condición corporal y acometer un nuevo desplazamiento a las zonas de alimentación pudo ser menor que la de individuos de mayor edad. La causa de este patrón de comportamiento pudo ser el aumento de la calidad/experiencia de los padres con la edad (ver más adelante). Los individuos jóvenes son menos eficientes en la obtención de alimento (Bildstein et al. 1991, Schmitz y Baldassarre 1992) por lo que su condición tras alimentar a los pollos pudo ser peor que la de padres de mayor edad. Además, debido a que la disponibilidad de áreas inundadas en la laguna es muy escasa durante el verano, la competencia por el alimento antes abandonar la colonia pudo aumentar la diferencia en la eficiencia de la alimentación entre individuos de diferente edad (Schmitz y Baldassarre 1992). Otra causa de las diferencias en las tasas de aprovisionamiento en relación a la edad pudo deberse a la menor capacidad antioxidante de los flamencos más jóvenes (Devevey et al. 2010), que haría que éstos tardasen más en recuperarse del estrés oxidativo producido por los desplazamientos entre las zonas de alimentación y la de cría que los individuos de más edad.

A pesar de que ambos miembros de la pareja desarrollaron estrategias de movimientos relativamente distintas, la frecuencia de aprovisionamiento fue similar entre ambos miembros de la pareja. Los machos regresaron a

la colonia cada  $\sim 10$  días (9,2 días en las áreas de alimentación y un día en la colonia) mientras que la frecuencia de visitas de las hembras a la colonia fue de  $\sim 9$  días (7,5 días en las áreas de alimentación y 1,5 días en la colonia). Los flamencos forman parejas de edades similares (Cézilly et al. 1997) y, por lo tanto, el valor reproductivo de ambos padres debe ser similar. En estas circunstancias, la reducción del esfuerzo parental de uno de los reproductores no condicionaría el aumento del esfuerzo destinado por el otro progenitor, por lo que cabe esperar que ambos padres desarrollen patrones de cuidado parental similares (Pärt et al. 1992).

La probabilidad de que un padre regresara a alimentar al pollo fue independiente de que éste último fuera alimentado el día previo (capítulo 5). La regulación de la frecuencia de aprovisionamiento parece ser relativamente independiente los requerimientos de los pollos debido a que ambos padres se alternan para su alimentación. No obstante, ¿existe coordinan entre ambos miembro de la pareja para aprovisionar a los pollos? Si ambos padres realizaran de forma independiente desplazamientos entre el sitio de cría y las áreas de alimentación, la frecuencia esperada de pollos cebados durante la noche se calcula mediante la expresión  $1-(q)^2$ , siendo  $q$  la probabilidad de que un padre no se desplace desde las áreas de alimentación para alimentar al pollo. Asumiendo una probabilidad media de aprovisionamiento de 0,12 para cada padre ( $\Psi^{d-n} [0,24]/2$ , capítulo 5), el valor de  $q$  sería 0,88 y, por lo tanto, el 23% de los pollos deberían ser cebados durante la noche en 2003. Esta proporción no difiere significativamente ( $\chi_1^2=2,95$ ;  $P=0,086$ ) del porcentaje de pollos cebados durante la noche (tamaños de buche 2+3, capítulo 3) que fue observado durante el anillamiento de pollos de ese año (26%). Por lo tanto, se sostiene la hipótesis de que ambos miembros de la pareja realizan los movimientos de aprovisionamiento de manera independiente. La falta de coordinación de los movimientos de los padres podría resultar en que algunos pollos recibieran la visita de ambos padres en una misma noche. La proporción esperada de pollos que pudieron ser cebados por ambos padres en una misma noche, asumiendo que ambos padres realizan desplazamientos de forma independiente, puede calcularse como  $(1-q)^2$ . Utilizando los valores

de probabilidad de aprovisionamiento empleados anteriormente, cabría esperar que sólo el 1% de los pollos recibiría la visita de ambos padres en la misma noche.

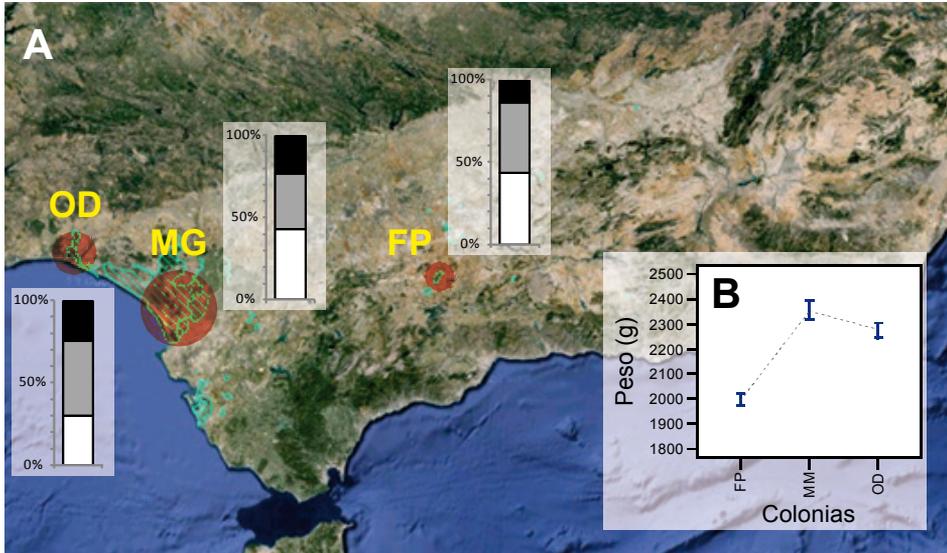
Los modelos de captura-recaptura no permitieron detectar movimientos de aprovisionamiento de ida y vuelta durante una misma noche. Estos movimientos, que fueron sugeridos por Rendón-Martos et al. (2000) y comprobados posteriormente por Amat et al (2005), pudieron ser los causantes de las discrepancias entre las estimaciones de las frecuencias de aprovisionamiento obtenidas de los avistamiento de los padres y de las frecuencias de pollos cebados (capítulos 3 y 5, respectivamente). No obstante, los datos de telemetría por satélite sugieren que este tipo de desplazamiento son poco frecuentes (Amat et al. 2005).

