

# Los cernícalos usan dos tipos distintos de información social intraespecífica cuando eligen sitios de reproducción

D. Parejo<sup>1,3\*</sup>, N. Silva<sup>2</sup>, E. Danchin<sup>2</sup>, J.M. Avilés<sup>3</sup>

(1) Department of Anatomy, Cellular Biology and Zoology, Sciences Faculty, University of Extremadura, Avda. Elvas s/n, 06006 Badajoz, Spain

(2) CNRS, UPS, EDB (Laboratoire Evolution et Diversité Biologique), UMR5174, F-31062 Toulouse, France.

(3) Department of Functional and Evolutionary Ecology, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Ctra. Sacramento s/n, La Cañada de San Urbano, 04120 Almería, Spain

\* Autor de correspondencia: D. Parejo [dparejo@unex.es]

> Recibido el 15 de diciembre de 2016 - Aceptado el 17 de agosto de 2017

**Parejo, D., Silva, N., Danchin, E., Avilés, J.M. 2017. Los cernícalos usan dos tipos distintos de información social intraespecífica cuando eligen sitios de reproducción. *Ecosistemas* 26(3): 39-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.06**

La información social, que es aquella extraída del comportamiento y éxito de otros individuos, puede determinar la elección de hábitat de reproducción. Además, las señales, que han evolucionado para transmitir información, podrían también constituir una fuente de información social comunicando la calidad de sus portadores. Aquí, primero comprobamos experimentalmente si una especie de ave rapaz, el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), usa información social proporcionada por el éxito de los congéneres para elegir sus sitios de reproducción, y después aportamos la primera evidencia correlativa del uso de la coloración del plumaje de los conspecificos como otra fuente de información social en este contexto. Para ello estudiamos el impacto de una manipulación del éxito reproductor local de conspecificos a escala de parche sobre la selección de hábitat durante 2 años consecutivos. Además recogimos información sobre la coloración del plumaje de los individuos durante un año y analizamos la relación con la elección de hábitat al año siguiente. Nuestros resultados muestran que los cernícalos usan el éxito de reproducción de los congéneres en sus decisiones de emigración y que podrían fijarse en la coloración del plumaje de las hembras como señal de calidad de las hembras residentes para las decisiones tanto de emigración como de inmigración. Por tanto, parece que esta especie puede usar ambas fuentes de información, el éxito de los congéneres y las señales que indican calidad, en su elección de hábitat.

**Palabras clave:** *Falco tinnunculus*; información social intraespecífica; selección de hábitat; señales de congéneres

**Parejo, D., Silva, N., Danchin, E., Avilés, J.M. 2017. Kestrels rely on two different types of social information from conspecifics when choosing breeding habitats. *Ecosistemas* 26(3): 39-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.06**

Breeding habitat selection is strongly influenced by social information, which is that extracted from the behaviour and performance of other individuals. Also, signals shaped by selection to convey information may be used by unintended receivers as a particular form of social information that has been neglected in a breeding habitat selection context so far. Here, we first tested experimentally whether Eurasian kestrels (*Falco tinnunculus*) rely on social information provided by conspecifics' performance by studying the impact of patch scale manipulations of the local reproductive success of conspecifics on their habitat selection during two consecutive years. Second, we provide correlative evidence for the use of plumage coloration of conspecifics as a potential source of social information in the same context of breeding habitat choice in the species. For this purpose, we collected information on individual plumage colouration during one year and analysed its relationship with the habitat choices of individuals in the following year. Our results show that Eurasian kestrels rely on conspecific breeding performance during their emigration decisions, and might rely on female plumage colouration as a signal of resident females' quality for emigration and immigration decisions. That is, both sources of information, conspecific performance and signals indicating quality, may be used in habitat selection decisions by this species.

**Key words:** *Falco tinnunculus*; intraspecific social information; breeding habitat selection; conspecifics' signals

## Introducción

La información social (aquella extraída de las interacciones con otros organismos, [Wagner y Danchin 2010](#)) afecta a muchas decisiones animales que determinan la eficacia biológica, como el forrajeo, la elección de hábitat y la elección de pareja ([Seppänen et al. 2007](#)). Así, los individuos pueden adquirir información social valiosa fijándose en pistas producidas por otros individuos durante la realización de sus actividades ([Danchin et al. 2004](#); [Lotem et al. 1999](#)). Además, las señales comportamentales, morfológicas y/o fisiológicas de otros individuos podrían también constituir una fuente de información social comunicando la calidad de sus portadores

([Danchin et al. 2004](#)). Tanto las pistas, como las señales, pueden revelar éxito ([Wagner y Danchin 2010](#)) pero difieren entre sí en que las pistas son proporcionadas de forma no intencionada mientras que las señales evolucionaron para proporcionar información y, por tanto, informan de forma intencionada a receptores concretos. Sin embargo, las señales también pueden informar de forma inadvertida a receptores no intencionados, los cuales se aprovecharían de estas señales ([McGregor 1993](#); [Otter et al. 1999](#)). Así, por ejemplo, en aves, los parásitos obligados de cría, que ponen siempre sus huevos en los nidos de otras especies, podrían espiar las señales sexuales de sus hospedadores potenciales para detectar los mejores padres para sacar adelante a sus hijos parásitos ([Parejo y](#)

Avilés 2007; Soler et al. 1995). También a nivel intraespecífico se ha mostrado, por ejemplo, que para individuos de un sexo es útil cuando están evaluando a las potenciales parejas espiar las señales usadas en la competencia intrasexual entre individuos del otro sexo (McGregor 1993; Otter et al. 1999).

La elección de hábitat de reproducción es un proceso clave para los organismos porque afecta el éxito reproductor tanto inmediato como a largo plazo (Orians y Wittenberger 1991). Por ello, la selección natural debería favorecer el uso de cualquier clase de información que revele la calidad de hábitat y, por tanto, que aumente la capacidad de los individuos de evaluar su entorno (Wagner y Danchin 2010). Es por ello esencial documentar las pistas proximales que afectan a la elección de hábitat de reproducción para entender las implicaciones ecológicas y evolutivas de las distintas estrategias (Fletcher 2007). Muchos estudios han mostrado que las aves, tanto solitarias (e.g. Doligez et al. 2002; Parejo et al. 2005; Ward 2005; Parejo et al. 2007; Redmond et al. 2009), como sociales (Brown et al. 2000; Nocera et al. 2006; Aparicio et al. 2007; Betts et al. 2008), pueden usar la información social para elegir hábitats de reproducción. Sin embargo, en este contexto, el papel potencial de las señales de reproductores ya establecidos como fuente de información social no ha sido aún documentado. Las señales, sean sexuales o de otro tipo como las sociales, pueden revelar la calidad del portador y, por tanto, de sus territorios (Andersson 1994). El mecanismo que explica esta conexión indirecta entre la calidad individual y del territorio podría estar basado en la relación entre esas señales y la habilidad de lucha, lo que llevaría a la adquisición y mantenimiento de territorios de alta calidad por los individuos con las señales más exageradas (Reudink et al. 2009; Studd y Robertson 1985). Alternativamente, la expresión de las señales podría correlacionarse con la condición o la edad, lo que podría llevar a los individuos con las señales más exageradas a instalarse en los mejores sitios (Hill 1988).

