

VARIACION EN LA FECHA DE PUESTA DE UNA POBLACION DE MILANO NEGRO (*MILVUS MIGRANS*). EFECTO DE LA EXPERIENCIA DE LOS REPRODUCTORES

Javier VIÑUELA *

RESUMEN.—*Variación en la fecha de puesta de una población de Milano Negro (Milvus migrans). Efecto de la experiencia de los reproductores.* Estudiamos la influencia de la experiencia de la pareja sobre la fecha de puesta en una Falconiforme de tamaño medio, el Milano Negro (*Milvus migrans*). Las parejas con menos de tres años de establecimiento en el área de estudio pusieron más tarde. Este retraso se explica en gran parte por una llegada tardía al área de cría, una menor eficacia en la construcción del nido y por un alargamiento del período transcurrido entre la finalización de la construcción del nido y el comienzo de la puesta. Comparamos nuestros resultados con los obtenidos con el Aguila Real (*Aquila chrysaetos*), cuya fecha de puesta parece ser menos variable que la del Milano Negro, debido a las diferentes duraciones de los ciclos reproductivos.

Palabras clave: Doñana, experiencia reproductora, fecha de puesta, Milano Negro.

SUMMARY.—*Laying date variation in a Black Kite (Milvus migrans) population. Effect of breeding experience.* The effect of breeding experience on the laying date of Black Kites (*Milvus migrans*) was studied in SW Spain. The pairs with less than three years of breeding experience in the area laid later than more experienced birds. This breeding delay was related to the delayed arrival of less experienced birds to the breeding area, and to protracted nest building and pre-laying periods. These results were compared with a recent study about laying date in Spain of the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), that had a less variable laying date, probably due to its longer breeding cycle.

Key words: Black Kite, breeding experience, Doñana, laying date.

INTRODUCCIÓN

La variación intra- e interespecífica en la fecha de puesta de aves se ha relacionado con multitud de factores (ver revisiones en Lack, 1950; Perrins, 1970; Skutch, 1976; Perrins & Birkhead, 1983). Concretamente, en las Falconiformes se ha comprobado que: (1) El fotoperíodo es un factor próximo importante en la determinación de la fecha de puesta (Porter & Wiemeyer, 1972; Fyfe, 1976; Platt, 1977). (2) La abundancia de alimento en el período de prepuesta influye de forma importante en la fecha de puesta (Cavé, 1968; Snyder & Wiley, 1976; Newton, 1976, 1979, 1986). (3) La fecha de puesta está ajustada a la disponibilidad de alimento, de forma que los pollos nacen en el período de mayor abundancia de comida (Newton, 1979, 1986). (4) Las variaciones interanuales en fecha de puesta pueden reflejar las diferentes temperaturas de cada año, de forma que en primavera cálidas las fechas de puesta suelen ser más

tempranas (Cavé, 1968; Rockenbauch, 1975; Newton, 1986). Además, en dos especies se ha comprobado que los individuos jóvenes ponen más tarde (Cernícalo Vulgar, *Falco tinnunculus*, Cavé, 1968; Gavián, *Accipiter nisus*, Newton, 1986) y se ha sugerido que en rapaces tropicales la llegada de las lluvias estimula la reproducción (Skutch, 1976; Newton, 1979).

En este trabajo describimos la variación en las fechas de puesta en una población de Milano Negro (*Milvus migrans*) y analizamos su relación con la edad de los reproductores.

AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Area de estudio

El área seleccionada para este estudio fue la finca de Matasgordas, situada en el límite norte del Parque Nacional de Doñana

(37°8'N, 6°26'W). En esta zona se alcanza una de las mayores densidades de Milano Negro del Parque, entre las mayores de las citadas para esta especie (Viñuela, 1991). Dentro de esta finca pueden distinguirse dos áreas claramente diferenciadas: (1) Una zona de 600 Ha de bosque mediterráneo de alcornoques (*Quercus suber*) con un denso sotobosque de lentiscos (*Pistacia lentiscus*), jaguarzo (*Halimium sp.*) y otras Cistaceas. Sólo una pequeña parte de esta zona limita con áreas encharcadas. (2) Una zona abierta, lindante con el Arroyo de la Rocina y de unas 300 Ha de extensión. Esta zona es una dehesa de alcornoques, con una gran variedad de herbáceas y otras plantas anuales, poco matorral (Cistaceas y *Ulex sp.*), alguna pequeña laguna, extensas manchas de *Asphodelus albus* y juncuales (*Juncus sp.*) dispersos. La vegetación de esta zona era similar a la descrita anteriormente, y fue degradada al ser dedicada esta parte de la finca a cultivo de cereal.

