

Cernícalo primilla – *Falco naumanni* Fleischer, 1818

Joaquín Ortego

Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
C/ José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid

Fecha de publicación: 17-11-2010



© C. Palacín

Nombres vernáculos

Castellano: Cernícalo primilla, Catalán: Xoriguer petit, Gallego: Lagarteiro das Torres, Vasco: Etxe belatza (Clavell et al., 2005). Alemán: Rötelfalke, Francés: Faucon crécerellette, Inglés: Lesser Kestrel, Italiano: Grillaio, Portugués: Peneireiro-das-torres (Lepage, 2009).

Identificación

Rapaz de tamaño pequeño-mediano (58-72 cm de envergadura y 29-32 cm de longitud). Como el resto de los halcones, presenta alas y cola puntiagudas en vuelo. A distancia puede resultar similar al cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*). El cernícalo primilla es de menor tamaño que el cernícalo vulgar, aunque esta diferencia es difícil de apreciar a distancia (Negro, 1991). El pico es oscuro y la cera y las patas son de color amarillo. A diferencia del cernícalo vulgar, las uñas son de color blanquizco. El iris es de color pardo oscuro (Cramp y Simmons, 1980).

Adultos

El cernícalo primilla presenta un marcado dimorfismo sexual con respecto a la coloración del plumaje (Cramp y Simmons, 1980; Tella *et al.*, 1996a). Los machos adultos presentan el obispillo, la cabeza y las grandes secundarias gris azuladas. La cola también es de color gris azulado y presenta una barra subterminal negra. Las escapulares y el manto son de un color herrumbroso y, a diferencia del cernícalo vulgar, carecen de moteado. Las partes inferiores son rojizas claro, con un moteado más o menos intenso que es bastante variable entre los individuos (Figura 1).



Figura 1. Macho de cernícalo primilla. © C. Palacín.



Figura 2. Hembra de cernícalo primilla. © G. Calabuig.

Las hembras son bastante parecidas a las del cernícalo vulgar, presentando un color pardo con un marcado barredado. Por debajo son ocráceas con un estriado oscuro. La cola de las hembras es en general parda y las plumas caudales presentan unas ocho barras oscuras, siendo la

banda subterminal mucho más ancha (Figura 2). Algunas hembras pueden presentar la cola (el 7,9 %; $n = 239$) y otras partes del cuerpo (el 35,0 %; $n = 239$) con el color gris azulado típico de los machos (Tella *et al.*, 1997a). En las hembras, este color gris azulado aumenta en general hasta los 3 años de edad (Tella *et al.*, 1997a). También se han descrito hembras con diferentes partes del plumaje con la coloración típica de los machos. En una de estas hembras, el patrón anómalo sólo fue observado en 2 de los 3 años en los que fue capturada (Tella *et al.*, 1996a). En cualquier caso, estos patrones de coloración son muy poco frecuentes y podrían ser debidos a desajustes hormonales o corresponder a casos de ginandromorfismo lateral. Análisis más detallados serían necesarios para determinar las causas de este patrón anómalo de coloración (Tella *et al.*, 1996a).

Jóvenes del año

Los jóvenes del año presentan un patrón similar a las hembras, aunque los machos de primer año se pueden distinguir fácilmente tanto de las hembras como de los machos adultos. Los machos jóvenes carecen de las grandes secundarias gris azuladas características de los machos adultos. El manto es de color pardo-herrumbroso y carece del marcado barreado de las hembras adultas. A diferencia de los machos adultos, las cobertoras y escapulares son de color pardo y presentan un cierto barreado. Como en los machos adultos, su cabeza es gris azulada, aunque presenta ciertos tonos de color parduzco. La cola de los machos jóvenes es muy parecida a la de las hembras adultas, aunque en muchas ocasiones ya han mudado algunas de sus plumas caudales (generalmente las caudales centrales) y presentan el patrón gris azulado con barra subterminal negra típico de los machos adultos. Las hembras jóvenes son imposibles de diferenciar de las adultas a distancia, aunque cuando son capturadas se puede percibir que presentan las plumas más desgastadas que las hembras adultas (J. M. Aparicio, comentario personal). Una descripción fotográfica muy detallada del plumaje de esta especie se puede encontrar [aquí](#) (Blasco-Zumeta, 2009). En la red telemática hay disponibles varios vídeos filmados en España que permiten la identificación del cernícalo primilla en movimiento. Por ejemplo, un macho en vuelo planeado y cerniéndose en Extremadura [aquí](#) (Sanabria, 2008), cuatro pollos acicalándose el plumaje y regresando al nido en Lleida [aquí](#) (Bas, 2001) y otras pautas [aquí](#) (SEO/BirdLife, 2009).

Pollos

Los volantones presentan un patrón similar a las hembras, aunque los machos presentan el obispillo y en ocasiones parte de la cola con un característico gris azulado. Este carácter es válido para sexar a los pollos a partir de los 20 días de edad (Negro y Hiraldo, 1992; Aparicio y Cordero, 2001; Rodríguez *et al.*, 2005). El sexado de los pollos pequeños se puede realizar mediante marcadores moleculares (Rodríguez *et al.*, 2005).

Biometría

En una población de La Mancha el peso medio de los machos y hembras durante el periodo reproductor es de $129,2 \pm 10,4$ g (rango = 106,0-159,9) y $152,5 \pm 13,5$ g (rango = 119,3-185,6), respectivamente (en todos los casos los datos están referidos a 156 hembras y 111 machos; medias \pm desviaciones estándar; datos propios no publicados). Estos datos están basados en individuos capturados durante el periodo reproductor, de modo que el mayor peso en las hembras es en parte debido al aumento de peso que las hembras experimentan antes de la puesta (Donázar *et al.*, 1992). El peso de las hembras varía a lo largo del periodo reproductor, aumentando desde el comienzo de las cebas por parte del macho (ver apartado de Biología reproductiva) y alcanzando un pico máximo durante el periodo de puesta de los huevos (Donázar *et al.*, 1992). En los machos, el peso es menos variable, aunque tiende a disminuir a lo largo del periodo reproductor (Donázar *et al.*, 1992).

La longitud del ala de los machos y hembras es de $230,2 \pm 9,9$ mm (rango = 148-246 mm) y $233,2 \pm 6,9$ mm (rango = 215-250) respectivamente. La longitud del tarso de los machos y hembras es de $31,5 \pm 1,1$ mm (rango = 28,5-33,8 mm) y $31,5 \pm 1,1$ mm (rango = 28,5-34,1) respectivamente. La longitud de la rectriz primera de los machos y hembras es de $142,3 \pm 5,1$ mm (rango = 128-155 mm) y $147,2 \pm 5,1$ mm (rango = 132-160) respectivamente. La longitud

del ala y el peso de los individuos aumenta hasta los tres años de edad tanto en machos como en hembras, aunque este crecimiento es particularmente notable entre el primer y segundo año de vida (Serrano y Tella, 2007).

Dimorfismo sexual en el tamaño

Un trabajo realizado en las poblaciones del Valle del Ebro indica una ausencia de dimorfismo sexual en el tamaño (considerando el peso y la longitud del ala; Serrano y Tella, 2007). Algo similar ocurre en las poblaciones de La Mancha (centro de España) donde no hay diferencias en la longitud del ala (media \pm D.E.; machos: 229,1 \pm 6,0, n = 95; hembras: 230,3 \pm 6,6, n = 118) o el tarso (media \pm D.E.; machos: 31,34 \pm 0,87, n = 86; hembras: 31,31 \pm 0,95, n = 109) (Aparicio y Cordero, 2001).

Osteología

No hay datos disponibles en España para identificar restos óseos de esta especie.

Muda

No hay datos publicados para las poblaciones de la península Ibérica. Muda postreproductiva completa en adultos. Comienza en junio y termina entre octubre y enero (Glutz von Blotzheim *et al.*, 1971; Cramp y Simmons, 1980).

Aspectos sobre la genética de la especie

Tasas de mutación

La tasa promedio de mutación en nueve marcadores microsatélites ha sido estimada en $2,96 \times 10^{-3}$ (Ortego *et al.*, 2008a). Uno de los microsatélites aislados en esta especie (Fn2.14; Ortego *et al.*, 2007g) es hipermutable (tasa de mutación = 0.87). Se han analizado los factores que determinan las tasas de mutación en este microsatélite, observándose que estas son más frecuentes en hembras y aumentan con la edad de los individuos (Ortego *et al.*, 2008a). Sin embargo, las tasas de mutación no están asociadas con la heterocigosidad de los individuos o su condición física (Ortego *et al.*, 2008a).

Segregación de alelos

En una población natural de cernícalo primilla también se han estudiado las desviaciones de la segregación Mendeliana de alelos en 7 marcadores microsatélites (Aparicio *et al.*, 2010). Este trabajo ha revelado que hay diferencias entre individuos, alelos y loci en estas desviaciones y sugiere que este fenómeno es más frecuente de lo que se pensaba (Aparicio *et al.*, 2010).

Complejo mayor de histocompatibilidad

Se ha caracterizado genéticamente el complejo mayor de histocompatibilidad I (Alcaide *et al.*, 2009a) y IIB (Alcaide *et al.*, 2007) para el cernícalo primilla (ver también, Alcaide *et al.*, 2008a; Alcaide *et al.*, 2010a).

Desarrollo de marcadores microsatélites

Varios resultados citados en los anteriores párrafos han sido obtenidos tras identificar 29 marcadores microsatélites polimórficos adecuados para estudiar la variabilidad y estructura genética en el cernícalo primilla (Nesje *et al.*, 2000; Topinka y May, 2004; Ortego *et al.*, 2007g; Alcaide *et al.*, 2008a; Padilla *et al.*, 2009; J. Wetton, datos no publicados). De estos 29 marcadores, 16 han sido desarrollados a partir del cernícalo primilla (Ortego *et al.*, 2007g; Padilla *et al.*, 2009) mientras que el resto han sido originalmente aislados en otras especies de aves rapaces como el halcón peregrino *Falco peregrinus* (Nesje *et al.*, 2000; Alcaide *et al.*,

2008a), el cernícalo vulgar *Falco tinnunculus* (J. Wetton, datos no publicados) y el azor común *Accipiter gentilis* (Topinka y May, 2004).