Aquí nosotros manipulamos a escala de parche el éxito reproductor local de una rapaz, el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*). Para ello, usando manipulaciones del tamaño de nidada, modificamos el número medio de pollos volados por parche al alza y a la baja durante 2 años consecutivos en una población natural. Después estudiamos la elección de hábitat de reproducción durante los dos años posteriores. Nuestros objetivos eran dobles: por un lado, investigar si los cernícalos usaban el éxito de los congéneres durante las decisiones de elección de hábitat de reproducción. Evidencia correlativa previa sugiere que los cernícalos vulgares usan información social procedente del éxito reproductor de otros individuos para la elección de hábitat de reproducción (Parejo et al. 2005). Si los cernícalos se fijan en la información social de los congéneres, esperamos detectar una preferencia hacia los parches donde el éxito reproductivo local fue artificialmente Aumentado en relación con los Controles, y hacia los Controles en relación a los parches Disminuidos. En segundo lugar, de forma preliminar, exploramos la hipótesis que propone que las señales que indican la calidad de sus portadores durante la elección de pareja o en la competencia intrasexual podrían ser explotadas por otros individuos fuera de estos contextos para obtener información sobre la calidad del hábitat. Exploramos las predicciones de esta hipótesis estudiando si la coloración del obispillo de los cernícalos a escala de parche un año explica aspectos de la elección de hábitat al año siguiente. La coloración del obispillo en esta especie se correlaciona en los dos sexos con diferentes indicadores de la eficacia biológica como el éxito reproductor, la habilidad de caza o la condición tanto en otras poblaciones (Palokangas et al. 1994; Vergara y Fargallo 2008; Vergara et al. 2009; López-Idiaquez et al. 2016) como en la población objeto de estudio (Parejo et al. 2011). En particular, nuestra hipótesis requiere que, para un éxito reproductor local dado, los individuos que están buscando lugares de reproducción prefieran parches con residentes de alta calidad (i.e. con obispillos del color que indique mayor calidad). Como en esta especie la coloración del plumaje indica la calidad individual, debería haber una correlación entre el éxito reproductivo individual y la coloración del plumaje que nuestra manipulación del éxito reproductivo local a escala de parche probablemente dismi-

nuya. Por tanto, si los cernícalos se fijan en la coloración del plumaje de los congéneres, esperamos detectar una preferencia dentro de los parches manipulados (tratamientos Aumentados y Disminuidos) por aquellos parches con plumajes más coloreados de media, independientemente de la manipulación aplicada.

## Material y Métodos

### Sistema de estudio y recogida de datos

Estudiamos una población reproductora de cernícalos criando en cajas nido colocadas en apoyos eléctricos en la provincia de Cáceres, en el oeste de España (39°27'N, 6°20'E). Definimos 12 parches que incluían cada uno una media de 18.25 ( $\pm 3.93$ ,  $\pm$ de) cajas nido para los cernícalos. La distancia entre postes eléctricos es constante (100 m) y, por ello, los parches tienen una longitud de entre 1500 y 2500 m. La mayoría de los parches están separados unos de otros por varios kms en línea recta, determinados por la ausencia de cajas nido en un grupo de postes eléctricos consecutivos. En los pocos casos en los que los parches están más próximos (2 grupos de 2 parches cada uno), la distancia mínima entre ellos es de 300 m y entre los dos parches siempre se interpone una barrera antropogénica como una autovía y/o edificios, de forma que se espera que las aves los consideren como parches de hábitat diferentes. El cernícalo fue el ave reproductora más abundante en la zona de estudio, con una tasa de ocupación media ( $\pm$  se) por parche de 47 % ( $\pm 4$ ), aunque otras especies como la carraca europea (*Coracias garrulus*), la grajilla (*Corvus monedula*) y el estornino negro (*Sturnus unicolor*) también criaron en la zona de forma más o menos frecuente.

El cernícalo es un ave territorial que en el área de estudio es principalmente residente. Después de un periodo de estancia de los pollos en el nido de 31 días (Cramp y Simmons 1988) se produce la salida del nido. Después del vuelo, los juveniles permanecen alrededor de los territorios durante unas dos semanas, lo que puede facilitar la adquisición de información social por los congéneres puesto que la presencia de los juveniles puede servir como pista indicadora del éxito reproductor.

La mayoría de los cernícalos cría por primera vez en su primer año de vida pero normalmente lo hacen lejos de su zona natal (Village 1990). De acuerdo con esto, en nuestra población sólo se reprodujo 1 juvenil en su primer año de vida de 128 individuos nacidos y marcados en la zona y 4 de 174 lo hicieron en su segundo año de vida. Es decir, de 302 pollos marcados en el área de estudio en 2005 y 2006, sólo fueron recapturados en el área como reproductores 5 individuos entre 2006 y 2007, lo que indica que la filopatría natal es escasa y/o la supervivencia juvenil baja.

Los cernícalos son sexualmente dicromáticos en la coloración del plumaje. Aquí estudiamos sólo uno de los parches de plumaje sexualmente dicromáticos, el obispillo, porque sólo encontramos evidencia de una relación entre la coloración del plumaje de esa parte y la calidad individual. Así, la coloración del obispillo se correlaciona con el éxito reproductor en machos (Palokangas et al. 1994), está limitada ambientalmente y se correlaciona con el tamaño de puesta en las hembras (Vergara et al. 2009), funciona como señal de estatus en las hembras reproductoras (López-Idiaquez et al. 2016) y se relaciona con la capacidad cazadora en los pollos macho (Vergara y Fargallo 2008). Además, en nuestra población, la coloración del obispillo explicó la condición de la hembra y se relacionó con la inmunidad innata en ambos sexos (Parejo et al. 2011). Esto sugiere que la coloración del obispillo se relaciona con la calidad individual y, por tanto, que la calidad de hábitat podría estar primero relacionada con la calidad individual y, como consecuencia, con la coloración del plumaje.

Manipulamos el éxito reproductor local de los cernícalos durante las primaveras de 2005 y 2006 y observamos sus efectos durante las primaveras de 2006 y 2007. Además en 2006 medimos la coloración del plumaje de individuos reproductores (65 adultos, 42 hembras y 23 machos) y la relacionamos con la selección de hábitat durante la primavera de 2007.

Visitamos las cajas nido semanalmente desde Abril a Julio para determinar la ocupación, los parámetros reproductivos y las tasas de emigración e inmigración. Los adultos fueron capturados en los nidos, algunas hembras durante las visitas rutinarias al final de la incubación y el resto de hembras y todos los machos con una trampa puesta en el nido al principio del periodo nidícola (entre los días 2 y 8 de vida de los pollos). Capturamos 137 cernícalos adultos durante el estudio (16, 64 y 57 individuos en 2005, 2006 y 2007, respectivamente), 91 hembras y 46 machos. Para 41 nidos (20 en 2006 y 21 en 2007) capturamos los dos miembros de la pareja. Los adultos fueron anillados durante la captura, en 2006 además recolectamos de 3 a 5 plumas del mismo sitio del obispillo de machos y hembras para los análisis de color, intentando recogerlas de modo que estas plumas reflejaran el color global del obispillo. Tomamos medidas del peso y la longitud del tarso de los pollos cuando éstos tenían una media de 15 días de edad.