Durante 1987, 1988 y 1989 estudiaremos la reproducción de todas las parejas de Milano Negro presentes en el área abierta. Además, de 1987 a 1989 ampliamos progresivamente el área de estudio incluyendo varias parcelas del área cerrada (Viñuela, 1991). El número total de parejas estudiadas fue de 39 en 1987, 68 en 1988 y 85 en 1989.

Determinación de la fecha de puesta

Durante los primeros días del período de estudio (marzo-julio) localizábamos las parejas presentes mediante observaciones con telescopio y revisión de todos los árboles en busca de nidos nuevos. Los nidos fueron visitados cada 2-8 días antes de la puesta y diariamente durante ésta, siempre que fue posible.

Definimos fecha de puesta como el día en que cada hembra puso el primer huevo. Para ello hemos asumido que el intervalo de puesta entre primer y segundo huevo fue de tres días (el intervalo típico entre segundo y tercer huevo, Viñuela, 1991), ya que antes de iniciar la puesta no realizamos visitas diarias a los nidos. Para 16 puestas de un huevo en las que la visita en que se detectó la puesta y la anterior estuvieron separadas dos-cuatro

días, hemos asumido que la puesta del huevo se realizó en el punto intermedio entre las dos visitas.

Para otras 37 puestas no conocíamos la fecha de puesta con precisión, pero sí la fecha de eclosión. En estos casos hemos estimado la fecha de puesta del primer huevo siguiendo los siguientes criterios: (1) El período de incubación dura 29 días (Viñuela, 1991). (2) La asincronía de eclosión refleja el patrón de incubación, de forma que puede estimarse a partir de ella el día en que comenzó la incubación (Viñuela, 1991). De un total de 156 intentos de puesta (en algunos casos la puesta fue abandonada o depredada antes de finalizar, por lo que no llegó a completarse) hemos eliminado 9 puestas en las que no conocíamos ni la fecha de puesta ni la de eclosión, y además habían transcurrido más de cuatro días entre la visita de localización del huevo y la anterior. Incluimos en los análisis seis casos de puesta de reposición. Para todos los análisis estadísticos codificamos la variable fecha de puesta, considerando como fecha «1» la primera fecha de puesta registrada durante los tres años de estudio.

Edad de los reproductores

Durante los tres años de estudio la población de Milano Negro de Matasgordas sufrió un notable incremento, observado también en otras áreas del Parque Nacional a partir de 1989 (F. Hiraldo y L. García, com. pers.). En el área abierta de Matasgordas (en la que la evolución de la población fue seguida durante los tres años de estudio), el número de parejas aumentó de 21 en 1987 a 40 en 1988 y 45 en 1989.

Se han descrito para esta especie vínculos de pareja de larga duración, incluso de por vida (Schnurre, 1956; Schifferly, 1967; Brown & Amadon, 1969). La reproducción de la población de Milano Negro de Matasgordas ha sido estudiada desde 1984 por M. Máñez y F. Robles. Este conocimiento previo de la población nos permitió saber cuáles eran las parejas de nuevo establecimiento, ya que las parejas mantienen la fidelidad a un pequeño territorio de cría, e incluso al mismo nido, durante sucesivas temporadas de cría (Matskatsch, 1953; Meyburg, 1966). Este fenómeno-

no ha sido comprobado en la Reserva Biológica de Doñana, mediante la observación de individuos marcados en años sucesivos en los mismos territorios o nidos (F. Hiraldo, com. pers.; obs. pers.). Además, varias observaciones personales confirman la fidelidad al área de cría, pese a que no utilizamos individuos marcados:

— Observamos en años sucesivos varios individuos reconocibles por peculiaridades del plumaje criando en los mismos territorios.

— Dos individuos con anilla de metal criaron en años sucesivos en los mismos territorios.

— El comportamiento de defensa de las parejas de Milano Negro cuando realizábamos las visitas a los nidos fue muy variable, desde individuos que huían al acercarnos en automóvil desde una distancia de 500 metros y no eran vistos durante la visita al nido, hasta otros que huían al comenzar a subir al árbol, o durante la visita al nido chillaban constantemente e incluso picaban hacia el observador. En años sucesivos observábamos en los mismos territorios individuos con el mismo comportamiento altamente huidizo o agresivo.

— Los materiales usados por el Milano Negro en la construcción del nido son muy variados (Cramp & Simmons, 1980), pero en años sucesivos observábamos en los mismos territorios nidos construidos de la misma forma. Por ejemplo, en los mismos territorios aparecían nidos totalmente cubiertos de papel, otros con gran cantidad de papel de plata o trapos, o sólo con excrementos de vaca. El caso más espectacular, fue el de una pareja que en tres años sucesivos elaboró el forro del nido con paquetes de tabaco de la misma marca.