Los movimientos aprovisionamiento de los padres y los patrones nocturnos de ceba fueron independientes de la edad de los pollos (capítulos 3 y 5). Ambos resultados sugieren que la decisión de regresar a Fuente de Piedra no dependió de los requerimientos de los pollos, sino que debió responder a un compromiso entre el tiempo específico que los padres (machos y hembras) necesitan para reponer su condición corporal y la necesidad de regresar a la colonia para alimentar a los pollos. Los flamencos que se reproducen en Fuente de Piedra no pudieron ajustar los patrones de aprovisionamiento variando la distancia a la que obtienen el alimento debido a que los únicos humedales disponibles para alimentarse se encuentran en la desembocadura de río Guadalquivir. En este caso, la regulación de la frecuencia de aprovisionamiento debió estar restringida por la distancia a la que se localizan las zonas de alimentación (Amat et al. 2005). Al aumentar la distancia a la que se localizan las zonas de alimentación también incrementa el tiempo de forrajeo necesario para optimizar la ganancia de energía antes de regresar a alimentar a los pollos (Orians y Pearson 1979). El efecto de la distancia de las zonas de alimentación sobre el esfuerzo parental de los flamencos puede comprobarse analizando los patrones de aprovisionamiento y la condición de los pollos en tres colonias de reproducción establecidas en Fuente de

Piedra (FP) y en las marismas del Odiel (OD) y del Guadalquivir en 2001 (figura 7.1A, datos inéditos). Las frecuencias de pollos cebados durante la noche fueron menores en FP (14%) que en las colonias próximas a las zonas de alimentación de la desembocadura del Guadalquivir (MG, 23%; OD, 25%). Del mismo modo, la condición de los pollos disminuyó al aumentar la distancia de las colonias a las áreas de alimentación (figura 7.1B). Por lo tanto, la regulación del esfuerzo parental durante la cría de los pollos en Fuente de Piedra se encuentra restringida por la distancia a la que se localizan las zonas de alimentación y por la cantidad de alimento disponible (capítulo 6, no obstante véase a continuación), como ha sido predicho para individuos que deben regresar a un lugar central tras alimentarse (Orians y Pearson 1979).

La capacidad de los flamencos para reproducirse en lugares donde los recursos se encuentran distantes de las colonias de reproducción fue posible por la transferencia de grandes cantidades de alimento, altamente nutritivo y fácilmente asimilable mediante la producción de secreciones (capítulos 4 y 5). La producción de secreciones para alimentar a los pollos es una característica que ha evolucionado de forma independiente en distintos grupos de aves. No obstante, al igual que ocurre en los mamíferos, la alimentación a través de la movilización de reservas de los padres responde a la necesidad de proporcionar alimento a pollos poco desarrollados que necesitan crecer mientras desarrollan características morfológicas muy especializadas para independizarse (p. ej. alimentación) y cuyas fuentes de alimento son impredecibles o se encuentran muy distantes (Ofstedal 2002).

A pesar de que la frecuencia de los movimientos de aprovisionamiento fue relativamente constante en cada temporada de reproducción, la cantidad de alimento proporcionada a los pollos se ajustó a los requerimientos de éstos (Cézilly et al. 1994, capítulo 5). Los padres alimentaron a sus pollos la misma noche que regresaron de las áreas de alimentación, probablemente porque si se retrasasen las cebas las reservas disponibles para generar las secreciones podrían ser empleados en reponer la condición de los padres.



**Figura 7.1.** (A) Porcentajes de las categorías de los tamaños de los buches de los pollos anillados en 2001 en las colonias de Fuente de Piedra (FP) y las marismas del Guadalquivir (MG) y del Odiel (OD). Las barras junto a las localidades indican el porcentaje de pollos con categorías de buche 2-3 (negro, cebados durante la noche), categoría 1 (gris, cebados el día anterior) y categoría 0 (blanco, cebados hace más de 13 h). Las proporciones de las categorías de tamaño de buches difirieron entre colonias ( $\chi^2=39,2$ ;  $P<0,001$ ) (B) Condición corporal de los pollos (valores predichos  $\pm$  IC 95%) estimados mediante un modelo lineal que incluyó la longitud de los tarsos, los tamaños de los buches y la colonia de origen (efecto de la colonia:  $F_{2, 1381}=264,24$ ;  $P<0,001$ ). Datos de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y del Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana (<http://www-rbd.ebd.csic.es/Seguimiento/>).

En otáridos, la transferencia de energía de la madre a la cría aumenta cuando la duración de los períodos de amamantamiento es corta y no tienen que destinar reservas para el mantenimiento metabólico de la madre (Costa y Gentry 1986, Georges y Guinet 2000). Los padres recién llegados a la colonia ajustaron la duración de las cebas a los requerimientos (edad) de sus pollos (capítulo 5). Algunos padres fueron capaces de proporcionar cebas suplementarias a sus pollos antes de abandonar la colonia. Se desconoce el

ciclo de producción de secreciones de los flamencos. En la paloma bravía (*Columba livia*) los padres pueden alimentar a sus pollos con secreciones cada cuatro horas (Gillespie et al. 2013). Dado que la duración de las estancias de los padres fue constante a lo largo de la cría de los pollos y que la capacidad de los pollos de ingerir alimento incrementó con su edad, es probable que los padres sean menos capaces de proporcionar cebas suplementarias conforme los pollos crecen, debido a que la cantidad de reservas que pueden transportar en cada desplazamiento a la colonia es fija (capítulo 5). En este sentido, la cantidad de secreciones proporcionadas a los pollos en las cebas suplementarias no se reguló en función de los requerimientos de los pollos (capítulo 5), lo que sugiere que la capacidad de producir secreciones durante la estancia en la colonia fue limitada. Como resultado de estos patrones de aprovisionamiento, la cantidad de alimento que reciben los pollos debió cubrir una menor proporción de sus requerimientos conforme adquirieron la capacidad de independizarse.