### Elección de hábitat de reproducción

Cuantificamos la preferencia por los sitios de reproducción usando 4 variables. Primero la probabilidad de cada individuo capturado de moverse entre dos parches diferentes en dos años consecutivos (fieles *versus* emigrantes). Segundo, la probabilidad de cada individuo capturado de moverse entre dos nidos diferentes, del mismo o diferente parche, en dos años consecutivos (fieles *versus* emigrantes). Tercero, la probabilidad de cada nido de ser ocupado en dos años consecutivos (nidos reocupados *versus* no-reocupados) independientemente de la identidad de los reproductores. Esta última variable proporciona una medida adicional de las probabilidades de emigración desde los parches y los nidos porque las dos variables primeras que miden esto probablemente sobreestimen la emigración en 2006, ya que en 2005 sólo se capturaron 16 individuos. Finalmente, también usamos la tasa de incremento poblacional por parche que fue medida como la ratio entre el número de parejas de cernícalos criando en años sucesivos en un parche ( $N_{t+1}/N_t$ ). En los cernícalos en general, y en nuestra población en particular, la filopatría natal es bastante baja (ver más arriba). Por tanto, las variaciones en el tamaño poblacional por parche es probable que sean causadas principalmente por la llegada a la población de individuos foráneos (inmigración) y también, aunque en menor grado, por la emigración, pudiendo descartarse que las variaciones se deban a la incorporación de los juveniles a sus parches de nacimiento.

### Manipulación experimental

Manipulamos el éxito reproductor de los cernícalos a escala de parche moviendo 1 ó 2 pollos de 5 días de edad entre nidos de los parches Disminuidos a nidos de los parches Aumentados en 2005 y 2006. Los pollos de los nidos adoptivos eran emparejados por la edad y el peso con los de los nidos de origen. Además, se cambiaron pollos de la misma edad entre pares de nidos de Parches Control de Manipulación. Dependiendo del tamaño inicial de nidada de los nidos receptores, añadimos 1 ó 2 pollos, de forma que las nidadas pequeñas recibieron 2 pollos y las grandes sólo 1. Haciendo esto se maximizó la supervivencia de los pollos en los nidos y el tamaño final de nidada nunca excedió el tamaño de nidada máximo natural en la población.

Los parches fueron asignados al azar (ver apéndice) a los diferentes tratamientos en 2005: 1) Tratamiento Disminuido ( $N = 4$  parches cada año), en los que se redujo el éxito reproductor del 50% de los nidos con pollos, que fueron añadidos a nidos receptores de los parches Aumentados. 2) Tratamiento Control ( $N = 2$  parches cada año), en los que el éxito reproductor del parche no se alteró. 3) Tratamiento Control de Manipulación ( $N = 2$  parches cada año), en los que una media del 46% de los nidos con pollos recibieron pollos de nidos de otros parches Control de Manipulación. El éxito reproductor medio del parche se mantuvo inalterado. 4) Tratamiento Aumentado ( $N = 4$  cada año), en los que el éxito medio del 24% de los nidos con pollos fue aumentado. Los mismos tratamientos fueron aplicados en 2006.

### Análisis de color

Para las medidas de color, colocamos las plumas cuidadosamente sobre papel negro simulando la colocación natural de las mismas sobre el ave y siempre la misma persona (N.S.) registró los datos espectrales en total oscuridad con un espectrofotómetro Ocean Optics DH 2000 spectrophotometer (Dunedin, FL, USA) (ver material suplementario electrónico).

La coloración del obispillo difiere entre sexos en los cernícalos (Cramp y Simmons 1988), siendo en la mayoría de las hembras a rayas marrones y negras y gris en los machos. No obstante, el 30% de las hembras en nuestra población tenían grisáceo, o gris, en vez de marrón en las bandas más anchas, lo que da al obispillo una apariencia gris (Parejo et al. 2011). Por ello se analizó por separado la coloración de machos y hembras, resumiéndose los espectros de reflectancia con el brillo, la saturación y el tono (ver apéndice). Como las variables de color están normalmente correlacionadas, hicimos análisis de componentes principales (ACP) para las variables de color del obispillo de las hembras y de los machos por separado, reduciendo el número de variables (ver apéndice). La coloración del obispillo de las hembras fue reducida a 2 factores principales: CP1 que explicó el 50% de la variación y el CP2 que explicó el 24% de la variación. Las hembras con puntuaciones altas positivas en el CP1 mostraron un plumaje marrón menos brillante y más saturado y con un tono a mayor longitud de onda, siendo, por tanto, hembras con apariencia marrón en el obispillo, contrastando con las hembras con puntuaciones negativas altas en el CP1 que mostraron apariencia gris en el obispillo. Las hembras con puntuaciones positivas altas en el CP2 mostraron barras negras más brillantes (ver apéndice). La coloración del obispillo de los machos fue reducida al primer CP que explicó el 54% de la variación. Los machos con puntuaciones altas positivas en el CP1 mostraron obispillos de color intenso y brillante.

La variación en el tamaño muestral entre distintos análisis estadísticos se debe al hecho de que no se cogieron plumas de determinados individuos por razones logísticas.

### Análisis estadísticos

Los análisis fueron realizados usando el programa estadístico SAS. Primero, para analizar la eficacia de la manipulación experimental testamos el efecto del tratamiento sobre la cantidad y calidad de los volantones. Llevamos a cabo Modelos Lineales Mixtos (LMM en SAS, procedimiento MIXED) para evaluar el efecto del tratamiento sobre la condición física de los pollos (residuos del peso sobre la longitud del tarso) y sobre la cantidad de volantones. En el primer análisis la variable respuesta fue la condición media de los pollos de cada nido y en el segundo la cantidad de volantones producidos por nido. En estos análisis el parche se introdujo como un factor aleatorio para tener en cuenta que los nidos de un mismo parche pueden no ser independientes y también el año para controlar por las variaciones anuales en la productividad de los cernícalos.

Usamos Modelos Lineales Mixtos Generalizados (GLMM en SAS, procedimiento GLIMMIX) con función de unión logit y distribución binomial para analizar el efecto del tratamiento sobre la probabilidad de cada cernícalo reproductor de emigrar de un parche o un nido entre dos años consecutivos y sobre la probabilidad de un nido ocupado previamente por un cernícalo de ser reocupado al año siguiente. Cuando analizamos el efecto del tratamiento sobre la probabilidad de emigración, el sexo de los individuos se introdujo como un factor porque el sexo normalmente afecta a las decisiones de emigración (Greenwood 1980). En los tres modelos, también se introdujo como predictor el éxito reproductor del individuo/nido (como números de pollos volados) en el año  $t$  (2005 para los individuos que se reprodujeron en 2006, 2006 para los individuos que se reprodujeron en 2007) para considerar el efecto de la información personal que puede determinar las decisiones de dispersión (e.g. Nager et al. 1996). Finalmente, introdujimos el parche como un efecto aleatorio para considerar el hecho de que las decisiones de emigración de los individuos criando en el mismo parche podrían no ser independientes. En los análisis del efecto del tratamiento

sobre las probabilidades de emigración no introdujimos el nido como efecto aleatorio porque consideramos a los reproductores de los mismos nidos como eventos independientes ya que de los 20 nidos en los que capturamos los dos adultos en 2006, ninguno de los 14 individuos recapturados estaban reproduciéndose con el mismo compañero en 2007. El efecto del tratamiento sobre la tasa de incremento poblacional de los parches fue analizado mediante un Modelo Lineal General (GLM en SAS, procedimiento GLM).