— Por último, en años sucesivos observábamos las mismas peculiaridades en hábitos alimenticios en los mismos territorios. Por ejemplo, parejas que consumían muchos gorriones, animales atropellados o insectos. Parte de esta consistencia en hábitos alimenticios de un año al siguiente puede deberse más al territorio en sí que a los individuos (por ejemplo, el consumo de conejos estuvo condicionado por la cercanía a conejeras, Viñuela, 1981). Sin embargo, otros casos no pueden explicarse por el territorio, y deben

corresponder a individuos con cierta especialización alimentaria, anteriormente descrita en esta especie (Delibes, 1975; Viñuela, 1991).

Las parejas de nueva aparición en Matagordas no provienen de áreas cercanas, ya que en éstas no se apreció ningún cambio importante en la distribución de parejas (L. García & M. Martínez, com. pers.). Por el contrario, a partir de 1989, también empezó a incrementarse la población en áreas próximas. Puesto que los Milanos Negros muestran fidelidad al área de cría tampoco es probable que fueran parejas de adultos provenientes de áreas lejanas. Por tanto, parece lógico suponer que estas parejas eran nuevas en el área de estudio, y debían estar compuestas por individuos inexpertos en sus primeros intentos de reproducción. Para 12 parejas observadas con telescopio, pudimos registrar el color del iris, rasgo indicativo de la edad en el Milano Negro (los individuos con un año de edad tiene el iris pardo, mientras que los adultos lo tiene blanco, Sylvén, 1977). De siete parejas observadas en su primer año de cría, en cuatro había un miembro con iris pardo (en dos casos el macho y en uno la hembra). Las restantes cinco parejas eran parejas establecidas en el área de estudio desde tres o más años antes, y todos los individuos tenían el iris blanco. Estas observaciones dan soporte a la idea de que las parejas de nuevo establecimiento estaban compuestas por individuos inexpertos, y confirman las observaciones realizadas en la Reserva Biológica de individuos anillados criando en su primer año de vida (F. Hiraldo, com. pers.). La edad de primera reproducción no había sido descrita para esta especie (Cramp & Simmons, 1980).

Hemos clasificado las parejas según el tiempo de establecimiento en el área de estudio en parejas en su primer y segundo año de cría (a partir de ahora parejas inexpertas, $N=83$ puestas de 51 parejas) y parejas con tres o más años de establecimiento en el mismo territorio (parejas expertas, $N=73$ puestas de 41 parejas). Para todos los análisis hemos considerado conjuntamente la muestra de los tres años. Sin embargo, y dado que puede existir un problema de pseudorreplicación (hay muestras de las mismas parejas para años diferentes), también realizamos estos análisis por años individuales.

Otras variables

Durante 1988 y 1989 anotamos la fecha de las primeras observaciones de cada pareja en el área que después se confirmaría como territorio de cría mediante visitas cada 1-2 días. Al llegar al área de cría, las hembras de Milano Negro se establecen en el territorio de cría y apenas se mueven de él durante las fases de prepuesta, puesta, incubación y crecimiento temprano de los pollos (Cramp & Simmons, 1980; obs. pers.). Este comportamiento, junto con el hábito de permanecer largos períodos en posaderos altos cercanos al nido y el paisaje abierto de Matasgordas, permite estimar con fiabilidad el momento de llegada de cada pareja. Además, los posaderos de cada pareja son muy constantes a lo largo del período de cría, lo que facilitó la asignación de las fechas de llegada a cada pareja. Por último, los Milanos Negros defienden un área alrededor del nido frente a otros individuos (Bustamante, 1990), lo que facilitó la identificación de parejas vecinas en aquellos casos en que éstas se encontraban muy próximas. Hemos desechado las observaciones realizadas en la parte más boscosa del área de estudio, pues la localización de individuos posados era mucho más difícil e incierta.

Las primeras visitas al área de estudio fueron hechas el 15 de marzo (1988) y el 11 de marzo (1989). En estas fechas, varias parejas ya estaban establecidas y había iniciado la construcción del nido. Consideramos por tanto como fecha de llegada «1» el 15 de marzo para ambos años. Esta fecha de llegada es sólo una aproximación a la fecha real en que se estableció cada pareja, pero las visitas diarias a esta zona permiten suponer que las fechas de primeras observaciones no son muy diferentes de la auténtica fecha de establecimiento. Además, las posibles diferencias entre fecha observada y fecha real de llegada deben ser pequeñas en comparación con la gran variación en las fechas de primeras observaciones de cada pareja (11 de marzo-25 de abril).