La deserción de los padres de la cría de los pollos fue poco probable durante los dos años de estudio (capítulos 3 y 5). La probabilidad de deserción del cuidado de los pollos fue muy baja cuando éstos aun dependían de sus padres para alimentarse ( $<0,05$ ; capítulo 3). Los padres abandonaron la colonia más frecuentemente cuando los pollos alcanzaron la edad de emancipación. No obstante, la probabilidad de que los padres permanecieran en la colonia cuando los pollos tuvieron  $>16$  semanas de edad continuó siendo alta ( $>0,75$ ), aunque más variable que cuando cuidaban pollos de menor edad. La presencia de los padres en la colonia no significa necesariamente que éstos atendieran a los pollos. Sin embargo, los resultados del seguimiento del aprovisionamiento de los pollos (capítulo 5) indican que los padres continuaron alimentando a sus pollos aun cuando alcanzaron la edad potencial de emancipación. La prolongación del cuidado parental debe revertir en el aumento de la supervivencia, con una consiguiente mejora en la capacidad de dispersión y un incremento en la probabilidad de reclutamiento de los pollos como reproductores (Nur 1984, Tinbergen 1990, Barbraud et al. 2003, Yoda et al. 2004, Ridley y Raihani 2007, Sunde 2008, Tarwater y Brawn 2010). No

obstante, la capacidad de extender el cuidado parental aumentó con la edad de los reproductores. Esto podría deberse a las causas comentadas más arriba en relación a efectos de las diferencias en edad de los reproductores sobre las tasas de aprovisionamiento.

### *Disponibilidad de alimento y cuidado parental*

La disponibilidad de áreas de alimentación en los humedales temporales afectó a los patrones interanuales de cuidado parental de los flamencos (capítulo 6). En un año seco los padres emplearon más reservas endógenas para producir secreciones y alimentaron menos frecuentemente a sus pollos. Como consecuencia, los pollos acumularon menos reservas y presentaron una peor condición corporal. Por el contrario, la mayor disponibilidad de humedales temporales durante un año húmedo permitió a los padres incrementar la condición corporal de los pollos mediante el aprovisionamiento más frecuente de alimento procedente de recursos exógenos. La disponibilidad de alimento en los humedales temporales contribuye de manera significativa al éxito de la reproducción de los flamencos, como ya ha sido puesto de manifiesto por estudios previos (Cézilly et al. 1995, Béchet y Johnson 2008). No obstante, el presente estudio evidenció por primera vez que los padres emplearon reservas corporales durante el aprovisionamiento a sus pollos en condiciones de menor disponibilidad de alimento. Queda por determinar si la movilización de reservas supuso costes para los reproductores (p. ej. supervivencia, dejar de reproducirse al año siguiente) como se ha predicho para especies longevas que habitan ambientes temporales (Erikstad et al. 1998) o, si la condición corporal de los padres puede disminuir hasta un cierto umbral sin acarrear costes para los reproductores (Weimerskirch et al. 2001). Las altas tasas interanuales de supervivencia de los flamencos reproductores apuntan a la segunda hipótesis (Lebreton et al. 1992, Cézilly et al. 1995). Sin embargo, el efecto de la interacción entre la disponibilidad de recursos y el sexo o la edad de los reproductores sobre los costes de la reproducción aún no ha sido estudiado.

Los patrones de movimientos de los padres durante la cría de los pollos no variaron con la disminución estacional en la disponibilidad de áreas de alimentación (capítulo 3). Es posible que la condición corporal de los padres en fases tempranas de la reproducción condicione el esfuerzo parental durante la cría de los pollos, como ha sido puesto de manifiesto en otras especies de aves (Chastel et al. 1995, Ballard et al. 2010, Lescroël et al. 2010, Walter et al. 2014). La disponibilidad de alimento en los humedales temporales durante la invernada parece afectar a las reservas disponibles por las hembras para la formación de los huevos (capítulo 2) y probablemente también a la condición de los machos para afrontar las fases iniciales de la reproducción. La acumulación de reservas en fases tempranas de la reproducción podría determinar la condición corporal con la que los padres afrontan el período de cría de los pollos y así condicionar el esfuerzo de aprovisionamiento a los pollos en mayor medida que las variaciones estacionales de alimento.

#### *Determinación de patrones de aprovisionamiento y origen de la dieta*

Las características de la biología de los flamencos (colonialismo, desplazamiento de los reproductores a zonas de alimentación distantes, pollos semi-nidifugos) y los hábitats donde se reproducen (zonas inundadas extensas y de difícil acceso) impiden la manipulación frecuente de los padres y los pollos para determinar patrones de cuidado parental. El uso de medidas indirectas de aprovisionamiento a los pollos (capítulos 4 y 5) o del estado nutricional de los padres (capítulo 3) pueden ser una alternativa eficaz para el estudio del esfuerzo parental en flamencos.

La determinación de la tasa de absorción de las secreciones almacenadas por los pollos ha permitido emplear el tamaño de los buches como un indicador de la frecuencia de aprovisionamiento que puede relacionarse con el esfuerzo parental (capítulos 4 y 6). Además, se ha puesto de manifiesto que el alimento almacenado en el buche de los pollos afecta a los índices de condición corporal calculados a partir de biometrías (capítulo 4).

Los modelos de captura-recaptura han permitido determinar patrones de cuidado parental (capítulos 3 y 5). Son escasos los estudios que han analizado el desarrollo de la reproducción dentro de una temporada de reproducción debido a que es necesario un número elevado de individuos marcados y un nivel de seguimiento intenso. Los programas de marcaje y seguimiento a largo plazo en flamencos en Fuente de Piedra y otras colonias del mediterráneo permiten disponer de un número elevado de individuos anillados de diferentes cohortes y de los que se dispone de un elevado número de avistamientos (Rendón-Martos et al. 2009b). Además, la alta concentración de individuos reproductores en las colonias de nidificación y, posteriormente, la agrupación de pollos y reproductores en las escasas zonas inundadas durante el verano en la laguna de Fuente de Piedra, aumentan la eficiencia de los avistamientos. Estas características han hecho que los datos de seguimiento de flamencos sean especialmente útiles para la aplicación de modelos de captura-recaptura tanto interanuales (Lebreton et al. 1992, Cézilly et al. 1996, Pradel et al. 1997, 2012, Tavecchia et al. 2001, Barbraud et al. 2003, Balkiz 2007, Sanz-Aguilar et al. 2012) como dentro de una temporada de reproducción (Schmaltz et al. 2011, Rendón et al. 2014).