Las relaciones entre la coloración del plumaje y la preferencia de hábitat fueron estudiadas llevando a cabo los mismos modelos que arriba, pero: 1) usando sólo datos de 2006 y 2007 porque sólo medimos la coloración en 2006; y 2) llevando a cabo esos modelos dos veces, primero, introduciendo los valores medios de la coloración del obispillo de todas las hembras de cada parche y, después, con los valores medios de la coloración del obispillo de todos los machos de cada parche. Por ejemplo, llevamos a cabo un Modelo Lineal Mixto Generalizado (GLMM en SAS, procedimiento GLIMMIX) con función de unión logit y distribución binomial en el que la probabilidad de cada cernícalo reproductor de emigrar de un parche entre dos años consecutivos fue la variable dependiente. En este análisis introdujimos el sexo como un factor y el valor medio de coloración del obispillo de hembras o machos, el tratamiento y el éxito reproductor individual (como número de pollos volados) como predictores. Finalmente, introdujimos el parche como un efecto aleatorio.

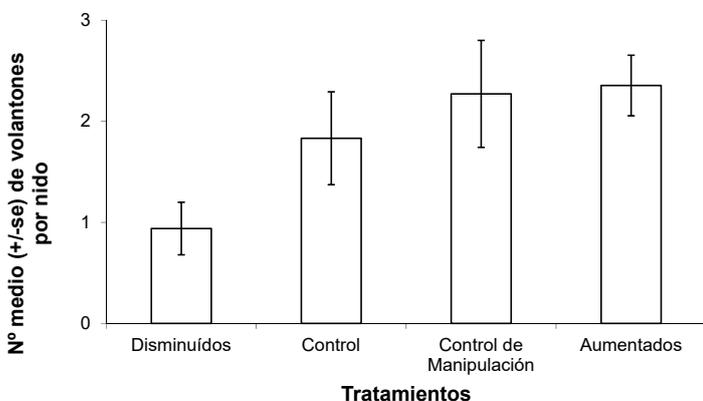
En todos los análisis el efecto del tratamiento fue continuo desde 0 (parches Disminuídos) a 2 (parches Aumentados) porque teníamos expectativas ordenadas con respecto a ellos (ver más arriba).

La selección de modelos se llevó a cabo por procedimientos paso a paso hacia atrás, eliminando, uno a uno, los efectos que estaban más lejos de la significación estadística, que fue establecida en el valor de  $P < 0.05$ .

## Resultados

### Eficacia de la manipulación

La condición física media de los pollos no estuvo afectada por la manipulación experimental (LMM,  $F_{1,73} = 0.04$ ,  $P = 0.84$ ). Sin embargo, el número medio de volantones por pareja reproductora estuvo afectado por el tratamiento (LMM,  $F_{1,130} = 9.32$ ,  $P = 0.003$ , estima  $\pm$  error estándar =  $0.45 \pm 0.15$ , Fig. 1). El número de volantones se redujo en los parches Disminuídos comparados con los parches Control y Aumentados (Fig. 1). Ni el efecto del parche, ni el del año fueron significativos en ninguno de los análisis anteriores ( $p > 0.20$ ). El número medio de volantones no difirió entre los dos



**Figura 1.** Efecto de la manipulación del éxito reproductor local en el año  $t$  sobre el número medio de volantones por nido. Las barras de error indican media  $\pm$  error estándar.

**Figure 1.** Effect of the manipulation of the local reproductive success in year  $t$  on mean number of fledglings per nest. Error bars show the mean  $\pm$  standard error.

tipos de parches control (Tukey test,  $t = -0.65$ ,  $P = 0.51$ ). Por tanto, como el tratamiento de Control de Manipulación fue diseñado para controlar por el efecto de la manipulación independientemente del tratamiento aplicado, y ninguna de las dos variables (cantidad y calidad de volantones) varió entre los dos tratamientos control, los datos de esos dos tratamientos fueron combinados para los análisis siguientes. Las diferencias observadas entre los tratamientos en las medidas del éxito reproductor por parche parecieron ser sólo la consecuencia de nuestro experimento, porque ni la condición física media de los volantones (LMM,  $F_{1,57} = 0.01$ ,  $P = 0.91$ ), ni el número medio de volantones (LMM,  $F_{1,59} = 1.57$ ,  $P = 0.21$ ) difirió entre los tratamientos cuando sólo consideramos nidos no manipulados en cada tipo de parche.

### Respuesta a la manipulación del éxito reproductor local

Ni la probabilidad de emigración de los parches ni la de los nidos entre el año  $t$  y el  $t+1$  estuvo afectada por el tratamiento (Tabla 1). Sólo el éxito reproductor individual en el año  $t$  afectó negativamente a la probabilidad de emigración de los individuos desde los parches (Tabla 1).

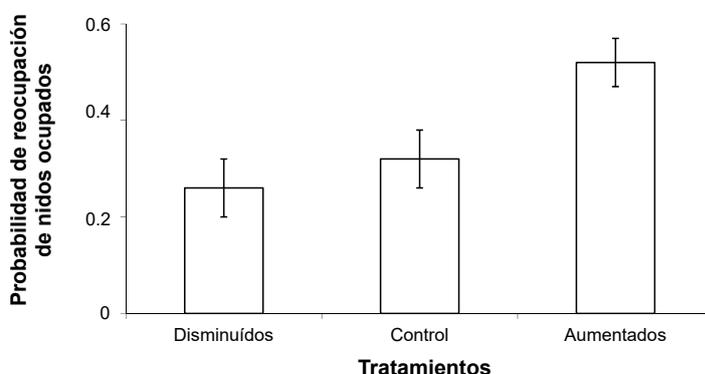
La probabilidad de un nido ocupado en el año  $t$  de ser reocupado en el año  $t+1$  estuvo afectado por el tratamiento (Tabla 1). La probabilidad de reocupación fue mayor en parches Aumentados que en Disminuídos (Fig. 2). El éxito reproductor del nido estuvo también positivamente relacionado (Tabla 1) con la probabilidad de reocupación de los nidos.

La tasa de incremento poblacional del parche no estuvo afectada por el tratamiento (GLM,  $F_{1,22} = 2.12$ ,  $P = 0.16$ ).

### Respuesta a la coloración del plumaje de los conespecíficos

La probabilidad de emigración de los cernícalos desde los parches y los nidos entre 2006 y 2007 no estuvo relacionada con la coloración del plumaje del obispillo de las hembras en 2006 (Tabla 2). En este set de datos, como en el que consideramos todos los datos (ver apartado anterior), sólo el éxito reproductor individual en el año  $t$  estuvo negativamente relacionado con la probabilidad de emigración de los individuos desde los parches (Tabla 2).

Al igual que en el set de datos para los 3 años (ver anterior apartado), la probabilidad de reocupación de los nidos estuvo sólo afectada por el tratamiento (Tabla 2), de forma que fue mayor en parches Aumentados que en los Control o Disminuídos. Cuando sólo analizamos parches manipulados (es decir, parches Aumentados y Disminuídos) la probabilidad de reocupación estuvo negativamente relacionada, aunque sólo de forma cercana a la significación,



**Figure 2.** Efecto de la manipulación del éxito reproductor local en el año  $t$  sobre la probabilidad de reocupación en el año  $t+1$  de los nidos previamente ocupados. Las barras de error indican media  $\pm$  error estándar.