Para 67 puestas de 1988 y 1989 pudimos estimar la duración de la construcción del nido y el período transcurrido entre la finalización de ésta y el comienzo de la puesta. Para estimar la duración del período de cons-

trucción sólo consideramos los nidos en que detectamos el comienzo de la construcción con una precisión de 1-5 días, es decir, entre la última visita en que no detectamos construcción y la primera en que sí lo hicimos, no transcurrieron más de cinco días. Asumimos que el comienzo de construcción ocurrió en el punto medio entre visitas. En los nidos de años anteriores, marcamos la parte superior de la construcción, de forma que en posteriores visitas podíamos saber si se habían añadido palos nuevos. Igualmente, en la primera visita a nidos de años anteriores, anotamos el material presente en el forro, lo que permitía saber en visitas posteriores si se había añadido algo nuevo. En el caso de nidos de nueva construcción, consideramos como inicio de ésta a la primera plataforma de palos o a la presencia de estos debajo de una horquilla (en ocasiones contamos hasta 80 palos debajo de una horquilla sin que todavía hubiera una plataforma). Consideramos que la construcción de un nido estaba acabada cuando tenía un forro compacto y claramente aplanado (ver Desai & Malhotra, 1979 y Viñuela, 1991 para descripciones detalladas de la construcción del nido en esta especie). Como en el caso anterior, asumimos que la finalización de la construcción ocurrió en el punto medio entre dos visitas, incluyendo sólo los casos en que entre ellas no transcurrieron más de cinco días (periodicidad de visitas: 2.7 ± 2.1 días). Calculamos también la duración del período transcurrido entre el día estimado de finalización de la construcción y el día de comienzo de la puesta. Para 47 puestas conocemos la fecha de llegada, duración de la construcción del nido y la duración del período final de construcción-puesta.

RESULTADOS

Durante los tres años de estudio, la fecha de puesta más temprana fue el 23 de marzo y la más tardía el 5 de junio ($N=147$, 107.3 ± 14.03). En la figura 1 puede apreciarse la existencia de dos períodos de concentración de puestas, uno en los diez primeros días de abril (31.3 % de las puestas) y otro en los diez últimos días de este mismo mes (25.8 % de las puestas). Estos dos picos de puesta se deben, en gran parte, a las diferentes fechas

de puestas de parejas expertas e inexpertas (Anova; $F = 72.4$, g.l. = 1,145, $P < 0.0001$; fig. 1). Estos resultados se mantienen al considerar cada año por separado (1987: $F = 18.6$, g.l. = 1,21, $P = 0.0003$; 1988: $F = 24.6$, g.l. = 1,53, $P < 0.0001$; 1989: $F = 56.8$, g.l. = 1,67, $P < 0.0001$).

La fecha de puesta se correlacionó positivamente con la fecha de llegada a la colonia, la duración del periodo de construcción del nido y el tiempo transcurrido entre el momento en que el nido estaba preparado para la puesta y el día de puesta (fig. 2). De nuevo estos resultados fueron significativos o marginalmente significativos al considerar los años por separado (fecha de llegada: 1988: $r = 0.76$, $P < 0.0001$, $N = 34$; 1989: $r = 0.72$, $P < 0.0001$, $N = 37$; periodo de construcción: 1988: $r = 0.72$, $P < 0.0001$, $N = 32$; 1989: $r = 0.33$, $P = 0.06$, $N = 33$; periodo construcción-puesta: 1988: $r = 0.57$, $P = 0.0006$, $N = 32$; 1989: $r = 0.31$, $P = 0.08$, $N = 33$). En un análisis de regresión por pasos, utilizando la fecha de puesta como variable dependien-

te, las tres variables entran a formar parte del modelo, que explica el 71% de la varianza en fecha de puesta (tabla 1). Realizando este análisis en cada año los resultados se mantuvieron para 1988, mientras que para el caso de 1989 la variable duración del periodo construcción-puesta no entró a formar parte del modelo. Estas tres variables fueron significativamente diferentes entre parejas expertas e inexpertas (tabla 2), manteniéndose este resultado al considerar los dos años por separado. Las parejas inexpertas llegaron más tarde al área de cría, tardaron más tiempo en construir el nido y estuvieron más días con el nido construido sin realizar la puesta.