Los modelos multiestado aplicados en nuestros estudios permitieron controlar adecuadamente la heterogeneidad de la probabilidad de recaptura entre individuos y relacionar los cambios de estado (presencia de reproductores en la colonia [capítulo 3] y aprovisionamiento o no de los pollos [capítulo 5]) con factores explicativos. No obstante, cabe esperar que nuestras estimaciones de movimientos y aprovisionamiento puedan mejorarse aplicando modelos que integren la incertidumbre de los estados (Pradel 2005). Los modelos multievento pueden incluir la incertidumbre en la determinación del sexo cuando se emplean características fenotípicas o de comportamiento (Pradel et al. 2008, Genovart et al. 2012). En el caso de los movimientos de los padres, la asignación del sexo de los reproductores parece ser altamente precisa (>97%) por lo que cabe esperar que la inclusión de la incertidumbre del sexo asignado no afecte significativamente a las estimaciones de los modelos. Respecto a

los modelos de aprovisionamiento de alimento a los pollos, los modelos multievento permitirían incluir la incertidumbre en la asignación del momento de la ceba o contemplar el efecto de más retardos (p. ej. el efecto de ser cebado una noche sobre a la probabilidad de ser cebado en noches sucesivas) que los considerados en el presente estudio (Pradel 2005). Nuestros datos pueden ser útiles para comprobar tanto la efectividad como las limitaciones de los nuevos métodos de captura-recaptura.

Los análisis de isótopos estables incluyen múltiples fuentes de incertidumbre que pueden afectar a los resultados de los modelos y a las conclusiones obtenidas a partir de ellos (Phillips y Gregg 2001, Fry 2006). Los modelos Bayesianos de mezclas contemplan estas fuentes de incertidumbre incorporando las variaciones de las fuentes y las mezclas de valores isotópicos (Inger y Bearhop 2008, Moore y Semmens 2008) y efectos aleatorios (Semmens et al. 2009) para proporcionar resultados más robustos. Para disminuir las fuentes de error de las fuentes de alimento, las presas se obtuvieron en humedales frecuentados por los flamencos (capítulos 2 y 6) y muestreando las zonas donde se observaron individuos alimentándose. En la bibliografía sólo existen factores de fraccionamiento de las plumas de flamenco (Mizutani et al. 1992), pero no de sangre ni de cebas. Los factores de discriminación empleados en este estudio para la sangre y las cebas se han considerado más adecuados que los empleados en un estudio previo (Yohannes et al. 2014) por ajustarse mejor los espacios definidos por los valores isotópicos de las presas y los individuos. No obstante, es necesaria la determinación de los valores de fraccionamiento en diferentes tejidos en los flamencos para realizar estimaciones más precisas de las contribución de las fuentes de alimento a la dieta de los flamencos. Los flamencos son comunes en zoológicos, por lo que sería factible obtener los valores de fraccionamiento de la sangre y las secreciones producidas por los adultos a partir de individuos con dietas controladas.

### *Transformaciones de las áreas de alimentación y cuidado parental*

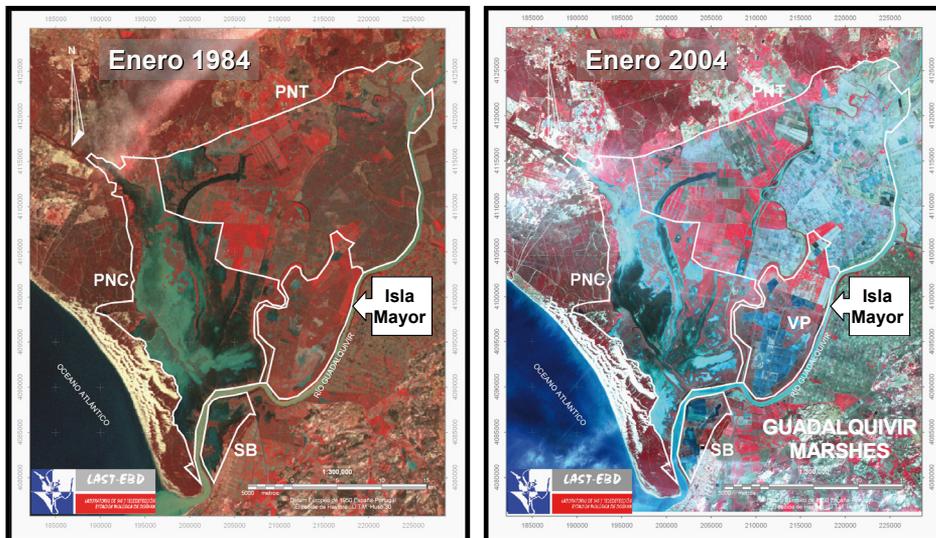
Los recursos de los humedales temporales de área de Doñana afectan

al número de parejas reproductoras (Rendón-Martos 1996) y la condición corporal de los pollos de flamenco en Fuente de Piedra (capítulo 6). Sin embargo, los humedales temporales no proporcionaron los recursos necesarios para abastecer a los pollos durante todo el período de cría (capítulos 3 y 6). Cuando las Marismas del Guadalquivir se secaron, los padres se trasladaron a las piscifactorías de Veta la Palma, que permanecieron inundadas durante todo el año. Se ha descrito que los flamencos se distribuyen en las zonas de alimentación siguiendo un modelo de distribución ideal libre (Arengo y Baldassarre 1995), según el cual la proporción de individuos en un parche está relacionada con la proporción de recursos (Fretwell y Lucas 1970). Por lo tanto, la mayor abundancia de flamencos en las marismas del Guadalquivir al inicio de la cría de los pollos pudo reflejar una mayor disponibilidad de alimento en los humedales temporales que en los persistentes. Cuando la duración de la inundación de las marismas disminuyó durante el año seco los flamencos se alimentaron en Veta la Palma durante una mayor parte del período de cría de los pollos. No obstante, los recursos disponibles en Veta la Palma no parecen compensar la disminución de alimento en las marismas temporales y la condición de los pollos disminuyó (capítulo 6). Patrones similares ya han sido determinados para otras aves acuáticas en que se reproducen en Doñana (Ramírez et al. 2012).