**Figure 2.** Effect of the manipulation of the local reproductive success in year  $t$  on reoccupation probability in year  $t+1$  of previously occupied nests. Error bars show the mean  $\pm$  standard error.

con la coloración del obispillo de las hembras residentes (GLMM, efecto del CP1 del obispillo:  $F_{1,41} = 3.72$ ,  $P = 0.06$ , estima  $\pm$  error estándar =  $-0.15 \pm 0.08$ ). En esos parches manipulados, la probabilidad de reocupación de un nido estuvo también relacionada positivamente con el éxito reproductor del nido en el año  $t$  (GLMM,  $F_{1,41} = 8.28$ ,  $P = 0.006$ ), pero ni el tratamiento (GLMM,  $F_{1,35} = 0.55$ ,  $P = 0.46$ ), ni el efecto aleatorio del parche (GLMM,  $Z = 0.67$ ,  $P = 0.25$ ) fueron significativos.

La tasa de incremento poblacional por parche estuvo relacionada negativamente sólo con el marrón del obispillo de las hembras que se reprodujeron en el año  $t$  (GLM, CP1 del obispillo,  $F_{1,9} = 4.30$ ,  $P = 0.05$ , estima  $\pm$  error estándar =  $-0.36 \pm 0.17$ , Fig. 3).

Ninguna de estas variables analizadas estuvo relacionada con la coloración del obispillo de los machos ( $P > 0.1$  en todos los casos).

**Tabla 1.** Efectos de la información social producida de forma inadvertida (éxito reproductor local manipulado) en 2005 y 2006 sobre la emigración de los cernícalos en 2006 y 2007.

**Table 1.** Effects of the inadvertent social information (manipulated local reproductive success) in 2005 y 2006 on kestrel emigration in 2006 and 2007.

Variable dependiente	Efectos independientes	Tipo de variable	gl	F	P	Estima $\pm$ error estándar
Probabilidad de emigración del parche	Tratamiento	Covariable	1,56	0.09	0.77	
	Sexo	Factor fijo	1,56	0.37	0.54	
	<b>Éxito reproductor individual</b>	<b>Covariable</b>	<b>1,68</b>	<b>4.70</b>	<b>0.03</b>	<b>-0.36 <math>\pm</math> 0.17</b>
	Parche	Factor aleatorio		Z = 0.80	0.21	
Probabilidad de emigración del nido	Tratamiento	Covariable	1,53	0.55	0.46	
	Sexo	Factor fijo	1,53	2.66	0.11	
	Éxito reproductor individual	Covariable	1,65	3.05	0.08	
	Parche	Factor aleatorio		Z = 1.48	0.07	
Probabilidad de reocupación de nidos previamente ocupados	<b>Tratamiento</b>	Covariable	<b>1,119</b>	<b>6.93</b>	<b>0.0096</b>	0.39 $\pm$ 0.15
	<b>Éxito reproductor del nido</b>	Covariable	<b>1,119</b>	<b>5.87</b>	<b>0.02</b>	<b>0.22 <math>\pm</math> 0.09</b>
	Parche	Factor aleatorio		0.01	0.50	

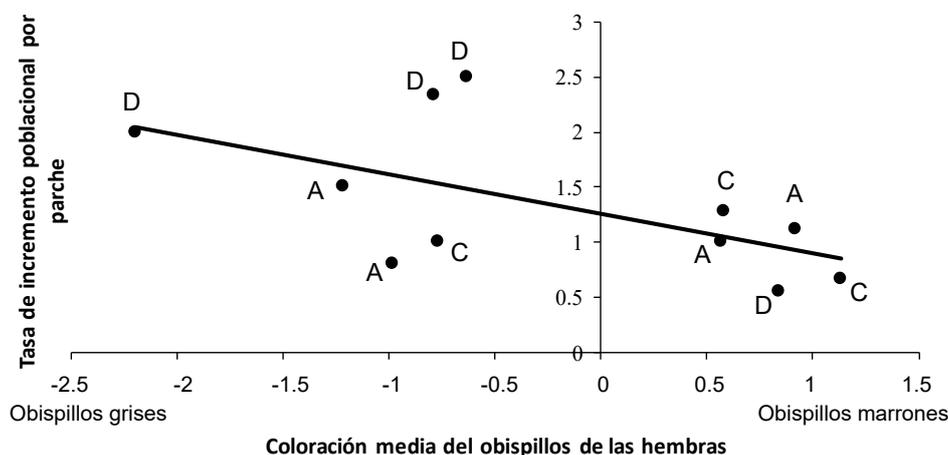
Las variables retenidas en cada modelo se muestran en negrita

**Tabla 2.** Efectos de la información social producida de forma intencionada (coloración del obispillo de las hembras) en 2006 sobre la emigración de los cernícalos en 2007.

**Table 2.** Effects of the intentionally produced social information (females' rump coloration) in 2006 on kestrel emigration in 2007.

Variable dependiente	Efectos independientes	Tipo de variable	gl	F	P	Estima $\pm$ Error estándar
Probabilidad de emigración del parche	Media del CP1 del obispillo de las hembras	Covariable	1,44	0.43	0.51	
	Media del CP2 del obispillo de las hembras	Covariable	1,44	1.59	0.21	
	Tratamiento	Covariable	0,44	0.00	0.99	
	Sexo	Factor fijo	1,56	0.37	0.54	
	<b>Éxito reproductor individual</b>	<b>Covariable</b>	<b>1,68</b>	<b>4.70</b>	<b>0.03</b>	<b>-0.36 <math>\pm</math> 0.17</b>
	Parche	Factor aleatorio		Z = 0.80	0.21	
Probabilidad de emigración del nido	Media del CP1 del obispillo de las hembras	Covariable	1,41	0.88	0.35	
	Media del CP2 del obispillo de las hembras	Covariable	1,41	0.13	0.72	
	Tratamiento	Covariable	1,53	0.55	0.46	
	Sexo	Factor fijo	1,53	2.66	0.11	
	<b>Éxito reproductor individual</b>	<b>Covariable</b>	<b>1,65</b>	<b>3.05</b>	<b>0.08</b>	
	Parche	Factor aleatorio		Z = 1.48	0.07	
Probabilidad de reocupación de nidos previamente ocupados	Media del CP1 del obispillo de las hembras	Covariable	1,61	1.39	0.24	
	Media del CP2 del obispillo de las hembras	Covariable	1,5	0.0	0.98	
	<b>Tratamiento</b>	<b>Covariable</b>	<b>1,62</b>	<b>4.76</b>	<b>0.03</b>	<b>0.16 <math>\pm</math> 0.07</b>
	Éxito reproductor del nido	Covariable	1,58	0.86	0.36	
	Parche	Factor aleatorio		Z = 0.17	0.43	

Las variables retenidas en cada modelo se muestran en negrita



**Figure 3.** Relación entre la coloración media del obispillo de las hembras de cernícalo (CP1 del obispillo) por parche en el año  $t$  y tasa de incremento poblacional por parche del año  $t$  al  $t+1$ . Las letras al lado de cada punto indican el tipo de parche (D = Disminuido, C = Control y A = Aumentado).

**Figure 3.** Relationship between the mean rump coloration (rump PC1) of female kestrels per patch in year  $t$  and the patch population rate of increase in year  $t+1$ . Letters alongside dots indicate the type of patche (D = Decreased, C = Control and A = Increased).