Gran parte de la variación en fecha de puesta entre parejas expertas e inexpertas puede deberse por tanto a las diferencias observadas entre ambos tipos de pareja en estas tres variables. De hecho, los residuos de la regresión múltiple presentada en la tabla 1 ya no varían de forma significativa entre ambos tipos de parejas (Anova; $F = 0.73$, g.l. = 1,45; $P = 0.41$).

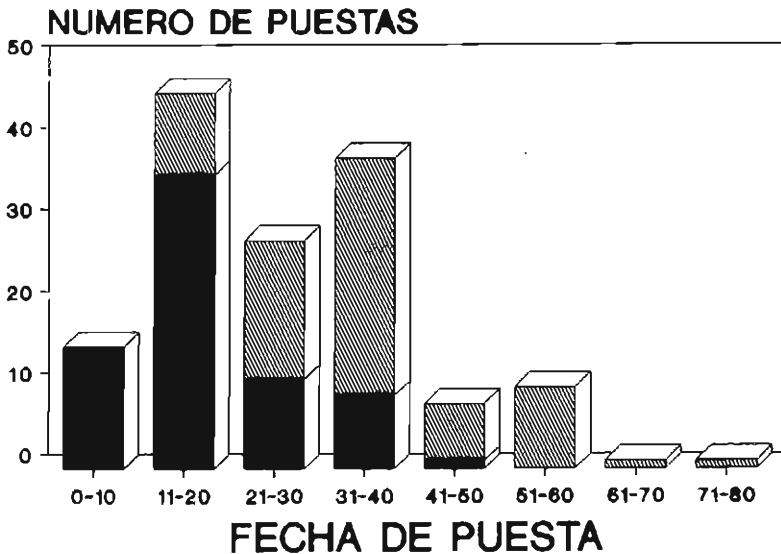


FIG. 1.—Fechas de puesta del Milano Negro, datos de 1987-1989 agrupados en periodos de 10 días. La fecha «1» corresponde al 23 de marzo. Parejas en su primer o segundo año de cría en el área de estudio (barras rayadas) y parejas con más de dos años de experiencia de cría (barras negras).
[Laying date of Black Kites; data from 1987-1989, grouped in 10-days periods. Date «1» is March 23. Breeding pairs during their first or second year nesting in the study area (stripped bars) and more experienced pairs (black bars).]

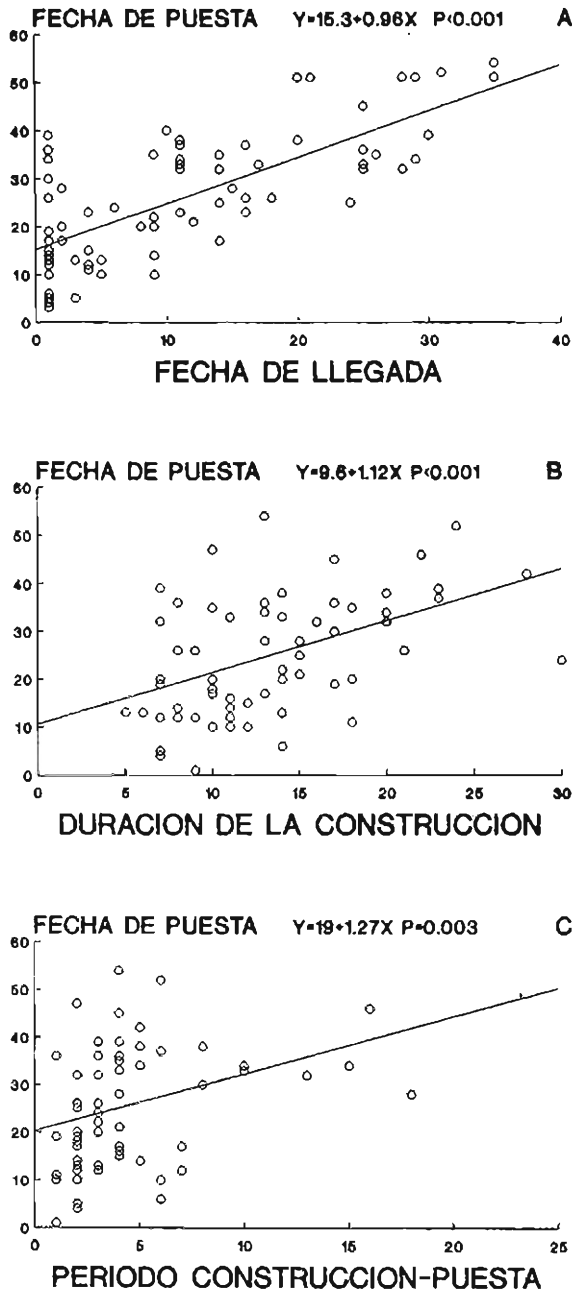


FIG. 2.—Relación entre la fecha de puesta y A) fecha de llegada al área de cría (fecha 1 = 15 de marzo); B) duración del periodo de construcción del nido y C) duración del intervalo entre el final de la construcción del nido y el comienzo de la puesta. Fechas de puesta como en la figura 1. Regresiones lineales y valores de significación.