Variación geográfica

El cernícalo primilla se considera una especie monotípica (Cramp y Simmons, 1980). Estudios filogeográficos basados en secuencias del citocromo *b* de la mitocondria e incluyendo individuos muestreados entre España y Kazajstán han revelado que esta especie presenta dos núcleos genéticamente diferenciados. Hay un cluster genético formado por las poblaciones de España, Israel e Italia y otro grupo que incluye las poblaciones de Kazajstán (Wink *et al.*, 2004). Sin embargo, parece haber cierto grado de mezcla entre las poblaciones de Kazajstán e Italia-Israel (Wink *et al.*, 2004). Estudios más recientes utilizando marcadores microsatélites y secuencias de la región control de la mitocondria también han revelado una baja diferenciación genética entre las distintas poblaciones estudiadas entre España y Kazajstán (Alcaide *et al.*, 2008a; Alcaide *et al.*, 2009b).

Análisis detallados del complejo mayor de histocompatibilidad clase II (MHC) han mostrado una mayor estructura genética en el Paleártico occidental, lo cual es posiblemente debido a la fijación de diferentes alelos en poblaciones sometidas a presiones selectivas cambiantes por parte de las diferentes poblaciones de parásitos (Alcaide *et al.*, 2008a; Alcaide *et al.*, 2010a). En el Paleártico Occidental también se ha observado un patrón de “aislamiento por distancia”, lo que se ha sugerido que podría ser debido a la fragmentación de sus poblaciones (Alcaide *et al.*, 2009b). A pesar de que el cernícalo es una especie altamente filopátrica, se ha observado una escasa diferenciación genética a nivel de la península Ibérica (Alcaide *et al.*, 2009c). Sin embargo, estructuras genéticas han sido observadas a una escala geográfica más pequeña (< 40 km; Ortego *et al.*, 2008c).

Hábitat

El cernícalo primilla es una especie que prefiere zonas abiertas, distribuyéndose fundamentalmente por las estepas cerealistas de la península Ibérica (Atienza y Tella 2004a). El uso del hábitat por parte del cernícalo primilla ha sido ampliamente estudiado en la península Ibérica.

Las colonias

El cernícalo primilla es una especie colonial facultativa que puede formar colonias de más de un centenar de parejas reproductoras. En la península Ibérica las colonias se instalan en general en construcciones humanas, aunque algunas parejas crían en cortados rocosos e incluso entre las piedras de los majanos o en los tejados derrumbados de antiguas construcciones rurales (J. M. Aparicio, comentario personal). Las colonias se localizan tanto en casas de campo como en el interior de cascos urbanos (Negro *et al.*, 2000). En muchas ocasiones el establecimiento de colonias de cernícalo primilla ha sido favorecido mediante la construcción de pequeñas edificaciones con tal fin (los denominados “primillares”). La selección de colonia ha sido estudiada en varias poblaciones de la especie. En las poblaciones de Los Monegros se ha observado que la dispersión es más frecuente de colonias pequeñas a colonias grandes que viceversa (Serrano *et al.*, 2005a; Serrano y Tella, 2007). En esa misma población observaron que la probabilidad de depredación de los nidos y la mortalidad adulta era menor en colonias grandes, lo que sugiere que el patrón observado de dispersión y selección de colonia de cría podría ser un comportamiento adaptativo para maximizar la eficacia biológica (Serrano *et al.*, 2005a). Los individuos jóvenes, de menor tamaño, son desplazados hacia colonias más pequeñas por los individuos de dos o más años, lo que sugiere una ocupación despótica de las colonias (Serrano y Tella, 2007). Hay evidencias de que la selección del tamaño de la colonia de cría es un carácter parcialmente heredable (Serrano y Tella, 2007). Algunos trabajos han apoyado la atracción por conoespecíficos como el factor que determina la selección de las colonias de cría (Serrano *et al.*, 2004; Serrano *et al.*, 2005a). Sin embargo, estudios correlativos (Calabuig *et al.*, 2008a; Calabuig *et al.*, 2008b; Calabuig *et al.*, 2010) y experimentales (Aparicio *et al.*, 2007) más recientes sugieren que la atracción mediada por el éxito reproductor de conoespecíficos tiene una mayor importancia en la selección de la colonia de cría.

Se han desarrollado modelos predictivos para determinar qué factores del hábitat determinan la presencia, abundancia y la probabilidad de extinción de las colonias de cría de esta especie en el sur de España (Bustamante, 1997). La presencia de colonias de cría está positivamente asociada con la presencia de zonas urbanas, con la cobertura de cereal y campos de girasol y con las precipitaciones medias anuales, mientras que está negativamente asociada con la cobertura de matorral y bosque. El número de parejas reproductoras en cuadrículas de 6x6 km disminuyó con la altitud y con la cobertura de bosques y cultivos de regadío y aumentó con la longitud total de ríos y arroyos. La probabilidad de extinción de las colonias era mayor en zonas con una elevada cobertura de matorral y una baja precipitación media anual. Además, la probabilidad de extinción de las colonias es menor en zonas con una cobertura intermedia de cultivos de cereal y girasol (Bustamante, 1997). Resultados similares se han obtenido en el sur de Portugal (Franco y Sutherland, 2004).

Ocupación de las colonias

El porcentaje de nidos ocupados en relación a los disponibles está relacionado con las precipitaciones y la temperatura en primavera (Rodríguez y Bustamante, 2003). La temperatura mínima media tiene un efecto positivo en ese porcentaje de ocupación de nidos, mientras que la relación con las precipitaciones es curvilínea y presenta máximo alrededor de 84 mm (Rodríguez y Bustamante, 2003).

Los nidos

El cernícalo primilla instala su nido en agujeros, debajo de las tejas de las casas o en cajas nido instaladas para tal efecto (Negro y Hiraldo, 1993). La ocupación de nidos dentro de las edificaciones humanas ha sido estudiada en tres colonias localizadas en iglesias en el sur de España. Se ha observado que el cernícalo primilla selecciona agujeros más altos para ubicar su nido, mientras que la dimensión del agujero parece tener una menor relevancia (Negro y Hiraldo, 1993). En el sureste de la Península Ibérica los cernícalos primillas también seleccionan las cavidades más elevadas entre las disponibles (Franco *et al.*, 2005). Las parejas que emplazan los nidos a más altitud presentan un mayor éxito reproductor, probablemente debido a que disminuye la probabilidad de depredación de los mismos. También se ha observado que el 78 % de los intentos reproductores se producen en nidos ya utilizados previamente y que las parejas asentadas en esos nidos presentan fechas de puesta más tempranas y un mayor éxito reproductor (Negro y Hiraldo, 1993). Debido al deterioro de muchas de las edificaciones ocupadas por el cernícalo primilla (particularmente los tejados), se han diseñado estructuras que puedan servir como lugar de nidificación alternativo (Pomarol, 1996). Estas estructuras incluyen nidales bajo las tejas, vasijas de barro y cajas-nido emplazadas en muros (Pomarol, 1996).

Hábitat de caza durante la época de cría

Varios estudios han analizado los hábitats preferidos de caza en el entorno de las colonias de cría. En el sur de España, los hábitats preferidos para cazar son los herbazales y las zonas de cereal, mientras que los campos de girasol y las zonas arboladas (incluyendo olivares) son evitadas (Donázar *et al.*, 1993). Los cernícalos tardaron menos en obtener una presa en los herbazales y en los campos de cereal, probablemente debido a la mayor disponibilidad de artrópodos y otras presas en estos hábitats (Donázar *et al.*, 1993). De modo similar, los hábitats preferidos de caza en el noreste de España son los márgenes entre cultivos y los campos de cereal, mientras que los cultivos abandonados, las zonas de matorral y los maizales son negativamente seleccionados (Tella *et al.*, 1998; Ursúa *et al.*, 2005). Los cultivos de alfalfa son también muy positivamente seleccionados una vez segados (Ursúa *et al.*, 2005). En La Mancha, se ha observado que el cernícalo primilla selecciona positivamente para cazar los rastros mientras que evitan los campos de cereal, los olivares y viñedos (García *et al.*, 2006). Se observó que los campos de cereal más seleccionados eran aquellos con una menor altura de la vegetación y con baja cobertura, mientras que los campos de leguminosas seleccionados presentaban una menor cobertura y una mayor altura de la vegetación (García *et al.*, 2006). El éxito de captura no difirió entre los diferentes tipos de vegetación (García *et al.*, 2006). Hay ciertas evidencias de que los machos tienden a tener áreas de campeo más pequeñas que las hembras, aunque esto requiere un estudio más detallado para ser confirmado (Tella *et al.*, 1998). Se ha descrito de modo anecdótico el hecho de que los individuos de dos colonias localizadas en Sevilla capital utilizan la iluminación artificial para cazar por la noche (Negro *et al.*, 2000). Durante la noche capturan insectos que ellos mismos comen en vuelo sin apenas

realizar cebas a los nidos. Esta actividad nocturna cesa tras el apagado del alumbrado (Negro *et al.*, 2000). El 80 % de las capturas se producen en un radio de 1 km alrededor de las colonias, aunque esto depende de la abundancia de presas (García *et al.*, 2006; Bonal y Aparicio, 2008).

Uso del hábitat en verano tras la época de cría

También se ha estudiado el uso del hábitat por parte del cernícalo primilla después de la época de cría y antes de la migración a los cuarteles de invernada en África (de Frutos *et al.*, 2007; de Frutos *et al.* 2010). Durante esta época, el cernícalo primilla selecciona positivamente los barbechos, los rastrojos de cereal y los márgenes de cultivos, mientras que los cultivos de regadío son seleccionados negativamente (de Frutos *et al.* 2010). La abundancia de cernícalo primilla durante la época estival no es explicada por variables del paisaje, pero está negativamente asociada con la distancia a la colonia más cercana y con la distancia al posadero comunal más cercano (de Frutos *et al.*, 2007).