Las transformaciones de los humedales en Doñana han afectado a la dinámica de las poblaciones de varias especies de aves acuáticas a nivel local (Rendón et al. 2008, Kloskowski et al. 2009, Toral y Figuerola 2010, Toral et al. 2011, Ramo et al. 2013, Márquez-Ferrando et al. 2014), pero también han favorecido el incremento de la población de flamencos en el sur de la Península Ibérica (Rendón et al. 2009a). Las transformaciones de humedales temporales en ambientes persistentes han proporcionado hábitats de alimentación estable a lo largo del año para los flamencos (M.A. Rendón, resultados inéditos). Desde la construcción de Veta la Palma en 1993, la colonia de Fuente de Piedra acoge más parejas de las que se venían reproduciendo como consecuencia de las precipitaciones en las Marismas del Guadalquivir (Rendón-Martos 1996, figuras 7.2 y 7.3).

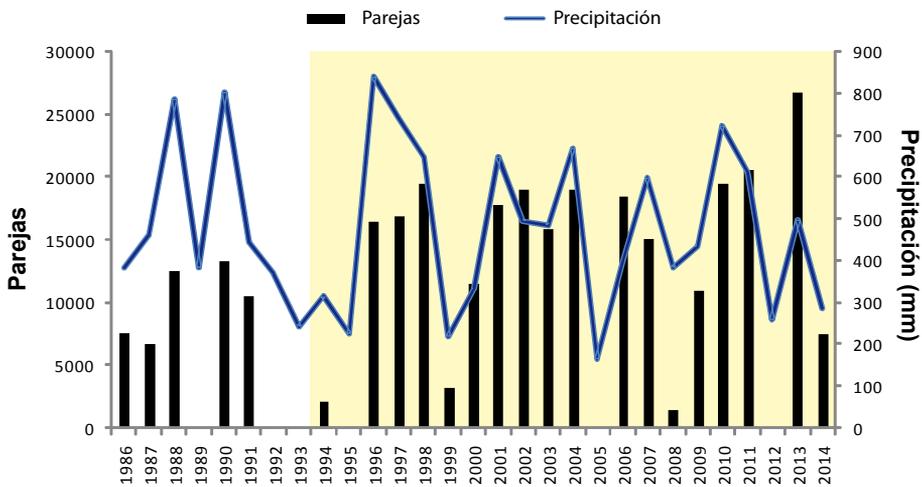
La disponibilidad de recursos en los humedales persistentes debe haber permitido que un mayor número de individuos alcancen la condición corporal necesaria para incorporarse a la reproducción, como sugiere la contribución de los recursos de Veta la Palma a la formación de los huevos (capítulo 1). Por otra parte, la condición corporal de los pollos también ha incrementado y es menos variable desde la construcción de Veta la Palma (período 1986-1991: 1191 [IC 95% 917 - 1547] g, 1994 - 2014: 1948 [1862 - 2037] g; véase la figura 7.4; M.Á. Rendón, resultados inéditos). El incremento de la condición corporal de los pollos tras la construcción de Veta la Palma ha debido incrementar la supervivencia de los pollos y con ello su reclutamiento a la población reproductora (Reed et al. 2003, Reid et al. 2004).

La transformación de los humedales temporales en ambientes persistentes favorece a especies oportunistas en detrimento de otras

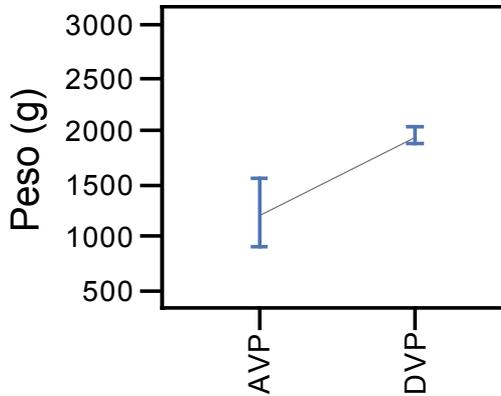


**Figura 7.2.** Imágenes satelitales de las marismas del Guadalquivir donde se muestran las transformaciones realizadas en Isla Mayor tras la construcción de las piscifactorías de Veta la Palma. PNC: Parque Nacional; PNT: Parque Natural; SB: Salinas de Bonanza; VP: Veta la Palma. Imágenes: LAST-EBD.

con requerimientos más específicos y cuyas poblaciones se encuentran en estados más críticos de conservación (Bellio et al. 2009, Rendón et al. 2008). Es necesario hacer hincapié en la necesidad de preservar la integridad de los humedales naturales así como de los procesos que determinan el funcionamiento natural de estos ecosistemas a diferentes escalas espaciales y temporales. Además, la gestión de los humedales artificiales debe tender a favorecer a grupos de especies que requieran medidas de conservación (Ma et al. 2010).



**Figura 7.3. Variaciones anuales del número de parejas reproductoras en la laguna de Fuente de Piedra y las precipitaciones acumuladas (septiembre-abril) en las marismas del Guadalquivir. La población de flamencos reproductores aumentó a partir de 1993, cuando se construyeron las piscifactorías de Veta la Palma en Isla Mayor. Datos de la Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.**



**Figura 7.4.** Condición corporal de los pollos de flamencos (valores medios predichos  $\pm$  I.C. 95%) nacidos en la colonia de Fuente de Piedra antes (AVP: 1986-1991) y después (DVP: 1994-2014) de la construcción de las piscifactorías de Veta la Palma ( $n=16173$ , período 1986-2014). Resultados de un modelo lineal mixto del ln peso controlando el efecto de la interacción de las precipitaciones en las marismas del Guadalquivir y el número de parejas con un factor binario AVP-DVP y que considera la interacción año\*ln tarso como un efecto aleatorio. El efecto de la construcción de Veta la Palma sobre la condición corporal fue significativo ( $P=0,001$ ). Datos de la Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.