[Relationship between laying date and A) date of arrival to the breeding area (date 1 = March 15); B) duration of nest-building period and C) time elapsed between the end of nest building and the start of laying. Laying dates as in fig. 1. Linear regressions and p-values.]

TABLA 1

Resultados del análisis de regresión por pasos, con la fecha de puesta como variable dependiente y la fecha de llegada a la colonia, la duración de la construcción del nido y el intervalo entre la finalización de ésta y la puesta del primer huevo como variables independientes.

[Results of a stepwise regression analysis taking laying date as dependent variable, and the arrival date to the breeding area, the length of the building period and the time elapsed between the end of nest-building and the start of laying as independent variables.]

	COEFICIENTE	t de Student	p	F	p	R ²	g.l.
Fecha de llegada	0.9	8.7	<0.001	80.9	<0.001		1
Duración de la construcción	0.8	4.2	<0.001	24.1	<0.001		1
Construcción-puesta	0.84	2.7	0.01	7.2	0.01		1
Modelo total				37.4	<0.001	72.3	46

DISCUSIÓN

Las parejas con menos de tres años de experiencia reproductiva realizaron la puesta más tarde. Este resultado coincide con lo observado para varias especies de aves (Lack, 1966; Coulson & White, 1960; Nelson, 1978; Bryant, 1979; Haman & Cook, 1987), incluyendo algunas rapaces (Cavé, 1968; Newton, 1976). Hemos identificado tres factores diferentes que pueden contribuir a explicar estas diferencias en fechas de puesta.

1) Los individuos jóvenes llegan más tarde al área de cría, debido probablemente a un retraso en la migración. En el paso prenupcial por el Estrecho de Gibraltar se han detectado dos máximos que se han relacionado con el paso de adultos y jóvenes (Cramp &

Simmons, 1980). El retraso en la migración prenupcial de individuos jóvenes se ha descrito en varias especies de aves, entre ellas algunas Falconiformes, probablemente en relación con una menor eficacia en la obtención de reservas energéticas para el viaje por parte de los individuos inexpertos (Newton, 1979).

2) El periodo de construcción del nido también fue más largo en parejas jóvenes. Este resultado puede deberse a que los individuos jóvenes tengan que dedicar más tiempo a la obtención de comida y menos a otras actividades. Sin embargo, algunas observaciones sugieren que también hay un efecto debido a la inexperiencia en la construcción del nido: los nidos de parejas nuevas tenían una construcción más imperfecta, con los palos más desordenados y el forro más irre-

TABLA 2

Influencia de la experiencia de la pareja en la fecha de llegada a la colonia, duración del periodo de construcción del nido y duración del intervalo entre la finalización de la construcción y la puesta del primer huevo (Medias \pm D.S.). ANOVAS parciales para cada variable con la edad de la pareja como factor. Datos agrupados de 1988 y 1989. La fecha de llegada «1» es el 15 de marzo. Entre paréntesis, tamaños de muestra para cada variable.

[Effect of breeding experience on the independent variables considered in Table 1 (Mean \pm S.D.). Partial ANOVAs for each variable with breeding experiences as factor. Data from 1988 and 1989 were pooled. Laying date «1» was March 11. Sample sizes in brackets.]

	Parejas expertas	Parejas nuevas	F	p
Fecha de llegada	6.3 \pm 7.3 (33)	17.1 \pm 10.3 (39)	25.1	<0.001
Duración de la construcción del nido (días)	10.6 \pm 3.7 (37)	16.8 \pm 5.8 (30)	27.8	<0.001
Intervalo construcción-puesta (días)	3.5 \pm 2.9 (37)	5.5 \pm 4.1 (30)	5.5	0.02

gular. En varias parejas nuevas apreciamos un gran retraso en la construcción del nido, incluso en el período inicial de construcción de la plataforma inicial, acumulándose una gran cantidad de palos caídos debajo de la horquilla seleccionada antes de que logran formar una plataforma inicial estable. En contraste, hemos observado cómo parejas de las consideradas expertas, eran capaces de construir un nido en menos de una semana, sin que aparecieran apenas palos caídos debajo de la plataforma. En otros grupos de aves se ha descrito una menor eficacia en la construcción de nidos por parte de individuos jóvenes, lo cual indica que el comportamiento de construcción tiene componentes innatos y aprendidos (Collias & Collias, 1984), pero, hasta donde sabemos, esta variación no había sido descrita para Falconiformes.