## Discusión

Nuestros resultados, en primer lugar, suponen una prueba experimental del uso de información social basada en el éxito, en la selección de hábitat de reproducción de los cernícalos. Esto refuerza la evidencia previa correlativa que sugiere que los cernícalos usan el éxito reproductor de otros individuos como una fuente de información social para la elección de hábitat de reproducción (Parejo et al. 2005). Aquí, la probabilidad de reocupación de nidos previamente ocupados estuvo influenciada por nuestra manipulación, de forma que esta probabilidad fue mayor en parches Incrementados que en los Control y en estos que en los Disminuidos. No es probable que la filopatria natal sea la causante de las diferencias encontradas en la probabilidad de reocupación en los diferentes tratamientos porque es muy baja en nuestra población (ver arriba). Sin embargo, el resultado podría deberse en parte a la fidelidad de los reproductores exitosos a los nidos, como indica la relación positiva encontrada entre el éxito reproductor individual y la probabilidad de reocupación. Pero la manipulación del éxito reproductor local de los conespecíficos también afectó a esta probabilidad de reocupación. Por tanto, el éxito reproductor local de los conespecíficos parece tener sus efectos sobre todos los reproductores tanto exitosos como no exitosos previamente instalados en los parches, que podrían ser fijados a los parches Aumentados como consecuencia de su alta productividad global. Es decir, los cernícalos parecen usar el éxito reproductor de los congéneres para evaluar la calidad del hábitat de reproducción.

Nuestra manipulación no afectó a la tasa de incremento poblacional por parche de los cernícalos. Este resultado podría estar basado en diferencias en el acceso a la información por emigrantes e inmigrantes (Doligez et al. 2002; Parejo et al. 2007). La información sobre el éxito reproductor local de los congéneres es fácil de adquirir para los residentes, que son emigrantes potenciales. Sin embargo, la información sobre la calidad de otros sitios de reproducción es probablemente difícil de recolectar sobre todo para los reproductores y los individuos de primer año, que son los inmigrantes potenciales, debido a limitaciones espaciales y temporales (Doligez et al. 2002). Como es probable que la tasa de crecimiento poblacional refleje principalmente inmigración, porque muchos reproductores son fieles a sus parches de reproducción, es lógico que el éxito reproductor de los congéneres tenga poco efecto sobre esta variable.

En segundo lugar, encontramos apoyo tentativo para la hipótesis que sugiere que las señales que revelan calidad individual podrían ser utilizadas por los prospectores como una fuente de información sobre la calidad del hábitat de reproducción. Las señales parecieron cumplir un papel en la selección del hábitat de reproducción. Así, la

probabilidad de reocupación de nidos previamente ocupados en los parches manipulados y la tasa de aumento poblacional se relacionaron con la coloración del obispillo de las hembras residentes. Los cernícalos parecen primero elegir parches de alta calidad donde ellos y/o sus congéneres fueron más exitosos, y después parecen ser atraídos a sitios donde las hembras ya establecidas tenían obispillos más grises. El papel señalizador de la coloración del obispillo de las hembras está apoyado por varios argumentos en diferentes poblaciones, incluyendo la aquí estudiada (Vergara et al. 2009; Parejo et al. 2011; López-Idiáquez et al. 2016). Así, la coloración del obispillo de la hembra puede transmitir información sobre su calidad que puede ser usada como una fuente de información social por los individuos prospectores. El resultado que indica que es el color del obispillo de las hembras y no del macho lo que proporciona información social tiene implicaciones interesantes relacionadas con la selección diferencial sobre los sexos. Se ha propuesto que la ornamentación femenina ha sido seleccionada más a menudo a través de la competencia femenina por los recursos que a través de la competencia por los compañeros (Heinsohn et al. 2005; LeBas 2006; Clutton-Brock 2009), por lo tanto, las señales en las hembras podrían estar más influenciadas por la distribución de los recursos necesarios para criar y sacar adelante la descendencia que en los machos (Clutton-Brock 2009). Si así fuera en los cernícalos, se esperaría que los individuos que buscaran información sobre la calidad del hábitat dirigieran su atención más a las señales de las hembras que a las de los machos, lo que parece estar de acuerdo con nuestros resultados.

Alternativamente, la relación negativa entre el marrón del obispillo de las hembras residentes y la tasa de incremento poblacional podría explicarse por la respuesta directa de ambas variables a la calidad del hábitat: las hembras más grises son individuos de mayor calidad y que, por tanto, van a tener más probabilidad de adquirir lugares de nidificación en mejores localizaciones, y, como resultado, esos lugares tienen mayor tasa de incremento poblacional.

Otra posibilidad es que la atracción a los parches con hembras con coloración más gris pudiera estar relacionada con la selección sexual y la elección de pareja (Wagner 1998) más que con la elección de hábitat. Es posible que los cernícalos macho prefieran parches donde hay hembras atractivas para poder acceder a ellas más que por el hecho de criar en el mismo hábitat donde crían hembras atractivas. Sin embargo, en nuestro estudio, esta posibilidad se debilita por el hecho de que la coloración del plumaje de las hembras pareció afectar la probabilidad de reocupación de nidos previamente ocupados en parches manipulados y la tasa de incremento poblacional. Es decir, tanto los machos como las hembras parecieron ser atraídos por los parches con hembras de mejor calidad.

Independientemente de si los prospectores se fijan en las señales que indican calidad, en el éxito reproductor local o en ambos, nuestros resultados sugieren que dependen de la información social. Ambos mecanismos comportamentales son muy similares ya que tanto las pistas como las señales pueden revelar la calidad del hábitat local. Sin embargo, las pistas se producen inadvertidamente, ya que los individuos no pueden ocultar su éxito y, mientras tanto, las señales transmiten información por diseño (Danchin et al. 2004). Por ello, los dos mecanismos pueden llevar a dinámicas evolutivas muy diferentes. Además, es probable que la captación de estos dos tipos de información difiera debido a las diferentes limitaciones temporales que cada una de ellas impone. De hecho, la información sobre el éxito reproductor de los conspecíficos está disponible al final de la temporada de reproducción, mientras que la información sobre la coloración del plumaje está disponible durante la mayor parte de la temporada de cría. Por lo tanto, los residentes en cada parche (es decir, los emigrantes potenciales) podrían fijarse en el éxito reproductor de los congéneres y/o en las señales. Mientras tanto, los reproductores no locales (es decir, los inmigrantes potenciales), serían más propensos a fijarse en la coloración del plumaje que está disponible durante un período de tiempo más largo que el éxito reproductor conespecífico.

En conclusión, proporcionamos algunas pruebas experimentales del uso de pistas basadas en el éxito reproductor para evaluar la calidad del hábitat en una especie de ave territorial, así como evidencia correlativa en apoyo del uso de señales que indican la calidad de sus portadores durante la selección del hábitat de reproducción. En algunas situaciones, la información transmitida por las señales puede ser menos costosa de adquirir que la información transmitida por el éxito de reproducción porque las señales son inherentemente más llamativas que los rasgos basados en el éxito. Esto tiene implicaciones ecológicas importantes puesto que señales comportamentales, morfológicas o fisiológicas tendrían el potencial de determinar la estructura y dinámica de las poblaciones.

## Agradecimientos

Gracias a todos los estudiantes que colaboraron durante la toma de datos. J. T. Seppänen hizo sugerencias muy interesantes a una versión previa del manuscrito. El trabajo fue parcialmente financiado por una beca doctoral a N.S. por el Fondo Social Europeo y un contrato I3P-doctores a D.P. también financiado por el Fondo Social Europeo y por el Ministerio de Educación y Ciencia-FEDER español (project ref. CGL2005-04654/BOS). En la actualidad, DP está financiada por el Gobierno de Extremadura mediante el contrato TA13002.