Uso del hábitat en invierno

Algunos individuos no emigran a África y pasan el invierno en la península Ibérica (Negro *et al.* 1991; Tella y Forero, 2000) (ver apartado de Movimientos). Un estudio realizado en Los Monegros (noreste de España) ha evaluado el uso del hábitat del cernícalo primilla durante el invierno (Tella y Forero, 2000). El cernícalo primilla selecciona positivamente para cazar los márgenes de los campos de cultivo y los rastrojos, mientras que los cultivos abandonados, los cultivos labrados, los matorrales, los campos de cereal recién sembrados y, sobre todo, los cultivos de regadío son seleccionados negativamente (Tella y Forero, 2000).

Uso del hábitat por los juveniles antes de la migración

Se ha estudiado el uso del hábitat de los pollos tras abandonar el nido y antes de la migración hacia los cuarteles de invernada en África (de Frutos y Olea, 2008). Mediante estudios de radio-seguimiento se ha determinado que los cernícalos juveniles también se congregan en posaderos comunales (de hasta 1000 individuos) y se desplazan hasta 9 km durante el día para cazar. Las zonas de caza se situaron en promedio a 3.7 km de distancia del posadero (346.8 has). Los hábitats preferidos para cazar eran las zonas agrarias. Se observó que las zonas urbanas y los cultivos de regadío eran evitados (de Frutos y Olea, 2008).

Abundancia

Se han desarrollado modelos predictivos para determinar qué factores del hábitat determinan la presencia, abundancia y la probabilidad de extinción de las colonias de cría de esta especie en el sur de España (Bustamante, 1997). La presencia de colonias de cría está positivamente asociada con la presencia de zonas urbanas, con la cobertura de cereal y campos de girasol y con las precipitaciones medias anuales, mientras que está negativamente asociada con la cobertura de matorral y bosque. El número de parejas reproductoras en cuadrículas de 6x6 km disminuyó con la altitud y con la cobertura de bosques y cultivos de regadío y aumentó con la longitud total de ríos y arroyos. La probabilidad de extinción de las colonias era mayor en zonas con una elevada cobertura de matorral y una baja precipitación media anual. Además, la probabilidad de extinción de las colonias es menor en zonas con una cobertura intermedia de cultivos de cereal y girasol (Bustamante, 1997).

Tamaño poblacional

El cernícalo primilla fue la rapaz más abundante de Europa (Bijleveld, 1974), pero sufrió un fuerte descenso poblacional en el Paleártico occidental a partir de la segunda mitad del siglo 20 que originó su extinción en algunos países (Austria, Hungría, Polonia) y fuertes descensos poblacionales en otros (Francia, Portugal, Bulgaria) (Cramp y Simmons, 1980; Biber, 1990). En España la población sufrió un fuerte descenso poblacional y varios estudios advirtieron que a nivel local se estaba produciendo un descenso (por ejemplo: Garzón, 1968; Rodríguez y Hernández, 1986). Las primeras estimaciones de la población española propusieron la cantidad de 100000 parejas en los años sesenta (F. Bernis com. pers. en Bijleveld, 1974) y unas 50000 parejas reproductoras en los años setenta (Garzón, 1977). El primer censo se realizó a finales de los años ochenta (Tabla 1; González y Merino, 1990), aunque hay que tener en cuenta que

ese censo tuvo cierto margen de error (Atienza *et al.*, 2001; Atienza y Tella, 2004b). A mediados de la década de los años 90 se propuso otra estimación de unas 7500 parejas (Ministerio M.A.M.R.M., 2003), realizándose un segundo censo a lo largo de varias temporadas a nivel nacional (Tabla 1, Atienza *et al.*, 2001; Tella, 2004) Desde la última década del siglo XX las poblaciones reproductoras de cernícalo primilla se están recuperando (Escandell, 2008) aunque no en todas las zonas tradicionales de cría de la especie.

Tabla 1. Censos de cernícalo primilla en España. † Se indica el promedio, debido a que la cantidad se cifró entre 4000 y 5000 parejas (González y Merino, 1990). ‡ Año promedio ponderado con el número de parejas de cada censo local indicado en Tella (2004).

Año	Parejas	Referencias
1988 †	4.500	(González y Merino, 1990) †
1999 ‡	12.000	(Atienza <i>et al.</i> , 2001; Tella, 2004)

En Cataluña se consideró como especie extinta en 1986. Sin embargo, en 1994 fueron censadas en las estepas y pseudo-estepas del sur de la provincia de Lleida 14 parejas (Estrada *et al.*, 1997). En 2003 ese número de parejas se incrementó a 60-70 parejas (80-90% de las parejas en Cataluña; Estrada *et al.*, 2004). En el conjunto de Cataluña el número de parejas reproductoras se estimó en 98 (Mañosa y Bota, 2006). Este aumento poblacional es en parte el resultado de un proyecto de reintroducción activo desde 1989 (Pomarol, 1991, 1997).

En Murcia las últimas colonias urbanas de la región desaparecieron a finales de los años 70 de algunas iglesias de Yecla (Villalba *et al.*, 2000; Martínez y Calvo, 2006), momento en el que se consideró extinguida en la región como reproductora. El cernícalo primilla volvió a Murcia como reproductor con un número de parejas superior a 23 en el año 1991 (Sánchez-Zapata *et al.*, 1995), disminuyendo a 15-20 parejas en 2003 (Robledano *et al.*, 2006). En 2010 las colonias conocidas son 26, distribuidas en seis núcleos con un total aproximado de 80 parejas (Hernández, 2010). Este aumento es debido en parte a construcción de edificios (*primillares*) y estructuras móviles de nidificación (Hernández, 2010).

En Castilla-La Mancha el número de parejas fue estimado en 1524 entre los años 1997 y 1999 (Martínez *et al.*, 2001). Mediante censos locales se detecta una tendencia de aumento en algunas colonias. Por ejemplo, en Valdepeñas la población incrementó un 30% en ocho años (1994-2001), pasando de 33 a 42 parejas, tras realizar cinco censos en ese período que ofrecen una buena fiabilidad sobre esta tendencia de aumento poblacional (Guzmán, 2002). En la Comunidad de Madrid el descenso poblacional fue advertido por Bernis (1974). Bernis ilustra el descenso poblacional al comparar un censo con resultado nulo realizado entre seis y 20 observadores en el interior de la ciudad de Madrid en la primavera de 1973, con las observaciones realizadas en 1934 únicamente por él y en las que registró un mínimo de 50 parejas de primilla en varios grupos, entre los que destaca 20 ejemplares en la calle Goya y otros 20 entre Gran Vía y Atocha (Bernis, 1974). Estas últimas observaciones que fueron también confirmadas en 1935 y 1936 (Bernis, 1974). Fuera de la ciudad de Madrid, Bernis y colaboradores encontraron en la primavera de 1973 menos de dos docenas de primillas en los 60 pueblos que visitaron en la provincia, una cantidad comparable a la que Bernis registraba 40 años antes en uno solo de los barrios madrileños. En el año 2001 se censaron entre 184 y 215 parejas reproductoras en 31 colonias de la Comunidad de Madrid (Atienza *et al.*, 2001; Tella, 2004). En 2008 el número de parejas promedio en la Comunidad de Madrid fue 286 (mínimo: 282, máximo: 291; Camarero *et al.*, 2009).

En la Comunidad Valenciana el cernícalo primilla solía nidificar en el interior de Alicante, desapareciendo paulatinamente entre 1960 y 1990 (Polo, 2009). Su reintroducción en los años 90 (Alberdi, 1997) favoreció que el número de parejas aumentase a 32 en el año 2003 (Tella, 2004) y a 50 en 2008 (Polo, 2009).

En Castilla y León se censaron 1442 parejas en 1999 (Sanz-Zuasti y García-Fernández, 2001). Desde 1991 a 2003 la población de cernícalos primilla en Villafáfila se incrementó desde medio centenar de parejas a unos tres centenares de manera asintótica (Rodríguez-Alonso y Palacios, 2004). La estabilización del número de parejas en los primeros años del siglo XXI en

Villafáfila también se ha observado en la provincia de Valladolid, en donde la población se mantiene fluctuante por debajo de las 400 parejas (Lorenzo *et al.*, 2009).

En Navarra se estimaron entre 30 y 37 parejas en 2003 (Tella, 2004). En el año 2005 la población nidificante de cernícalo primilla en Navarra estaba compuesta por 50 parejas seguras y 7 más posibles, repartidas en 11-12 núcleos de cría (Onrubia, 2009). La población de reproductores se ha estancado en el medio centenar en los cinco años siguientes (Onrubia, 2009).

En Andalucía se censó el número de parejas reproductoras en el período 1994-1996 resultando entre 3879 y 3916 parejas (Atienza y Tella, 2004b; Tella, 2004). Entre 2004 y 2005 la Consejería de Medio Ambiente censó 4135 parejas (Martos, 2009). El aumento de la población andaluza se debe en parte a la protección de las colonias y a los programas medioambientales para la conservación de las zonas de alimentación, aunque el aumento del tamaño poblacional también podría ser debido en parte a una mejor realización de los censos. A nivel provincial se ha observado este aumento poblacional: en Málaga se ha producido un aumento desde 1988 a 2008 hasta las 355 parejas (mínimo 320 y máximo 390; Muñoz y de las Heras, 2009). Este aumento es también posible que sea el resultado de una mejora en la realización de los censos, que quizás enmascara un descenso poblacional, como se ha comprobado al analizar el proceso histórico sólo de las colonias mejor censadas (Muñoz y de las Heras, 2009).

En Extremadura ADENEX estimó en 1997 el número de parejas reproductoras en unas 4000 (mínimo 3700, máximo 4300). Cinco años después se censaron unas 3450 parejas (mínimo 3150, máximo 3750; Prieta y Valiente, 2002). Una comparación indica que unas 500 parejas quizás desaparecieron entre 1997 y 2002, pero el grado de indeterminación de las estimas debido a las dificultades de censo no permite afirmar con total certeza que tal descenso haya tenido lugar (Prieta y Valiente, 2002).