### **Bibliografía**

- Amat, J.A., Fraga, R.M. y Arroyo, G.M. 2001. Intraclutch egg-size variation and offspring survival in the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 143: 17-23.
- Amat, J.A., Rendón, M.A., Rendón-Martos, M., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Biol. Cons.*, 125: 183-192.
- Arengo, F. y Baldassarre, G.A. 1995. Effects of food density on the behavior and distribution of nonbreeding American Flamingos in Yucatan, Mexico. *Condor*, 97: 325-334.
- Balkiz, Ö., Özesmi, U., Pradel, R., Germain, C., Siki, M., Amat, J.A., Rendon-Martos, M. y Bechet, A. 2007. Range of the greater flamingo, *Phoenicopterus roseus*, metapopulation in the Mediterranean: new insights from Turkey. *J. Ornithol.* 148, 347-355.
- Ballard, G.K., Dugger, M., Nur, N. y Ainley, D.G. 2010. Foraging strategies of Adélie penguins: adjusting body condition to cope with environmental variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 405: 287-302.
- Barbraud, C., Johnson, A.R. y Bertault, G. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *J. Anim. Ecol.*, 72: 246-257.
- Béchet A. y Johnson, A.R. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhône delta, southern France). *Ibis*, 150: 69-79.
- Bellio, M.G., Kingsford R.T. y Kotagama, S.W. 2009. Natural versus artificial- wetlands and their waterbirds in Sri Lanka. *Biol. Conserv.*, 142: 3076–3085.
- Bêty, J., Gauthier, G. y Giroux, J.F. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *Am. Nat.*, 162: 110-121.
- Bildstein, K.L., Fredrick, P.C. y Spalding M.G. 1991. Feeding patterns and aggressive behavior in juvenile and adult American Flamingos. *Condor*, 93: 916-925.

- Blomqvist, D., Johansson, O.C. y Götmark, F. 1997. Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia*, 110: 18-24.
- Bolton, M. 1991. Determinants of chick survival in the lesser black-backed gull: relative contributions of egg size and parental quality. *J. Anim. Ecol.*, 60: 949-960.
- Bolton, M. 1995. Experimental evidence for regulation of food delivery to Storm Petrel, *Hydrobates pelagicus*, nestlings: the role of chick body condition. *Anim. Behav.*, 50: 231-236.
- Cézilly, F., Tourenq, C. y Johnson, A.R. 1994. Variation in parental care with offspring age in the greater flamingo. *Condor*, 96: 809-812.
- Cézilly, F., Viallefont, A., Boy, V. y Johnson, A.R. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. *Ecology*, 77: 1143-1150.
- Cézilly, F., Boy, V., Tourenq, C.J. y Johnson, A., 1997. Age-assortative pairing in the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, 139: 331-336.
- Cézilly, F., Boy, V., Green, R.E., Hiron, G.J. y Johnson, A.R. 1995. Interannual variation in greater flamingo breeding success in relation to water levels. *Ecology*, 76: 20-26.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. y Jouventin, P. 1995. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, 76: 2240-2246.
- Costa, D.P. y Gentry, R.L. 1986. Free-ranging energetics of northern fur seals. - En: R.L. Gentry y G.L. Kooyman (eds.). *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 79-101.
- Devevey, G., Bruyndonckx, N., von Houwald, F., Studer-Thiersch, A. y Christe, P. 2010. Age-specific variation of resistance to oxidative stress in the greater flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*). *J. Orn.*, 151: 251-254.
- Deville, A.S., Grémillet, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Houwald, F., Gardelli, B. y Béchet, A. 2013. Non-linear feeding functional responses in the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*)

- predict immediate negative impact of wetland degradation on this flagship species. *Ecol. Evol.*, 3: 1413-1425.
- Drent, R. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. y Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology*, 79: 1781-1788.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M. y Jorgenson, J.T. 1998. Mass-and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.*, 152: 367-379.
- Fretwell, S.D. y Lucas, H.L. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I Theoretical developments. *Acta Biotheor.*, 19: 16-36
- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York.
- García, C.M. y Niell, F.X. 1993. Seasonal change in a saline temporary lake (Fuente de Piedra, southern Spain). *Hydrobiologia*, 267: 211-223.
- Gauthier, G., Bêty, J. y Hobson, K.A. 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 84: 3250-3264.
- Genovart, M., Pradel, R. y Oro, D. 2012. Exploiting uncertain ecological fieldwork data with multi-event capture-recapture modelling: an example with bird sex assignment. *J. Anim. Ecol.*, 81: 970-977.
- Georges, J.Y. y Guinet, C. 2000. Maternal care in the subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *Ecology*, 81: 295-308.
- Gillespie, M.J., Crowley, T.M., Haring, V.R., Wilson, S.L., Harper, J.A., Payne, J.S., Green, D., Monaghan, P., Donald, J.A., Nicholas, K.R. y Moore, R.J. 2013. Transcriptome analysis of pigeon milk production-role of cornification and triglyceride synthesis genes. *BMC genomics*, 14: 169.
- Granadeiro, J.P., Burns, M.D. y Furness, R.W. 1999. Food provisioning to nestling shearwaters: why parental behaviour should be monitored? *Anim. Behav.*, 57: 663-671.
- Hamer, K.C. y Hill, J.K. 1994. The regulation of food delivery to nestling

- Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea*: the roles of parent and offspring. *J. Avian Biol.*, 25: 198-204.
- Huin, N., Prince, P.A. y Briggs, D.R. 2000. Chick provisioning rates and growth in Blackbrowed Albatross *Diomedea melanophris* and Grey-headed Albatross *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, 142: 550-565.
- Inger, R. y Bearhop, S. 2008. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*, 150: 447-461.
- Jönsson, K.I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- Jönsson, P.E. y Alerstam, T. 1990. The adaptive significance of parental role division and sexual size dimorphism in breeding shorebirds. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41: 301-314.
- Kloskowski, J., Green, A.J., Polak, M., Bustamante, J. y Krogulec, J., 2009. Complementary use of natural and artificial wetlands by waterbirds wintering in Doñana, south-west Spain. *Aquat. Conserv.*, 19: 815-826.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. y Anderson, D.R. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.*, 62: 67-118.
- Lescroël, A., Ballard, G., Toniolo, V., Barton, K.J., Wilson, P.R., Lyver, P.O. y Ainley, D.G. 2010. Working less to gain more: when breeding quality relates to foraging efficiency. *Ecology*, 91: 2044-2055
- Ma, Z., Cai, Y., Li, B y Chen, J. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands*, 30: 15-27.
- Millar, J.S. y Hickling, G.J. 1990. Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. *Funct. Ecol.*, 4: 5-12.
- Mizutani, H., Fukuda, M. y Kabaya, Y. 1992. <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology*, 73: 1391-1395.
- Moore, J.W. y Semmens, B.X. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecol. Lett.*, 11: 470-480.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. II.