El trabajo de campo fue hecho con el permiso de la Junta de Extremadura y cumple las leyes españolas.

## Referencias

- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Aparicio, J.M., Bonal, R., Muñoz, A. 2007. Experimental test on public information use in the colonial Lesser Kestrel. *Evolutionary Ecology* 21:783-800.
- Betts, M.G., Hadley, A.S., Rodenhouse, N., Nocera, J.J. 2008. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2257-2263.
- Brown, C., Brown, M.B., Danchin, E. 2000. Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *Journal of Animal Ecology* 69:133-142.
- Clutton-Brock, T. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77:3-11.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1988. *The birds of the western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A., Valone, T.J., Wagner, R.H. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305:487-491.
- Doligez, B., Danchin, E., Clobert, J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297:1168-1170.
- Fletcher, R.J. Jr. 2007. Species interactions and population density mediate the use of social cues for habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 76:598-606.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating Systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140-1162.
- Heinsohn, R., Legge, S., Endler, J.A. 2005. Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. *Science* 309: 617-619.
- Hill, G.E. 1988. Age, plumage brightness, territory quality, and reproductive success in the black-headed grosbeak. *The Condor* 90:379-388.
- LeBas, N.R. 2006. Female finery is not for males. *Trends in Ecology and Evolution* 21:170-173
- Lotem, A., Wagner, R.H., Balshine-Earn, S. 1999. The overlooked signaling component of nonsignaling behavior. *Behavioral Ecology* 10:209-212.
- López-Idiáquez, D., Vergara, P., Fargallo, J.A., Martínez-Padilla, J. 2016. Female plumage coloration signals status to conspecifics. *Animal Behaviour* 121: 101-106.
- McGregor, P.K. 1993. Signalling in territorial systems: A context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Philosophical Transactions of the Royal Societies B* 340:237-244.
- Nager, R.G., Johnson, A., Boy, V., Rendón-Martos, M., Calderón, J., Cezilly, F. 1996. Temporal and spatial variation in dispersal in the greater flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*). *Oecologia* 107:204-211.
- Nocera, J.J., Forbes, G.J., Giraldeau, L.-A. 2006. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:349-355.
- Orians, G.H., Wittenberger, J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 137: S29-S49.
- Otter, K., McGregor, P.K., Terry, A.M.R., Burford, F.R.L., Peake, T.M., Dabelsteen, T. 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:1305-1309.
- Palokangas, P., Korpimäki, E., Hakkarainen, H., Huhta, E., Tolonen, P., Alatalo, R.V. 1994. Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Animal Behaviour* 47:443-448.
- Parejo, D., Avilés, J.M. 2007. Do avian brood parasites eavesdrop on heterospecific sexual signals revealing host quality? A review of the evidence. *Animal Cognition* 10: 81-88.
- Parejo, D., Danchin, E., Avilés, J.M. 2005. The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality? *Behavioral Ecology* 16:96-105.
- Parejo, D., White, J., Clobert, J., Dreiss, A., Danchin, E. 2007. Blue tits use fledgling quantity and quality as public information in breeding site choice: an experiment. *Ecology* 88:2373-2382.
- Parejo, D., Silva, N., Danchin, E., Avilés, J.M. 2011. Informative content of melanin-based plumage colour in adult Eurasian kestrels. *Journal of Avian Biology* 42:49-60.
- Redmond, L.J., Murphy, M.T., Dolan, A.C., Sexton, K. 2009. Public information facilitates habitat selection of a territorial species: the eastern kingbird. *Animal Behaviour* 77: 457-463.
- Reudink, M.W., Studd, C.E., Marra, P.P., Kurt Kyser, T., Ratcliffe, L.M. 2009. Plumage brightness predicts non-breeding season territory quality in a long-distance migratory songbird, the American redstart *Setophaga ruticilla*. *Journal of Avian Biology* 40:34-41.
- Seppänen, J.T., Forsman, J.T., Mönkkönen, M., Thomson, R.L. 2007. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* 88:1622-1633
- Soler, J.J., Soler, M., Møller, A.P., Martínez, J.G. 1995. Does the great spotted cuckoo choose magpie hosts according to their parenting ability? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:201-206.
- Studd, M.V., Robertson, R.J. 1985. Sexual selection and variation in reproductive strategy in male yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:101-109.
- Vergara, P., Fargallo, J.A. 2008. Sex, melanin coloration, and sibling competition during the postfledging dependence period. *Behavioral Ecology* 19:847-853.
- Vergara, P., Fargallo, J.A., Martínez-Padilla, J., Lemus, J.A. 2009. Inter-annual variation and information content of melanin-based coloration in female Eurasian kestrels. *Biological Journal of the Linnean Society* 97:781-790.

Village, A. 1990. *The kestrel*. T. and A.D. Poyser, London, Reino Unido.

Wagner, R.H. 1998. Hidden leks: sexual selection and the clustering of avian territories. En: Parker, P.G., Burley, N. (eds.) *Avian Reproductive Tactics: Female and Male Perspectives*, pp 123-145. Ornithological Monographs No. 49. Allen Press, Lawrence, KS. Estados Unidos.

Wagner, R.H., Danchin, E. 2010. A taxonomy of biological information. *Oikos* 119:203-209.

Ward, M.P. 2005. Habitat selection by dispersing yellow-headed blackbirds: evidence of prospecting and the use of public information. *Oecologia* 145:650-657.

\*\*\*

## Apéndice

### Sistema de estudio

El cernícalo es un ave de mediano tamaño (230.5 g) con amplia distribución en la península ibérica (Parejo et al. 2011). El tamaño de puesta en la zona varió de 2 a 7 huevos (media = 4.9, N = 154), al igual que el tamaño de nidada (2 a 7 pollos, media = 4.6, N = 115). Fundamentalmente son las hembras las que incuban los huevos, aunque los machos también pueden hacerlo durante cortos periodos (datos propios). La incubación dura 34 días y la estancia de los pollos en el nido 31 días (Cramp y Simmons 1988).

### Manipulación experimental

En 2005 a cada parche se le aplicó al azar uno de los siguientes tratamientos y en 2006 el mismo: 1) Tratamiento Disminuído (N = 4 parches cada año), en los que el éxito reproductor del 50% de los nidos con pollos (N = 8) se redujo al retirar 1 ó 2 pollos, que fueron añadidos a nidos receptores de los parches Aumentados. 2) Tratamiento Control (N = 2 parches cada año), en los que no se llevó a cabo ninguna manipulación y el éxito reproductor del parche no se alteró. 3) Tratamiento Control de Manipulación (N = 2 parches cada año), en los que una media del 46% de los nidos con pollos (N = 6) recibieron pollos de nidos de otros parches Control de Manipulación. Este tratamiento se aplicó para mantener el éxito reproductor medio del parche inalterado y controlar por el efecto de la manipulación. 4) Tratamiento Aumentado (N = 4 cada año), en los que el éxito medio del 24% de los nidos con pollos (N = 9) fue aumentado mediante la adición de 1 ó 2 pollos procedentes de nidos reducidos. Por tanto, todos los parches incluyeron nidos manipulados y sin manipular excepto los parches Control que sólo incluyeron nidos no manipulados.