En Aragón se censaron 1061 parejas reproductoras en 2002, después de quince años de aumento poblacional, a partir del centenar de parejas estimadas en 1988 (Alcántara, 2004). Datos sobre la evolución de las poblaciones de cernícalo primilla en el Valle del Ebro (período 1993-2000) también aparecen reflejados en Jovani *et al.* 2008.

En la Rioja el cernícalo primilla dejó de reproducirse a mediados del siglo XX. Las últimas parejas se reprodujeron en los cortados rocosos próximos a la localidad de Arrendó (Gutiérrez, 2003). En el año 1997 se inicia un proyecto de reintroducción en el término municipal de Pradejón. La población evolucionó favorablemente y en el año 2003 la colonia contaba con 14 parejas reproductoras (Gutiérrez, 2003). En el año 2001 una pareja no reintroducida comenzó a reproducirse en el término municipal de Murillo de Río Leza (Gutiérrez, 2003).

Modelos demográficos han predicho una probabilidad de extinción de las poblaciones del sur de España del 35% en 100 años y del 98 % en 200 años (Hiraldo *et al.*, 1996). En Sevilla (sur de España) hubo un descenso del 6 % de la población entre los años 1989 y 1994 (Hiraldo *et al.*, 1996). A pesar de que los descensos poblacionales todavía continúan en algunas regiones (Hiraldo *et al.*, 1996; Atienza y Tella, 2004b), el cernícalo primilla ha experimentado fuertes expansiones demográficas en algunos lugares de España: Granada (González y Morenilla, 2000), Valle del Ebro (Jovani *et al.*, 2008), Toledo (Ortego *et al.*, 2007a) y Ciudad Real (Ortego *et al.*, 2007a). Se ha observado que estos cambios demográficos se traducen en cambios en la distribución de las frecuencias de los tamaños de colonias (Jovani *et al.*, 2008). La expansión demográfica en el Valle del Ebro ha originado un aumento de la frecuencia de colonias pequeñas de reciente fundación (Jovani *et al.*, 2008), algo muy parecido a lo observado en las poblaciones de La Mancha (Ortego *et al.*, 2007a; Ortego *et al.*, 2008b).

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): Vulnerable A2bce+3bce+4bce (BirdLife International, 2010).

Categoría España IUCN (2004): Vulnerable A3c (Atienza y Tella, 2004).

Factores de amenaza

El cernícalo primilla fue la rapaz más abundante de Europa (Bijleveld, 1974), pero sufrió un fuerte descenso poblacional en el Paleártico occidental a partir de la segunda mitad del siglo 20 que originó su extinción en algunos países (Austria, Hungría, Polonia) y fuertes descensos poblacionales en otros (Francia, Portugal, Bulgaria) (Cramp y Simmons, 1980; Biber, 1990). En España la población sufrió un fuerte descenso poblacional, pasando de unas 100.000 parejas reproductoras en los años sesenta (Garzón, 1977) a 4.000-5.000 parejas a finales de los años ochenta (González y Merino, 1990). Sin embargo, hay que tener en cuenta que buena parte de estas estimas no están basadas en censos sistemáticos y cabe esperar que este sometidas a un elevado margen de error (Atienza y Tella, 2004b). Esta reducción poblacional parece no haber disminuido de modo importante la diversidad genética en la especie (Alcaide *et al.*, 2009b) (ver, no obstante, Ortego *et al.*, 2007a). Sin embargo, se ha sugerido que una fragmentación de las poblaciones del Paleártico occidental podría haber reducido el flujo genético entre las mismas (Alcaide *et al.*, 2009b). Las principales causas que podrían estar asociadas con este descenso poblacional o que podrían suponer amenazas para las poblaciones españolas de cernícalo primilla son las siguientes:

Cambios en el uso del suelo

Una de las causas que ha podido determinar el descenso de algunas de las poblaciones de cernícalo primilla son los cambios en el uso del suelo. Hay varios estudios que evidencian las consecuencias negativas que los cambios en los usos tradicionales del suelo pueden tener en esta especie. Por ejemplo, en el sur de España se ha observado que la disminución de los herbazales y el aumento del cultivo del girasol desde los años 50 podría estar poniendo en riesgo las poblaciones de cernícalo primilla al reducirse los hábitats óptimos de caza donde la abundancia de presas es mayor (Donázar *et al.*, 1993) (ver apartado de Hábitat). Tella *et al.* (1998) observaron que los individuos tenían áreas de campeo mayores en zonas de cultivos intensivos (63,65 km²) donde el hábitat preferido para la caza es menos abundante en comparación con aquellos individuos asentados en zonas con usos tradicionales del suelo (12,36 km²) (ver apartados de Hábitat y Comportamiento). Además, el tamaño de las presas era menor en las zonas de cultivo intensivo. En este estudio se sugería que la aplicación de pesticidas en las zonas con un uso intensivo del suelo podía estar detrás de una menor abundancia y una distribución más irregular de las presas. También se ha sugerido que un incremento de los cultivos de regadío, particularmente de maizales, podría afectar de modo importante a las poblaciones tanto reproductoras (Ursúa *et al.*, 2005) como invernantes de cernícalo primilla (Tella y Forero, 2000). Se ha sugerido que el cultivo de regadío menos perjudicial para el cernícalo primilla es la alfalfa, ya que los cernícalos seleccionan positivamente estos cultivos (particularmente tras la siega) para cazar durante la época de cría (Ursúa *et al.*, 2005). También se ha estudiado la disponibilidad de ortópteros en los diferentes hábitats del entorno de las colonias (Rodríguez y Bustamante, 2008). Se ha observado que las mayores densidades de presas se encuentran en los márgenes de campos de cultivo y en los herbazales y barbechos, aunque hay una gran variabilidad entre zonas probablemente debido a diferencias en el uso de pesticidas o tipo de suelo (Rodríguez y Bustamante, 2008). La disponibilidad de presas en el entorno de las colonias y el tamaño de las mismas parece tener importantes consecuencias en el crecimiento de los pollos y, de modo último, en la persistencia de las colonias de cría (Rodríguez *et al.*, 2006). La abolición por parte de la Unión Europea del mantenimiento obligado o voluntario de los barbechos podría suponer una amenaza para el cernícalo primilla debido a la reducción de uno de los hábitats de caza más óptimos para esta especie (De Frutos *et al.*, 2010) (ver apartado de Hábitat).

Uso de pesticidas

El uso de pesticidas es una posible causa del descenso de las poblaciones de cernícalo primilla. Existen repetidas citas de la influencia negativa que las fumigaciones con pesticidas tienen sobre el cernícalo primilla (Garzón, 1968). Un estudio realizado en el sur de España analizó el contenido de organoclorados, bifenilos policlorados y metales pesados en huevos no eclosionados de cernícalo primilla (Negro *et al.*, 1993). En este estudio se observaron concentraciones menores de las que se espera que tengan consecuencias negativas en el éxito reproductor de las aves (Negro *et al.*, 1993). Sin embargo, esto no descarta la posibilidad de que el uso de insecticidas disminuya la disponibilidad de presas y esto tenga un efecto indirecto en el éxito reproductor de la especie (Negro *et al.*, 1993). En un estudio realizado en

La Mancha, se observó que las colonias localizadas en zonas tratadas con malatión, un pesticida organofosforado, producían pollos de menor tamaño y peor condición física que los pollos de colonias situadas en zonas en las que no se utilizaba ese pesticida. También se observó que la supervivencia de los machos adultos, pero no de las hembras, disminuyó en colonias localizadas en zonas tratadas con ese pesticida. Sin embargo, no se observaron efectos en el tamaño de las colonias ni en el número de pollos volados (Ortego *et al.*, 2007c). Estos efectos podrían ser consecuencia de una disminución de la disponibilidad de presas en las colonias fumigadas, al envenenamiento directo de los individuos al consumir presas envenenadas, o incluso a ambas causas simultáneamente. Varios estudios más reciente han demostrado que algunas poblaciones de cernícalo primilla están expuestas a insecticidas organofosforados y/o carbamatos (Drooge *et al.*, 2008; Vergara *et al.*, 2008). Van Drooge y colaboradores (2008) analizaron el hígado de cinco cernícalos primilla la presencia de organoclorados persistentes, encontrando los siguientes compuestos: hexaclorociclohexanos como el β -HCH (15+5 ng/g de peso fresco) y el γ -HCH (7+3 ng/g de peso fresco); hexaclorobencenos HCB (77+28 ng/g de peso fresco), Aldrin o Heptacloro (7+6 ng/g de peso fresco), pesticidas como el *p,p'*-DDE (629+431 ng/g de peso fresco) y poli-clorobifenilos o PCBs (922+591 ng/g de peso fresco). En cualquier caso, las fumigaciones con pesticidas probablemente no constituyen en la actualidad una amenaza generalizada para la especie (Ortego *et al.*, 2007c; Vergara *et al.*, 2008), aunque en Africa algunos de los compuestos detectados como el *p,p'*-DDT se siguen utilizando en zonas en las que el cernícalo primilla migra durante el invierno (Drooge *et al.*, 2008). El mantenimiento de zonas no fumigadas en el entorno de las colonias de cría podría ser una medida adecuada para evitar los efectos negativos de estos pesticidas en las poblaciones reproductoras de cernícalo primilla (Ortego *et al.*, 2007c).

Competencia con otras especies y disponibilidad de nidos

Se ha especulado que la presencia de competidores por los lugares de nidificación podría ser la consecuencia del descenso de las poblaciones de cernícalo primilla en algunas zonas (por ejemplo: Garzón, 1968). Estudios detallados en diferentes lugares de España han confirmado que la competencia con otras especies y/o la baja disponibilidad de cavidades adecuadas para emplazar el nido no parece ser un factor que esté limitando las poblaciones de cernícalo primilla (Forero *et al.*, 1996).