3) Por último, las parejas inexpertas también permanecieron más tiempo sin realizar la puesta una vez construido el nido. Esta diferencia de nuevo puede reflejar una mayor ineficacia en acumular las reservas necesarias para formar los huevos, debido a la menor capacidad de obtención de alimento de individuos inexpertos (Orians, 1969; Recher & Recher, 1969; Groves, 1978; Searcy, 1978; Newton, 1979; Meijer, 1988). De hecho, hemos comprobado en esta población que las parejas nuevas tenían tendencia a consumir más presas inmóviles o de captura fácil (cangrejos, basura, carroña, insectos o anfibios y reptiles; Viñuela, 1991). Esto puede reflejar una inferior capacidad cazadora de individuos inexpertos durante el período de cría, lo que explicaría también el retraso en la reproducción (Hiraldo *et al.*, 1990).

Estos resultados muestran que la fecha de puesta puede estar determinada por limitaciones antes de la puesta (Kallander, 1974; Yom-Tov, 1974; Drent & Daan, 1980; Ewald & Rohwer, 1982; Turner, 1982; Davies & Lundberg, 1985), lo que contribuye a explicar por qué hay tanta dispersión en una variable que tiene una importante influencia sobre el éxito reproductivo (Viñuela, 1991).

Nuestros resultados contrastan con los de otro estudio reciente sobre la fecha de puesta del Aguila Real (*Aquila crhysetos*) en Navarra (Fernández, 1991). La fecha de puesta en nuestro estudio fue mucho más variable

que en el Aguila Real (test F de homogeneidad de varianzas, $F=2.9$, g.l. = 146,76, $P<0.001$) y, además del efecto de la experiencia de la pareja, la fecha de puesta de los Milanos Negros también estuvo afectada por la meteorología (Viñuela, 1991), mientras que la fecha de puesta del Aguila Real parece estar determinada en gran medida por el fotoperíodo. Como sugieren varios autores (Fernández, 1991 y referencias allí), en rapaces de ciclo reproductivo largo, la posibilidad de variación en fecha de puesta es mucho menor y ésta está determinada básicamente por el fotoperíodo, pero en una rapaz de tamaño medio como el Milano Negro sí puede observarse una mayor variabilidad relacionada con otros factores ambientales.

AGRADECIMIENTOS.—Agradezco la desinteresada ayuda de las muchas personas que colaboraron en la realización del trabajo de campo. José Pablo Veiga aportó valiosas sugerencias a lo largo de todo el estudio. Durante el período de estudio disfruté una beca del Plan de Formación de Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia. Este trabajo es una contribución al proyecto de investigación PB87-0405 de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica.

BIBLIOGRAFÍA

- BROWN, L. H. & AMADON, D. 1968. *Eagles, Hawks and Falcon of the World*. Country Life Books. Hamlyn Publishing Group Limited. Hamlyn House, Feltham, Middlesex. Reino Unido.
- BRYANT, D. M. 1979. Reproductive cost in the House Martin, *Delichon urbica*. *Journal of Animal Ecology*, 48: 655-676.
- BUSTAMANTE, J. 1990. Condicionantes ecológicos del período de emancipación en Falconiformes. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- CAVE, A. J. 1968. The Breeding of the Kestrel *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland, Netherlands. *Journal of Zoology*, 18: 313-407.
- COLLIAS, N. E. & COLLIAS, E. C. 1984. *Nest building and Bird behaviour*. Princeton University Press, New Jersey.
- COULSON, J. C. & WHITE, E. 1960. The effect of age and density of breeding birds on the time of breeding of Kittiwake, *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 102: 71-86.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K. E. L. (Eds.). 1980. *The*