- Nestling weight, offspring survival, and optimal brood size. *J. Anim. Ecol.*, 53: 497-517.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. y Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.*, 62: 67-118.
- Oftedal, O.T., Boness, D.J. y Tedman, R.A. 1987. The behavior, physiology, and anatomy of lactation in the pinnipedia. *Curr. Mammal.*, 1: 175-245.
- Orians, G.H. y Pearson, N.E. 1979. On the theory of central-place foraging. - En: Horn, D.J., Mitchell, R.D. y Stairs, G.R. (eds.). *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus, pp. 154-177.
- Orzack, S.H. y Tuljapurkar, S. 2001. Reproductive effort in variable environments, or environmental variation is for the birds. *Ecology*, 79: 2659-2665.
- Parsons, J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature*, 228: 1221-1222.
- Pärt, T., Gustafsson, L. y Moreno, J. 1992. Terminal investment and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Am. Nat.*, 140: 868-882.
- Phillips, D.L. y Gregg, J.W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*, 127: 171-179.
- Piersma, T. y Morrison, R.G. 1994. Energy expenditure and water turnover of incubating ruddy turnstones: high costs under high arctic climatic conditions. *Auk*, 111: 366-376.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61: 442-447.
- Pradel, R., Choquet, R. y Bechet, A. 2012. Breeding experience might be a major determinant of breeding probability in long-lived species: the case of the greater flamingo. *PloS one*, 7(12), e51016.
- Pradel, R., Maurin-Bernier, L., Gimenez, O., Genovart, M., Choquet, R. y Oro, D. 2008. Estimation of sex-specific survival with uncertainty in

- sex assessment. *Canad. J. Statist.*, 36: 29-42.
- Pradel, R., Johnson, A.R., Viallefont, A., Nager, R.G. y Cézilly, F. 1997. Local recruitment in the greater flamingo: a new approach using capture-mark-recapture data. *Ecology*, 78: 1431-1445.
- Ramírez, F., Navarro, J., Afán, I., Hobson, K.A., Delgado, A. y Forero, M.G. 2012. Adapting to a changing world: unraveling the role of man-made habitats as alternative feeding areas for slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*). *PLoS ONE*, 7(10): e47551.
- Ramo, C., Aguilera, E., Figuerola, J., Mánñez, M. y Green, A.J. 2013. Long-term population trends of colonial wading birds breeding in Doñana (SW Spain) in relation to environmental and anthropogenic factors. *Ardeola*, 60: 305-326.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Ramirez, J.M., Rendon-Martos, M. y Amat, J.A. 2001. Despotic establishment of breeding colonies of greater flamingos, *Phoenicopterus ruber*, in southern Spain. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50: 55-60.
- Rendón, M.A., Garrido, A., Rendón-Martos, M., Ramírez, J.M. y Amat, J.A. 2014. Assessing sex-related chick provisioning in greater flamingo *Phoenicopterus roseus* parents using capture-recapture models. *J. Anim. Ecol.*, 83: 479-490.
- Rendón-Martos, M. 1996. *La laguna Fuente de Piedra en la dinámica de la población de flamencos (Phoenicopterus ruber roseus) del Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Rendón-Martos, M. y Johnson, A.R. 1996. Management of nesting sites for Greater Flamingos. *Colon. Waterbirds*, 19: 167-183.
- Rendón-Martos, M., Vargas, J.M., Rendón, M.A., Garrido, A. y Ramírez, J.M. 2000. Nocturnal movements of breeding greater flamingos in southern Spain. *Waterbirds*, 23 (Special Publication 1): 9-19.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Amat, J.A. 2009a. El flamenco común. - En: M. Mánñez y M. Rendón-Martos (eds.). *El morito, la espátula y el flamenco en España. Población en 2007 y método de censo*: SEO/BirdLife, Madrid, pp. 57-93.
- Rendón-Martos, M., Garrido, A., Rendón, M.A. y Ramírez, J.M. 2009b. Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* monitoring and conservation

- at Fuente de Piedra Lake. *Flamingo*, Special Publication, 1: 1-11
- Reid, W.V. y Boersma, P.D. 1990. Parental quality and selection on egg size in the Magellanic Penguin. *Evolution*, 44: 1780-1786.
- Reid, J.M., Monaghan, P. y Ruxton, G.D. 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proc. R. Soc. B: Biological Sciences*, 267: 37-41.
- Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. y Monaghan, P. 2004. Identifying the demographic determinants of population growth rate: a case study of red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J. Anim. Ecol.*, 73: 777-788.
- Reed, E.T., Gauthier, G., Pradel, R. y Lebreton, J.D. 2003. Age and environmental conditions affect recruitment in greater snow geese. *Ecology*, 84: 219-230.
- Rendón, M.A., Green, A.J., Aquilera, E. y Almaraz, P. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biol. Conserv.*, 141: 1371-1388.
- Ridley, A.R. y Raihani, N.J. 2007. Variable postfledging care in a cooperative bird: causes and consequences. *Behav. Ecol.*, 18: 994-1000.
- Ryder, J.P. 1970. A possible factor in the evolution of clutch size in Ross' Goose. *Wilson Bull.*, 82: 5-13.
- Sanz-Aguilar, A., Bechet, A., Germain, C., Johnson, A.R. y Pradel, R. 2012. To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. *J. Anim. Ecol.*, 81: 1171-1182.
- Sæther, B.E., Andersen, R. y Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33: 147-150.
- Schmaltz, L., Cézilly, F. y Béchet, A. 2011. Using multistate recapture modelling to assess age-specific bottlenecks in breeding success: a case study in the greater flamingo *Phoenicopterus roseus*. *J. Avian*