Cambio climático

La probabilidad de extinción de las colonias de cernícalo primilla en el sur de España está negativamente correlacionada con la precipitación anual media (promedio de los años 1931-1960), de modo que un descenso de las precipitaciones podría reducir las poblaciones de esta especie en la península Ibérica (Bustamante, 1997) (ver la sección de Hábitat). Rodríguez y Bustamante (2003) observaron que el éxito reproductor del cernícalo primilla aumenta con las precipitaciones durante invierno y primavera. A pesar de que las precipitaciones habían disminuido en su área de estudio desde el año 1966, estos autores no obtuvieron evidencias que indicaran que el fuerte descenso poblacional de las poblaciones de cernícalo primilla en su área de estudio haya sido consecuencia del cambio climático actual (Rodríguez y Bustamante, 2003).

Pérdida de lugares de nidificación

La gran mayoría de las colonias de cría se encuentran emplazadas en edificaciones rurales o históricas. La restauración o remodelación de algunas edificaciones puede afectar localmente a las poblaciones de esta especie (Atienza y Tella, 2004b). Además, muchas colonias que se encuentran en edificaciones rurales abandonadas presentan un grave peligro de desaparición debido al derrumbe de estos edificios que a menudo se encuentran en estado ruinoso (Atienza y Tella, 2004b; Calabuig *et al.* 2007). El expolio y venta de tejas también ha originado la desaparición de algunas colonias de cría en La Mancha (Calabuig *et al.* 2007).

Colisiones contra infraestructuras

Factor de amenaza menor. En algunos lugares de elevada concentración de cernícalos primilla se han encontrado individuos fallecidos por choques contra molinos eólicos (18 individuos en Gibraltar, Martí y Barrios, 1995; Atienza *et al.*, 2009). En cualquier caso la frecuencia de mortalidad parece ser baja, como sugiere que durante un seguimiento de casi 10 años en dos parques eólicos se hayan encontrado sólo tres cernícalos primillas (de Lucas *et al.*, 2008). Las

colisiones contra tendidos eléctricos se han descrito en la zona de Castuera (Extremadura; Alonso *et al.*, 1994), donde se encontraron dos individuos fallecidos por colisión contra un tendido de alta tensión de 28 km tras dos inviernos de estudio (diciembre - abril de 1989-90 y 1990-91).

Electrocuciones

Factor de amenaza menor. Se han descrito casos puntuales de electrocuciones en postes especialmente peligrosos en Alicante (Alberdi, 2004) y Valencia (Polo, 2009).

Estrategias y medidas de conservación

Programas de cría en cautividad

En España se han desarrollado o se están desarrollando diferentes programas de cría en cautividad para la reintroducción o reforzamiento de las poblaciones de cernícalo primilla (Atienza y Tella, 2004b; Alcaide *et al.*, 2008b; Alcaide *et al.*, 2010b). Programas de cría en cautividad se han llevado a cabo en Cataluña (Pomarol, 1991, 1997; Pomarol *et al.*, 2002), Comunidad de Valencia (Polo, 2009), La Rioja (Lopo y Gutiérrez, 1998), Andalucía (Martos, 2009), Extremadura (Guerrero *et al.*, 2009) y Madrid (García *et al.*, 2002).

En Cataluña se liberaron 14 ejemplares en 1989, 27 en 1990 y 54 en 1991 (Pomarol, 1991, 1997; Pomarol *et al.*, 2002). De estos últimos, 37 procedían de la cría en cautividad y 17 de poblaciones naturales. Los métodos empleados fueron el «hacking» y la adopción cruzada, empleando como padres adoptivos parejas de Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*). En el primer caso el éxito fue del 72.7 % y en el segundo del 87.5% (Pomarol, 1991, 1997; Pomarol *et al.*, 2002).

En Extremadura la asociación Defensa y Estudio del Medio Ambiente (DEMA) realiza desde 1990 un programa de cría en cautividad en Almendralejo (Extremadura). Con este programa se han liberado 1367 cernícalos desde su inicio (Martín *et al.*, 2009). Entre 2006 y 2008 se liberaron 493 de pollos a partir de 743 huevos, habiendo resultado infértiles o no eclosionados más de dos centenares de huevos (Guerrero *et al.*, 2009). Los cernícalos liberados se han reintroducido en la Comunidad de Extremadura, Andalucía, La Rioja y Francia (Guerrero *et al.*, 2009).

En Madrid, el Grupo de Rehabilitación de la Fauna Autóctona y de su Hábitat (GREFA) ha dispuesto más de media docena de primillares desde 2002. Entre 2002 y 2009 han nacido en los primillares reconstruidos 284 pollos.

Se ha evaluado la composición genética de las poblaciones cautivas en relación a las poblaciones reintroducidas o naturales. La variabilidad genética de las poblaciones cautivas es similar a la observada en las poblaciones naturales. Aunque la variabilidad genética de las poblaciones reintroducidas no difiere de la de las poblaciones naturales ésta es menor a la observada en sus poblaciones cautivas de origen (Alcaide *et al.*, 2010b). En otros lugares de Europa se ha sugerido que las características fenotípicas de los padres podrían ser manipuladas en programas de cría en cautividad de la especie para regular la proporción de sexos de los individuos producidos (Lenz *et al.*, 2007).

La fertilidad de los huevos procedentes de cría en cautividad se puede estimar mediante la aplicación de termografía (Melero *et al.*, 2009). Los huevos se clasifican como fértiles, infértiles y abortados gracias a sus diferentes patrones térmicos y velocidades de enfriamiento desde tres días después de la puesta. Los huevos infértiles muestran una pérdida de temperatura un 70,8% mayor que los fértiles (1,6 y 2,8 grados/minuto respectivamente). En el caso de los huevos abortados, la pérdida de temperatura (1,9 grados/minuto) es un 43,4% mayor que en los huevos fértiles. La termografía es más fácil de aplicar en programas de cría en cautividad durante la incubación artificial, aunque podría aplicarse en la naturaleza con diferentes condiciones ambientales, siendo necesario tener en cuenta el lugar de medición, los días transcurridos desde la puesta y la temperatura de partida (Melero *et al.*, 2009).

Instalación de nidos artificiales

La instalación de nidos artificiales es una de las medidas más frecuentes de conservación de esta especie. La relación de los planes de nidales y sus resultados es extensa, y se puede

obtener en las actas de los congresos nacionales dedicados al estudio y conservación del cernícalo primilla (por ejemplo Garcés *et al.*, 2001; Esparvel, 2002; Pomarol, 1997; Pilard, 2009), en los anuarios ornitológicos provinciales (por ejemplo Polo, 2009), en otras revistas de las sociedades ornitológicas (por ejemplo Guzmán, 2002) y revistas divulgativas (por ejemplo Tella *et al.*, 1994). El empleo de nidos artificiales en Portugal ha contribuido a que el número de parejas reproductoras de cernícalo primilla aumente de 156 a 540 parejas entre 1996 y 2007 (Catty *et al.*, 2009). Por la cercanía de las colonias portuguesas con las colonias del SO de España, es posible que exista algún efecto multiplicativo entre los planes de recuperación andaluces, extremeños y portugueses.

Distribución geográfica

Es una especie con una distribución euroasiática, estando presente en buena parte de la cuenca mediterránea y con poblaciones discontinuas que llegan hasta Japón (Cramp y Simmons, 1980).

En España, sus poblaciones reproductoras se distribuyen principalmente en la mitad sur-occidental de la península al sur del paralelo 42 (Atienza y Tella 2003, 2004). Esta presente como reproductor en Melilla, pero falta en Ceuta, Baleares y Canarias (Atienza y Tella 2003, 2004). También se han observado primillas en lugares tan alejados de su área reproductora como Guipúzcoa (Noval, 1967). En Baleares se observa de manera ocasional (Dietrich *et al.*, 2003; Dietrich *et al.*, 2007). Existen poblaciones invernantes sobre todo en el sur de la Península Ibérica, aunque también se han observado cernícalos primilla en censos invernales en el valle del Ebro y Castilla y León (Tella y Forero, 2000; Atienza y Tella, 2004).

Voz

Emite como llamadas de alarma un “quii-quii” o “quii-quiqui” estridente por ambos sexos. Esta alarma la suele emitir en presencia de intrusos en las colonias de cría (Blanco y Tella, 1997) y su intensidad y persistencia varía entre los individuos (J. M. Aparicio, comentario personal).

Grabaciones recomendadas: Las voces de adultos en vuelo sobre una colonia y el grito de alarma de un adulto [aquí](#) (SEO/BirdLife, 2009).

Movimientos

Dispersión premigratoria

Poco después de que los pollos han abandonado el nido, éstos se dispersan de su colonia de nacimiento. En el suroeste de España se han observado desplazamientos en dirección NE-NW (de hasta 164 km desde su colonia natal) antes de comenzar la migración hacia sus cuarteles de invernada en África (Bustamante y Negro, 1994). Un estudio más detallado basado en recapturas de individuos anillados a escala de toda la península Ibérica ha mostrado que el 67,9 % ($n = 28$) de los juveniles se dispersaron antes de la migración invernal. La mediana de la distancia de dispersión fue 210 km (rango = 41-578 km) y, al igual que lo observado en las poblaciones del suroeste de España, los individuos tendieron a dispersarse hacia el norte (Olea, 2001a). Otro estudio realizado por García (2000) también ha obtenido resultados muy similares en base a datos de recaptura de individuos anillados. En este estudio se observó que el 78,1 % de los individuos recuperados se desplazaron hacia el norte antes de la migración, mientras que sólo el 21,9 % se desplazaron hacia el sur (García, 2000). La mediana de las distancias de dispersión fue de 144 km ($n = 42$) y de 185 km cuando sólo se consideraron los individuos que se desplazaron más de 10 km del lugar de anillamiento (rango = 15-578 km, García, 2000). Sin embargo, la mayoría de los datos proceden de individuos de primer año de edad (97,6 %), por lo que no está claro en qué medida estos movimientos hacia el norte son también frecuentes en los individuos adultos (García, 2000). También se ha observado que los individuos recuperados durante el periodo premigratorio se encuentran en zonas de más altitud (García, 2000; ver, sin embargo, Olea, 2001b). En la provincia de León se ha observado que el

número de individuos censados en el periodo premigratorio es mucho mayor al de la población local, lo que se ha sugerido como una evidencia adicional de movimientos hacia el norte antes de iniciar la migración a África (García, 2000; ver, sin embargo, Olea, 2001b). Este desplazamiento hacia el norte podría explicarse como una búsqueda de zonas con más abundancia de presas o bien como un comportamiento exploratorio con el fin de realizar un reconocimiento geográfico y poder localizar su zona natal tras el regreso de sus cuarteles de invernada en África (Olea, 2001a).