- Birds of the Western Palearctic. Vol. II: Hawks to Bustards.* Oxford University Press, Oxford.
- DAVIES, N. B. & LUNDBERG, A. 1985. The influence of food on the time budgets and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*. *Ibis*, 127: 100-110.
- DELIBES, M. 1975. Alimentación del Milano Negro *Milvus migrans* en Doñana (Huelva, España). *Ardeola*, 21: 183-207.
- DESAI, J. H. & MALHOTRA, A. K. 1979. Breeding biology of the Pariah Kite *Milvus migrans* at Delhi zoological park. *Ibis*, 121: 320-325.
- DRENT, R. H. & DAAN, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- EWALD, P. W. & ROHWER, S. 1982. Effect of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygyny in Red-winged Blackbirds *Agelaius phoeniceus*. *Journal of Animal Ecology*, 51: 429-450.
- FERNÁNDEZ, C. 1991. Fecha de puesta del Águila Real (*Aquila chrysaetos*) en Navarra. *Ardeola*, 38: 29-36.
- FYFE, R. W. 1976. Rationale and success of the Canadian Wildlife Service Peregrine breeding project. *Canadian Field-Naturalist*, 90: 308-319.
- GROVES, S. 1978. Age-related differences in Ruddy Turnstone foraging and aggressive behavior. *Auk*, 95: 95-103.
- HAMANN, J. & COOKE, F. 1987. Age effects of clutch size and laying dates of individual female Lesser Snow Geese *Anser caerulescens*. *Ibis*, 129: 527-532.
- HIRALDO, F., VEIGA, J. P. & MAÑEZ, M. 1990. Growth of nestling Black Kites *Milvus migrans*: effects of hatching order, weather and time of season. *Journal of Zoology*, 222: 197-214.
- KALLANDER, K. 1974. Advancement of laying of Great Tits by provisioning of food. *Ibis*, 116: 265-267.
- LACK, D. 1950. The breeding seasons of European birds. *Ibis*, 92: 288-316.
- 1966. *Population studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- MAKATSCH, W. 1953. *Der Schwarze Milan*. Neve Brehmbücherei, Heft 10.
- MEIJER, T. 1988. *Reproductive decision in the Kestrel Falco tinnunculus. A study on psychological ecology*. Tesis Doctoral, Universidad de Groningen. Holanda.
- MEYBURG, B.-U. 1966. Beobachtungen über das Verhalten des Schwarzmilans (*Milvus migrans*). *Ornithologische Mitteilungen*, 18: 239-245.
- NELSON, J. B. 1978. *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford.
- NEWTON, I. 1976. Breeding of Sparrowhawks *Accipiter nisus* in different environments. *Journal of Animal Ecology*, 45: 831-849.
- 1979. *Population Ecology of raptors*. T & D Poyser, Londres.
- 1986. *The Sparrowhawk*. T & AD Poyser, Londres.
- ORIGIANS, G. H. 1969. Age and hunting success in the Brown Pelican (*Pelecanus occidentalis*). *Animal Behavior*, 17: 316-319.
- PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*, 112: 242-255.
- & BIRKHEAD, T. M. 1983. *Avian Ecology*. Blackie and Sons, Glasgow y Londres.
- PLATT, J. B. 1977. *The breeding behavior of wild and captive Gyr Falcons in relation to their environment and human disturbance*. Tesis Doctoral, Universidad de Cornell.
- PORTER, R. D. & WIEMEYER, S. N. 1972. Reproductive patterns in captive American Kestrels (Sparrowhawks). *Condor*, 74: 46-53.
- RECHER, H. F. & RECHER, J. A. 1969. Comparative foraging behavior of adult and immature Little Blue Herons (Florida caerulea). *Animal Behavior*, 17: 310-322.
- ROCKENBAUCH, D. 1975. Zwölfjährige Untersuchungen zur Ökologie des Mäusebussard (*Buteo buteo*) auf des Schwabischen Alb. *Journal für Ornithologie*, 116: 39-54.
- SCHNURRE, VON O. 1956. Über einige strittige Fragen aus dem Leben der beiden Milanarten. *Vogelwelt*, 77: 65-74.
- SEARCY, W. A. 1978. Foraging success in three age classes of Glaucous-winged Gulls. *Auk*, 95: 586-588.
- SKUTCH, A. F. 1976. *Parent Birds and their young*. University Texas Press, Austin, Texas.
- SNYDER, N. F. R. & WILEY, J. W. 1976. Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. *Ornithological Monographs*, 20: 1-96.
- SYLVÉN, M. 1977. Age determination of Red Kite *Milvus milvus* and Black Kite *Milvus migrans*. *Vår Fågelvärld*, 36: 33-37.
- TURNER, A. K. 1982. Timing of laying by Swallows (*Hirundo rustica*) and Sand Martins (*Riparia riparia*). *Journal of Animal Ecology*, 51: 29-46.
- VIÑUELA, J. 1991. *Ecología reproductiva del milano negro (Milvus migrans) en el Parque Nacional de Doñana*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- YOMTOV, Y. 1974. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying of the Crow (*Corvus corone* L.). *Journal of Animal Ecology*, 43: 479-498.

[Recibido: 14.4.93]
[Aceptado: 22.6.93]