En 2005, antes de la manipulación, los parches asignados a los diferentes tratamientos no difirieron ni en el número de cajas nido disponibles (ANOVA con el tratamiento como una variable explicativa continua:  $F_{1,10} = 1.11$ ,  $p = 0.32$ ), ni en el número de cajas nido ocupadas por cernícalos (ANOVA con el tratamiento como una variable explicativa continua:  $F_{1,10} = 2.44$ ,  $p = 0.15$ ), (Tabla A1).

**Tabla A1.** Valores medios por tratamiento de las variables que caracterizan los parches estudiados en el año 2005, antes del inicio del experimento.

**Table A1.** Mean values per treatment of the variables characterizing the study patches in 2005, before the beginning of the experiment.

Tratamiento	Número de cajas disponibles (media $\pm$ error estándar)	Número de cajas ocupadas por cernícalo
Disminuído (N = 4 parches)	19.25 $\pm$ 1.80	7.5 $\pm$ 0.64
Controles (Control y Control de Manipulación) (N = 4 parches)	19.00 $\pm$ 2.65	7.75 $\pm$ 0.75
Aumentado (N = 4 parches)	17.25 $\pm$ 1.70	8.5 $\pm$ 0.71

### Medición de la coloración del plumaje con espectrometría

La reflectancia del plumaje se midió en el rango entre 300–700 nm con una fuente de luz y de deuterio usando una fibra óptica bifurcada puesta sobre la superficie de la pluma con un ángulo de 45° e iluminando un área de 1 mm<sup>2</sup>. Usando el programa de adquisición spectral OOIBase (Ocean Optics), registramos secuencialmente 10 espectros relativo a un blanco estándar de referencia (WS-2) y después promediamos los espectros para reducir el ruido eléctrico de la toma de datos del espectrofotómetro. Repetimos este proceso tres veces, levantando y apoyando la fibra de nuevo sobre la muestra de plumas entre cada exploración. Después promediamos los 3 espectros por individuo.

La mayoría de las hembras de cernícalo tienen obispillos con rayas marrones y negras, si bien un 30% de las hembras en nuestra población tenían grisáceo o gris en vez de marrón en las bandas más anchas, lo que da al obispillo una apariencia gris (Parejo et al. 2011). Un estudio previo ha mostrado que las barras marrones y negras difieren en la cantidad de eu- y faeo-melanina (Fargallo et al. 2007), por ello nosotros analizamos separados los datos espectrofotométricos recolectados de esas barras marrones y negras del obispillo. Los espectros de reflectancia de las barras grises-marrones del obispillo de las hembras se resumieron usando tres descriptores estándar del color (Montgomerie 2006): el brillo, la saturación y el tono. El brillo fue calculado como la suma de la reflectancia desde 300 a 700 nm. La curva de reflectancia de las partes marrones muestra un gran aumento en reflectancia a altas longitudes de onda que empieza aproximadamente en 550 nm (Parejo et al. 2011), por tanto la saturación fue calculada como la ratio entre la reflectancia total en el rango de 550-700 nm y la reflectancia total del espectro completo (300-700 nm). El tono fue la longitud de onda media entre los valores máximos y mínimos de reflectancia del espectro total (ver Montgomerie 2006). Por tanto, las hembras con un obispillo grisáceo deberían tener mayor brillo relativo y menor saturación amarillo-rojo que aquellas con obispillo marrónáceo. Los espectros de reflectancia de las partes negras de los obispillos de las hembras se resumieron usando el brillo. Los cernícalos macho tienen el obispillo gris y la reflectancia de los obispillos grises se resumió usando el brillo y la saturación UV (como en Doucet et al. 2005).

Llevamos a cabo análisis de componentes principales (ACP) para las variables de color del obispillo de las hembras y de los machos por separado. Esto redujo el número de variables y permitió analizar las relaciones entre estas variables de color con otras variables diferentes. En esos análisis usamos la matriz de correlación y no se usó ningún factor de rotación (Budaev 2010). Las puntuaciones de los ejes principales (CP) de los ACP fueron entonces usadas para definir las diferencias entre individuos en machos y hembras separadamente. Para determinar el número de factores retenidos seguimos la regla de extraer los factores con valor propio  $\geq 0.95$ . La coloración del obispillo de las hembras fue reducida a 2 factores principales: CP1 (valor propio = 2) que explicó el 50% de la variación y recibió coeficientes elevados para la saturación amarilla-roja, el tono y el brillo de la parte marrón (ver debajo); y el CP2 (valor propio = 0.95) explicó el 24% de la variación y tuvo coeficientes positivos para el brillo de la parte negra (ver debajo). Así, hembras con puntuaciones altas positivas en el CP1 mostraron un plumaje marrón menos brillante y más saturado y con un tono a mayor longitud de onda que las hembras con puntuaciones negativas en el CP1. Las primeras hembras tenían apariencia marrón en el obispillo, contrastando con las hembras con puntuaciones negativas altas en el CP1 que mostraron apariencia gris en el obispillo. Además, las hembras con puntuaciones positivas altas en el CP2 mostraron barras negras más brillantes que las hembras con puntuaciones negativas en ese eje. La coloración del obispillo de los machos fue reducida al primer CP (valor propio = 1.1) que explicó el 54% de la variación y obtuvo coeficientes positivos para el brillo y la saturación UV (ver debajo). Por ello, los machos con puntuaciones altas positivas en el CP1 mostraron obispillos de color más intenso y brillante que los machos con puntuaciones negativas en este eje (Tabla 2).

**Tabla 2.** Coeficientes del análisis de componentes principales para las variables de color del obispillo de los cernícalos adultos. Las puntuaciones de los CP se basan en 41 hembras y 23 machos.

**Table 2.** Principal components loadings for colour variables of the rump of adult kestrels. PC scores are based on 41 females and 23 males.

	Componentes principales		
	Hembras		Machos
	CP1	CP2	CP1
Brillo del marrón	-0.51	-0.03	
Saturación amarilla-roja del marrón	0.58	0.10	
Tono del marrón	0.59	0.26	
Brillo del negro	-0.23	0.96	
Brillo del gris			0.71
Saturación UV del gris			0.71
<b>% Varianza explicada por:</b>			
—cada componente	50 %	24%	54%
—acumulativo	50 %	74%	54%

## Referencias

- Budaev, S.V. 2010. Using Principal Components and Factor Analysis in animal behaviour research: caveats y guidelines. *Ethology* 116:472- 480.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. 1988. *The birds of the western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Doucet, S.M., Mennill, D.J., Montgomerie, R., Boag, P.T., Ratcliffe, L.M. 2005. Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male black-capped chickadees. *Behavioral Ecology* 16:218-222.
- Fargallo, J.A., Laaksonen, T., Korpimäki, E., Wakamatsu, K. 2007. A melanin-based trait reflects environmental growth conditions of nestling male Eurasian kestrels. *Evolutionary Ecology* 21:157-171.
- Montgomerie, R. 2006. Analyzing colors. En: Hill GE, McGraw KJ, (eds.). *Bird Coloration, vol. 1: mechanisms and measurements*, pp. 90-147. 1<sup>st</sup> ed. Harvard University Press. Cambridge, MA. Estados Unidos y Londres, Reino Unido.
- Parejo, D., Silva, N., Danchin, E., Avilés, J.M. 2011. Informative content of melanin-based plumage colour in adult Eurasian kestrels. *Journal of Avian Biology* 42:49-60.