Dispersión natal

La dispersión natal ha sido estudiada con detalle en varias poblaciones de España. En el sur de España el 57 % de los individuos son filopátricos y se asientan en sus colonias natales ($n = 321$ individuos, Negro *et al.*, 1997). En Los Monegros, se dispersaron de su colonia natal un 83 % de los individuos y la mediana de la distancia de dispersión entre los individuos dispersantes fue de 7,2 km (rango 0,12-136,5 km, $n = 751$ individuos, Serrano *et al.*, 2003). En el sur de España no se han encontrado diferencias entre sexos en el porcentaje de individuos filopátricos (machos = 41,5 %, $n = 171$; hembras = 45,3 %, $n = 150$, Negro *et al.*, 1997) ni en las distancias de dispersión natal (medianas, sólo incluyendo individuos que se dispersan; machos = 19,0 km, $n = 71$; hembras = 18,5 km, $n = 66$, Negro *et al.*, 1997). Sin embargo, en las poblaciones de Los Monegros tanto la probabilidad como la distancia de dispersión natal fueron menores en machos (Serrano *et al.*, 2003). La probabilidad de dispersión estuvo positivamente relacionada con la tasa de crecimiento poblacional de la colonia natal, mientras que la distancia de dispersión aumentó con el tamaño y la productividad de la colonia natal (Negro *et al.*, 1997). Sin embargo, en las poblaciones de Los Monegros la probabilidad de dispersión fue menor cuanto mayor era el tamaño de la colonia natal (Serrano *et al.*, 2003). Además, la probabilidad de dispersión era menor en colonias aisladas y la distancia de dispersión fue menor en colonias próximas a otras colonias (Serrano *et al.*, 2003). También se ha observado que las probabilidades de dispersión son mayores para aquellos individuos que llegan más tardíamente a las zonas de cría. Esto es particularmente patente en machos, probablemente debido a que tienen que asentarse en una colonia y adquirir un nido en competencia con otros machos (Serrano *et al.*, 2003).

En conjunto estos trabajos sugieren que la dispersión natal en el cernícalo primilla podría estar determinada por la competencia por los recursos y la atracción por conoespecíficos (Negro *et al.*, 1997; Serrano *et al.*, 2003). En Los Monegros se ha observado que las distancias y las probabilidades de dispersión natal son menores de lo esperado por azar si se considera como potenciales lugares de establecimiento cualquiera de las colonias situadas en el área de estudio (Serrano *et al.*, 2008). A escala de subpoblación, las distancias y probabilidades de dispersión son mayores de lo esperado en hembras pero menores en machos (Serrano *et al.*, 2008).

El comportamiento dispersivo parece no tener una base genética en la medida en que la distancia de dispersión o el comportamiento filopátrico/dispersivo es independiente entre hermanos (Negro *et al.*, 1997). Este patrón podría ser también explicado por una evitación activa de la endogamia. Sin embargo, el comportamiento dispersivo de los individuos fue independiente de la presencia de sus progenitores en la colonia (Negro *et al.*, 1997; Serrano *et al.*, 2003; ver, sin embargo, Ortego *et al.*, 2008c).

No hay diferencias en la supervivencia entre los individuos que se dispersan y aquellos que son filopátricos (Negro *et al.*, 1997). En el cernícalo primilla se ha observado que la dispersión natal es un comportamiento que evita el emparejamiento entre individuos similares desde un punto de vista genético (Ortego *et al.*, 2008c). Esto sugiere que la dispersión natal podría ser un mecanismo eficaz para evitar cruces entre individuos relacionados (Ortego *et al.*, 2008c) lo que, de modo último, podría aumentar la eficacia biológica de la progenie (Ortego *et al.*, 2007b; Ortego *et al.*, 2009a; Ortego *et al.*, 2007d).

Dispersión reproductora

La dispersión reproductora ha sido estudiada con detalle en dos poblaciones de España. En Los Monegros (noreste de España) el 71,6 % de los individuos se dispersaron entre dos eventos reproductores ($n = 486$). Los machos se dispersaron a una menor frecuencia que las hembras (19,1 vs 33,6 %, respectivamente). La probabilidad de dispersión fue menor en aquellos individuos con una mayor experiencia en su colonia de cría. Cuando sólo se

consideran los individuos con un solo año de experiencia en la colonia, la probabilidad de dispersión aumenta con el fracaso reproductivo debido a depredación, con una baja productividad del resto de individuos de la colonia, y con la proximidad de otras colonias de cría. Sin embargo, la probabilidad de dispersión disminuye con el tamaño de la colonia de origen. Las distancias de dispersión sólo considerando los individuos que se dispersan oscilaron entre 0,100 y 65,220 km (mediana = 1600 m; $n = 138$) y no difirieron entre machos y hembras ni estuvieron relacionadas con la edad. Las distancias de dispersión están positivamente correlacionadas con la distancia a la colonia más cercana y negativamente con el tamaño de la población local (Serrano *et al.*, 2001). En las poblaciones de La Mancha se ha observado que la probabilidad de dispersión es menor en machos que en hembras (12,3 vs 21.5 %) y disminuye con la edad y el éxito reproductor en el año previo a la dispersión (Calabuig *et al.*, 2008b). También se ha observado que los individuos dispersantes llegan antes que los individuos filopátricos a las colonias de destino, lo cual podría asegurar un lugar de nidificación en las colonias seleccionadas o el acceso a nidos de mayor calidad (Calabuig *et al.*, 2008a).

Las consecuencias de la dispersión reproductora han sido ampliamente estudiadas. Serrano y colaboradores (2005a) observaron que las probabilidades de dispersión eran mayores de colonias pequeñas a colonias grandes que de colonias grandes a colonias pequeñas. En esa misma población observaron que la probabilidad de depredación de los nidos y la mortalidad adulta era menor en colonias grandes, lo que sugiere que el patrón de dispersión observado podría ser un comportamiento adaptativo para maximizar la eficacia biológica (Serrano *et al.*, 2005a). Sin embargo, en las poblaciones de La Mancha se ha observado que los individuos se dispersan hacia colonias más productivas, pero no hacia colonias más grandes (Calabuig *et al.*, 2008b). Por otro lado, en esta población se ha observado que los individuos que se dispersan aumentan su éxito reproductor, aunque no consiguen mejores parejas ni mejoran su condición física (Calabuig *et al.*, 2008b).

Movimientos entre sub-poblaciones

También se han descrito movimientos de individuos entre distintas subpoblaciones. Estos cambios se ha visto que son más frecuentes en individuos jóvenes que en adultos (26,3 % vs 3,6 %) y en machos que en hembras independientemente de su edad (jóvenes: 30,1 % vs 21,9 %; adultos: 5,2 % vs 1,1 %). La probabilidad de dispersión estuvo negativamente relacionada con la distancia a otras subpoblaciones y con el número de parejas reproductoras en la subpoblación de origen y positivamente con el número de parejas reproductoras en la subpoblación de destino (Serrano y Tella, 2003).

Migración

Antes de migrar a África (entre finales de junio y primeros de octubre), los individuos se agrupan formando en ocasiones grandes posaderos comunales de más de 1000 individuos (Olea *et al.*, 2004). La mayor parte de los cernícalos de la península Ibérica migra entre finales de septiembre y mediados de octubre hacia los cuarteles de invernada en África (Rodríguez *et al.*, 2009a). Mediante el marcaje de individuos con geo-localizadores se ha determinado que los individuos del sur de España pasan el invierno en las proximidades de río Senegal (Senegal y Mauritania). En base a este estudio también se ha determinado que la duración de la migración post-nupcial es de alrededor de 5 días.

Los sensores de geo-localización o geolocalizadores se basan en la utilización de la luz ambiental para determinar la latitud y la longitud de los individuos. Para el cernícalo primilla se han desarrollado dos tipos: montados mediante arneses o en las patas, siendo los primeros los que mejores resultados han dado (Rodríguez *et al.*, 2009a; Rodríguez *et al.*, 2009b). La tasa de supervivencia de los individuos marcados no difiere con los no marcados (Rodríguez *et al.*, 2009b). Sin embargo, se ha observado que los individuos marcados presentan al año siguiente una mayor tasa de mortalidad de los pollos y éstos tienen un peor estado fisiológico (Rodríguez *et al.*, 2009a).

El retorno a las zonas de cría en la península se produce entre finales de febrero y finales de marzo y dura unos 24 días aunque es mucho más variable en tiempo que la migración postnupcial (Rodríguez *et al.*, 2009a). Un porcentaje de la población reproductora pasa el invierno en la península Ibérica. En Los Monegros (noreste de España) se ha estimado que

alrededor del 15 % de la población adulta pasa el invierno en esa zona (Tella y Forero, 2000). En Andalucía se ha estimado que el porcentaje de invernantes oscila entre el 6 % y el 88 % de la población (Andrada y Franco, 1975; Negro *et al.*, 1991). Los individuos eran exclusivamente adultos e invernaron en las proximidades de las colonias de nidificación y fundamentalmente en el valle del Guadalquivir donde los inviernos son más suaves que en otras áreas (Negro *et al.*, 1991). La presencia de individuos invernantes en Andalucía no parece estar asociada a inviernos particularmente suaves, sino que es un hecho regular y generalizado (Andrada y Franco, 1975).

Ecología trófica

El cernícalo primilla es un depredador carnívoro con una cierta plasticidad en sus requerimientos tróficos (Cramp y Simmons, 1980).