- Biol.*, 42: 178-186.
- Schmitz, R.A. y Baldassarre, G.A. 1992. Contest asymmetry and multiple bird conflicts during foraging among nonbreeding American flamingos in Yucatan, Mexico. *Condor*, 94: 254-259.
- Semmens, B.X., Ward, E.J., Moore, J.W. y Darimont, C.T. 2009. Quantifying inter-and intra-population niche variability using hierarchical Bayesian stable isotope mixing models. *PloS one*, 4(7): e6187.
- Sénéchal, É., Bêty, J., Gilchrist, H.G., Hobson, K.A. y Jamieson, S.E. 2011. Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia*, 165: 593-604.
- Sunde, P. 2008. Parent-offspring conflict over duration of parental care and its consequences in tawny owls *Strix aluco*. *J. Avian Biol.*, 39: 242-246.
- Suryan, R.M., Irons, D.B., Kaufman, M., Benson, J., Jodice, P.G., Roby, D.D. y Brown, E.D. 2002. Short-term fluctuations in forage fish availability and the effect on prey selection and brood-rearing in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236: 273-287.
- Stock, B.C. y Semmens, B.X. 2013. *MixSIAR GUI user manual: version 1.0*. <http://conserver.iugo-cafe.org/user/brice.semmens/MixSIAR>
- Tarwater, C.E. y Brawn, J.D. 2010. The post-fledging period in a tropical bird: patterns of parental care and survival. *J. Avian Biol.*, 41: 479-487.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology*, 82: 165-172.
- Tinbergen, J.M. y Boerlijst, M.C. 1990. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.*, 59: 1113-1127.
- Toral, G.M. y Figuerola, J. 2010. Unraveling the importance of rice fields for waterbird populations in Europe. *Biodivers. Conserv.*, 19: 3459-3469.
- Toral, G.M., Aragonés, D., Bustamante, J. y Figuerola, J. 2011. Using

- Landsat images to map habitat availability for waterbirds in rice fields. *Ibis*, 153: 684-694.
- Varpe, Ø., Jørgensen, C., Tarling, G.A. y Fiksen, Ø. 2009. The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments. *Oikos*, 118: 363-370.
- Visser, M.E. y Lessells, C.M. 2001. The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. B*, 268: 1271-1277.
- Walter, S.T., Leberg, P.L., Dindo, J.J. y Karubian, J.K. 2014. Factors influencing Brown Pelican (*Pelecanus occidentalis*) foraging movement patterns during the breeding season. *Can. J. Zool.*, 92: 885-891.
- Weimerskirch, H., Prince P.A. y Zimmermann, L, 2000. Chick provisioning by the yellow-nosed albatross: response of foraging effort to experimentally increased costs and demands. *Ibis*, 142: 103-110.
- Weimerskirch, H., Zimmermann, L. y Prince, P.A. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.*, 12: 22-30.
- Williams, T.D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol. Rev.*, 69: 35-59.
- Yoda, K., Kohno, H. y Naito, Y. 2004. Development of flight performance in the brown booby. *Proc. R. Soc. B*, 271: S240-S242.
- Yohannes, E., Arnaud, A. y Béchet, A. 2014. Tracking variations in wetland use by breeding flamingos using stable isotope signatures of feather and blood. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 13: 11-18.



## ***Conclusiones***

1. Los recursos tróficos de las zonas de invernada y de los sitios de nidificación contribuyeron a la formación de los huevos de los flamencos.
2. Las hembras de flamenco que obtuvieron recursos tróficos durante la invernada en humedales hipersalinos pusieron huevos más pequeños que aquellas que invernaron en humedales salobres o salinos temporales.
3. Empleando modelos de captura-recaptura con estados no observables fue posible determinar el efecto de distintos factores, intrínsecos y extrínsecos a los padres, sobre la deserción de la cría de los pollos y el tiempo de permanencia en las áreas de alimentación y el sitio de cría.
4. La probabilidad de deserción de la cría de los pollos durante el período que éstos dependieron de sus padres para alimentarse fue muy baja. Cuando los pollos alcanzaron la edad potencial de emancipación, la prolongación del cuidado parental aumentó con la edad de los padres.
5. Los machos permanecieron en las zonas de alimentación períodos más prolongados que las hembras. Las hembras y los padres más jóvenes prolongaron su estancia en el sitio de nidificación al avanzar la temporada de reproducción. Estos patrones pudieron deberse a diferencias en la eficiencia del forrajeo y la capacidad de acumular reservas relacionadas con el dimorfismo sexual de tamaño de los reproductores, así como al aumento de experiencia/calidad de los padres con la edad.
6. El tamaño de los buches de los pollos de flamenco pudo emplearse como un indicador de la cantidad de alimento proporcionada por sus padres, así como del momento en que se produjeron las cebas. Las cebas almacenadas en los buches de los pollos supusieron el 18% de su peso. El tiempo medio de absorción del contenido del buche fue de 13 – 14 h. La frecuencia anual de pollos cebados durante la noche y la tarde previa al registro de los tamaños de los buches estuvo relacionada con la condición corporal de los pollos.

7. La frecuencia de los movimientos de aprovisionamiento nocturnos fue independiente de la edad de los pollos, pero la duración de las cebas proporcionadas por los padres recién llegados al sitio de nidificación aumentó a medida que los pollos crecieron.
8. La probabilidad de que los padres proporcionaran cebas suplementarias antes de regresar a las áreas de alimentación disminuyó con la edad de los pollos. La duración de las cebas suplementarias fue independiente de la edad de los pollos. Por lo tanto, aunque los padres no regularon la frecuencia de aprovisionamiento variando la duración de las estancias en las zonas de alimentación, los pollos de menor edad fueron cebados más frecuentemente durante cada visita al sitio de cría.
9. El estudio conjunto de los patrones de aprovisionamiento y las proporciones isotópicas de las plumas y la sangre de los pollos, así como de las secreciones producidas por los padres, sugiere que los flamencos regularon el esfuerzo parental en función de la condición corporal de los adultos y de los pollos. Los flamencos realizaron un esfuerzo parental flexible que varió anualmente dependiendo de la disponibilidad de zonas de alimentación. La frecuencia de los aprovisionamientos nocturnos y la condición corporal de los pollos fue mayor al aumentar la extensión de humedales temporales.
10. Los flamencos emplearon recursos exógenos para criar a sus pollos durante un año húmedo, mientras que en un año seco movilizaron reservas endógenas, probablemente para compensar la disminución de zonas de alimentación en los humedales temporales. No obstante, es probable que la movilización de reservas no suponga costes reproductivos para los flamencos.