Composición de la dieta

En todas las poblaciones estudiadas el mayor porcentaje de presas lo constituyen los invertebrados (Tabla 1), particularmente ortópteros. En la dieta también están presentes con cierta frecuencia los coleópteros, micromamíferos y orugas de lepidóptero (Franco y Andrada, 1977; Rodríguez *et al.*, 2006; Martín *et al.*, 2007; Rodríguez *et al.*, 2010). Las especies y grupos identificados a partir de c. 48.000 presas en la dieta del Cernícalo Primilla en la Península Ibérica (Franco y Andrada, 1977; Tejero *et al.*, 1982; Rocha *et al.*, 1998; Rodríguez, 2004; Martín *et al.*, 2007; Rodríguez *et al.*, 2010) son las siguientes:

-Mamíferos: *Mus musculus*, *Mus spretus*, *Microtus duodecimcostatus*, *Crocidura russula*, *Suncus etruscus*, *Apodemus sylvaticus*, *Pipistrellus pipistrellus*.

-Aves: *Carduelis carduelis*, *Serinus serinus*, *Passer domesticus*, *Coturnix coturnix* (pollo) y *Delichon urbica*.

-Reptiles: *Psammmodromus algerus*, *Psammmodromus hispanicus*, *Podarcis hispanica*, *Timon lepidus*, *Blanus cinereus*, *Natrix maura*, *Chalcides striatus*.

-Anfibios: *Pelodytes ibericus* (Franco y Andrada citan la especie como *Pelodytes punctatus*).

-Invertebrados: Diptera; Odonata; Coleoptera: Curculionidae (*Anisorrhynchus* sp., *Donus* sp. y *Hypera* sp.), Chrysomelidae, Elateridae, Scarabeidae (*Melolontha melolontha*, *Oryctes nasicornis* y *Scarabeus sacer*), Meloidae, Melolontidae (*Rhizotropus* sp. – larvas –), Buprestidae, Geotrupidae (*Geotrupes* sp. y *Thorectes* sp.), Silphidae (*Phosphuga atrata*), Staphylinidae (*Ocypus olens*), Tenebrionidae (*Tentyria* sp., *Pimelia baetica* y *Akis* sp.), Dytiscidae, Carabidae (*Polystichus* sp., *Carabus* sp. y *Scarites* sp.) y Cicindelidae; Dermaptera: Forficulidae; Heteroptera: Pentatomidae (*Aelia* sp.); Himenoptera: Apidae y Formicidae (*Messor barbara*, *Camponotus* sp. y *Apahenogaster* sp.); Lepidoptera: Noctuidae – larvas –; Orthoptera: Acrididae (*Acrida ungarica*, *Acrotylus* sp., *Aiolopus strepens*, *Aiolopus thalassinus*, *Anacridium aegyptium*, *Calliptamus* sp., *Dociostaurus* sp., *Oedipoda* sp., *Locusta migratoria*, *Morphacris fasciata* y *Sphingonotus* sp.), Ensiferidae, Gryllidae (*Gryllus campestris* y *Gryllus bimaculatus*), Gryllotalpidae (*Gryllotalpa gryllotalpa*), Pamphagidae (*Euryphariphes* sp.), Tettigoniidae (*Decticus albifrons*, *Ephippiger ephippiger*, *Platycleis sabulosa* y *Platycleis tesellata*) y Ensiferidae; Dyctyoptera: Mantidae; Odonata; Chilopoda: Scolopendridae (*Scolopendra cingulata* y *Scutigera* sp.); Diplopoda: Julida (*Julus*); Aracnida: Lycosidae y Solifugae; Isopoda; Hemiptera: Cicadidae.

Diversidad de la dieta

Las presas más numerosas fueron invertebrados (Tabla 1). En función del número de presas de cada especie o grupo taxonómico, se puede calcular con el índice H de Shannon que la diversidad de la dieta del cernícalo primilla varía entre valores de H = 2.2 (valor calculado a partir de los datos de la Tabla 1 en Martín *et al.*, 2007) y H = 2.6 (valor calculado a partir de las frecuencias de la Tabla 1 de Rodríguez, 2004). Como es esperable, la diversidad H de la dieta aumenta cuando el estudio identifica mayor número de presas, excepto en el estudio realizado por Franco y Andrada (1977). Ese estudio identificó el mayor número de presas, pero sin llegar al nivel de detalle (género y especie, por ejemplo) en numerosos invertebrados, por lo que la diversidad de la dieta en ese estudio resulta en H = 2.4 (valor calculado a partir de las frecuencias del Apéndice 2 de Franco y Andrada, 1977).

Tabla 1. Frecuencia relativa del número de presas identificadas en egagrópilas de cernícalo primilla o en cebas en seis estudios realizados en España y Portugal. Los resultados se presentan por orden cronológico. § – número de colonias y nidos controladas, egagrópilas recogidas y presas identificadas. # Tejero *et al.* (1982) recoge un estudio plurianual (1981 y 1982) con egagrópilas recogidas en dormitorio. † Rodríguez *et al.* (2004) recoge un estudio plurianual (1999, 2000 y 2001) que incluye egagrópilas recogidas en posaderos además de nidos. ‡ Martín *et al.* (2007) realiza un estudio plurianual (2006 y 2007) de entrega de presas en los nidos.

	Mamíferos	Aves	Reptiles	Peces	Anfibios	Invertebrados	c [§]	n [§]	e [§]	p [§]	Referencia
SO España (Valle del Guadalquivir)	4.5	0.2	1.1	0.0	0.0	94.2	16	-	-	23960	Franco y Andrada 1977
Córdoba	0.3	0.1	0.0	0.0	0.0	99.6	1	0	151	2902	Tejero <i>et al.</i> , 1982 #
SE Portugal (Valle del Gadiana)	0.3	0.1	0.0	0.0	0.0	99.6	-	-	316	6251	Rocha, 1998
SO España (Valle del Guadalquivir)	1.7	0.1	0.3	0.0	0.0	97.9	6	126	868	11467	Rodríguez, 2004 †
Extremadura	3.9	0.2	0.8	0.0	0.0	95.0	1	-	0	484	Martín <i>et al.</i> , 2007 ‡
Huelva	1.6	0.0	0.1	0.0	0.0	98.3	1	5	204	2927	Rodríguez <i>et al.</i> , 2010

En general, los invertebrados siguen representando la mayor parte de la dieta cuando esta se describe teniendo presente el tamaño de cada tipo de presa (Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencia relativa de la biomasa de las presas identificadas en egagrópilas de cernícalo primilla en estudios realizados en España. § – número de colonias y nidos controladas, egagrópilas recogidas y presas identificadas.

	Mamíferos	Aves	Reptiles	Peces	Anfibios	Invertebrados	c [§]	n [§]	e [§]	p [§]	Referencia
SO España (Valle del Guadalquivir)	27.2	2.1	6.8	0.0	0.0	64.0	16	-	-	23960	Franco y Andrada 1977
SO España (Valle del Guadalquivir)	15.4	1.3	0.8	0.0	0.0	82.7	6	126	868	11467	Rodríguez, 2004
Huelva	3.4	0.0	0.0	0.0	0.0	96.6	1	5	204	2927	Rodríguez <i>et al.</i> , 2010

Los invertebrados más frecuentes son los ortópteros (grillos, grillotopos, saltamontes y langostas), seguido por coleópteros, himenópteros, arácnidos y dermápteros. Estos grupos aportan el 95,4 % de las presas identificadas en los estudios de dieta en la Península Ibérica (Tabla 3). Los ortópteros representaron el 67% de las presas identificadas en el estudio realizado por Rodríguez y colaboradores (2006) o un 78% si su abundancia se expresa en términos de biomasa (Rodríguez *et al.*, 2006). Los ortópteros y coleópteros podrían ser complementarios en la dieta, como sugiere que sus porcentajes de inclusión dietaria estén correlacionados (Figura 1). Sin embargo, existe cierta variabilidad entre los estudios sobre períodos de muestreo y esfuerzo de identificación de presas, por lo que es preciso un análisis detallado antes de asegurar que estos dos grupos resultan intercambiables en la dieta del cernícalo primilla. La correlación entre los porcentajes podría ser el resultado de diferencias en la disponibilidad más que en diferencias en la preferencia por cada tipo de presa.

Tabla 4. Frecuencia relativa de invertebrados identificados en egagrópilas de cernícalo primilla en estudios realizados en España y Portugal. Los resultados se presentan por orden cronológico.

Referencia	Orthoptera	Coleoptera	Hymenoptera	Aracnida	Dermaptera
Franco y Andrada 1977	63.7	23.6	9.7	0.3	1.3
Tejero <i>et al.</i> , 1982	85.8	7.5	1.6	3.8	0.0
Rocha, 1998	39.4	27.8	5.6	12.3	4.7
Rodríguez, 2004	69.5	16.9	6.1	0.4	1.1
Martín <i>et al.</i> , 2007	84.1	2.8	2.0	0.2	0.0
Rodríguez <i>et al.</i> , 2010	38.5	36.2	7.4	0.7	3.1

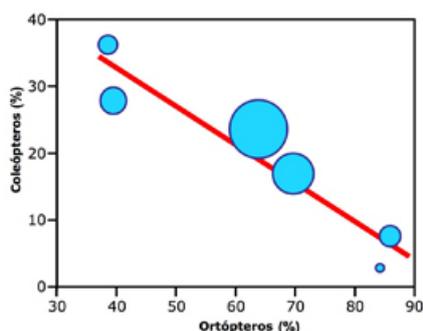


Figura 1. Porcentajes de coleópteros y ortópteros en varios estudios de dieta realizados en la Península Ibérica. Ambos porcentajes están correlacionados ($r_s = -0.94$, $p = 0.005$, $n = 6$; correlación no paramétrica de rangos de Spearman). Datos elaborados a partir de Franco y Andrada (1977), Tejero *et al.* (1982), Rocha (1998), Rodríguez (2004), Martín *et al.* (2007) y Rodríguez *et al.* (2010). El tamaño de cada punto es proporcional al número de presas identificadas. La línea roja muestra una tendencia aproximada entre los porcentajes de coleópteros y ortópteros en la dieta.

La mayoría de las presas del cernícalo primilla tienen un tamaño inferior a los 4 g (Figura 2; Franco y Andrada, 1977) con un peso medio de 1.04 g (véase Tabla 3 en Rodríguez *et al.*, 2006). Se han citado cernícalos primilla consumiendo anfibios, gorriones (Franco y Andrada, 1977) y ratones (Garzón, 1968; Franco y Andrada, 1977). Los micromamíferos son incluidos con preferencia en la dieta durante los años en los que se producen explosiones poblacionales (Lorenzo *et al.*, 2009). La mayoría de las aves capturadas como presas suelen ser pollos o volantones (Franco y Andrada, 1977). Los quirópteros han sido citados como presas ocasionales durante la época reproductora del cernícalo primilla en Mérida (*Pipistrellus* spp., Carbajo y Ferrero, 1981) y Sevilla (*Pipistrellus pipistrellus*, Negro *et al.*, 2000).

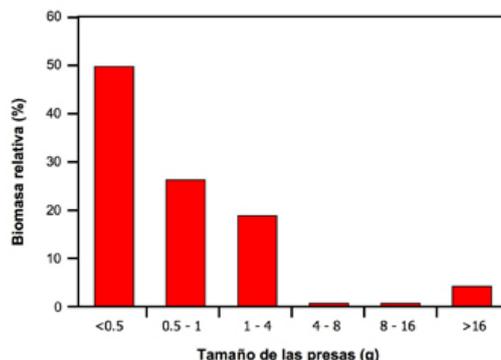


Figura 2. Distribución de la biomasa relativa según el tamaño de 23.960 presas cuyos restos fueron identificados en las egagrópilas recogidas durante un año en 16 colonias del SO de España (Valle del Guadalquivir). Figura elaborada a partir de Franco y Andrada (1977).

Se ha sugerido que las grandes concentraciones de cernícalos primillas que se producen en el borde septentrional de la cuenca del Duero durante en el periodo pre-migratorio (agosto – octubre) (García, 2000) podrían ser debidas en parte al aumento en la disponibilidad de algunos insectos en esa zona (Llamas *et al.*, 1987; Fernández *et al.*, 1991).

Se han estudiado los cambios temporales en la dieta del cernícalo primilla a lo largo de la temporada de cría. La presa más frecuente (siempre un invertebrado) difirió entre las distintas fases de la época reproductora. Por otro lado, el tamaño medio de las presas aumentó a lo largo de la reproducción mientras que la diversidad de especies-presa fue disminuyendo (Rodríguez *et al.*, 2010).

Se ha demostrado que el estudio de los restos de presas encontrados en las egagrópilas es un buen método para determinar la biomasa diaria ingerida en el cernícalo primilla (Aparicio 1990a). La longitud de las egagrópilas de cernícalo primilla es $2,07 \pm 0,34$ cm y el ancho es $1,19 \pm 0,15$ cm ($n = 400$, Tejero *et al.*, 1982).

Técnicas y eficiencia de los métodos de caza

La actividad de caza del cernícalo primilla ha sido estudiada en detalle durante el periodo premigratorio (Aparicio, 1990b). Se ha observado que el cernícalo primilla utiliza métodos de caza más costosos durante las horas de máxima disponibilidad de presas, lo cual le permite obtener más presas y un mayor rendimiento energético (Aparicio, 1990b). También se ha observado que el cernícalo primilla puede cazar durante las primeras horas de la noche cuando existe escasez de alimento durante el día (Andrada y Franco, 1973), en ocasiones capturando insectos atraídos por fuentes de luz artificial (Garzón, 1974). Estas observaciones han sido confirmadas en las colonias de Sevilla, donde se ha comprobado que los primillas son capaces de cazar durante la noche al menos cuando existe iluminación artificial (Negro *et al.*, 2000). El tiempo empleado en la caza desde posadero fue siempre superior al empleado en la caza en vuelo (Aparicio, 1990b). En este estudio, se describieron además dos periodos de acumulación de energía: uno en la primera semana de agosto, que podría responder a una recuperación

energética tras la reproducción, y otro en septiembre que podría estar relacionado con una deposición de grasa de cara a la migración (Aparicio, 1990b).

En un estudio realizado en el suroeste de España (vega del Guadalquivir; Franco, 1980) se ha estimado que los cernícalos cazan mediante cernidos en el aire en un 68% de las ocasiones con un éxito del 30%, mediante espera en posaderos en un 22% con un éxito del 58%, mediante ciclos elevados seguidos de picados en un 6% y mediante vuelo batido y rasante en un 4%. Una descripción de la distribución de comportamientos durante el día está disponible en la sección de Comportamiento.

Cleptoparasitismo intraespecífico

Se han descrito comportamientos de cleptoparasitismo en el cernícalo primilla (Negro *et al.*, 1992b). Estos ataques son perpetrados fundamentalmente por las hembras (en el 94 % de los casos; $n = 51$) y se producen fundamentalmente cuando los adultos van a cebar los pollos al nido. El 53,4 % de los 26 individuos estudiados sufrieron estos ataques. Los machos son fundamentalmente las víctimas de los ataques (82,4 %, $n = 51$), aunque también hay que tener en cuenta que los machos son el sexo que más ceba durante el periodo de crianza de los pollos (ver apartado de Biología reproductiva). El 57 % de los intentos de robo ($n = 51$) no se culminan de modo exitoso como consecuencia de la actividad defensiva de la víctima, debido a que la comida es transferida a los pollos o como consecuencia de que la víctima anticipa el ataque y sale volando para volver poco después al nido con la presa (Negro *et al.*, 1992b). Este comportamiento parece ser perpetrado de modo más frecuente por algunos individuos en particular. El 62 % de los ataques observados fueron realizados por una misma hembra que atacó al menos a 9 machos y 4 hembras diferentes. Esta hembra tuvo un éxito reproductor particularmente elevado, lo que apunta a que este comportamiento podría ser adaptativo (Negro *et al.*, 1992b).

Canibalismo

El canibalismo también ha sido descrito en el cernícalo primilla (Negro *et al.*, 1992b). En una ocasión se han encontrado restos de un pollo pequeño (~ 7 días) en un nido al que no pertenecía. En otra ocasión se observó como una hembra trataba de robar un pollo de un nido ajeno, aunque este intento no fue culminado con éxito debido a la labor defensiva de la madre. También se ha observado en una ocasión a un macho adulto capturar y comerse a un pollo (Negro *et al.*, 1992b).

Agotamiento de alimento

El agotamiento de las presas en el entorno de las colonias de cría a lo largo del periodo reproductor ha sido estudiado en las poblaciones de La Mancha (Bonafant-Ludovini y Aparicio, 2008). La abundancia de presas disminuye al final de la temporada de cría en colonias grandes pero no en colonias pequeñas. Por este motivo, las distancias de caza aumentan y las tasas de ceba disminuyen al final de la temporada de cría en colonias grandes. Como consecuencia de esto, el número de pollos volados y su condición física desciende de modo más pronunciado a lo largo de la estación reproductora en colonias grandes (Bonafant-Ludovini y Aparicio, 2008) (ver la sección de Biología de la reproducción).

Biología de la reproducción

Establecimiento de la pareja

El cernícalo primilla llega a la península Ibérica de los cuarteles de invernada en África entre enero y marzo, dependiendo del año. Los machos llegan antes a las colonias de cría, toman un nido y compiten por este con otros machos (Calabuig *et al.*, 2008a). Se ha sugerido que los nidos de más calidad son los primeros que se ocupan a lo largo del proceso de llenado de la colonia (Negro y Hiraldo, 1993). Una vez asentados, los machos tratan de atraer a las hembras. Cuando se ha formado la pareja, la hembra coopera con el macho en la defensa del nido (Calabuig *et al.*, 2008a). Las cópulas se realizan en las colonias de cría, aunque se han descrito algunos casos de cópula en las zonas de caza fuera de las colonias (Negro *et al.*, 1992a). Las cópulas son más frecuentes al principio de la mañana y al final de la tarde (Negro *et al.*, 1992a). En un estudio centrado en 10 parejas formadas por individuos adultos (de segundo año o de más edad), se observó que las tasas de cópula presentan un patrón

bimodal, con máximos en los días 65 y 5 antes de la puesta del primer huevo (Negro *et al.* 1992b). El número medio de cópulas por hembra fue de 326,2 (D.E. = 67,2; rango = 177,1-404,4) (Negro *et al.*, 1992a). Se ha sugerido que el doble pico de cópulas podría tener dos funciones diferentes. El pico más temprano, probablemente fuera del periodo fértil de la hembra, podría servir para atar lazos en la pareja y servir de estímulo sexual. El segundo pico de cópulas podría estar relacionado con la competencia espermática para evitar extrapaternidad como consecuencia de que la mayor parte de las cópulas extrapareja se producen pocos días antes de la puesta (Negro *et al.*, 1992a) (ver apartado de Patrón social y comportamiento). En tres parejas formadas por individuos jóvenes, el patrón de cópulas tuvo un solo pico 15 días antes de la puesta y el número medio de cópulas fue de 174,0 (D.E. = 132,0; rango = 59,3-318,3; Negro *et al.*, 1992a). El 89,4 % de los intentos de cópula fueron exitosos y la duración de las cópulas exitosas fue de 6,7 segundos (D.E. = 0,07; $n = 998$; Negro *et al.*, 1992a). Las hembras que comienzan a copular antes presentan fechas de puesta más tempranas y su periodo de cópula es más largo (Negro *et al.*, 1992a). El macho empieza a aportar alimento a las hembras 54 días después de la primera cópula (Donázar *et al.*, 1992). Estas cebras parece que tienen por objeto aumentar la condición física de las hembras probablemente para que produzcan puestas más grandes y tempranas (Donázar *et al.*, 1992). En promedio, el macho aporta alimento a la hembra unos 16,5 días antes de la puesta del primer huevo (rango = 7-32 días antes de la puesta) y los aportes terminan unos 6,5 días después (rango = entre 2 días antes de la puesta y 11 días después). En promedio los machos aportan comida a las hembras durante 23,7 días (rango = 10-38 días), con un pico que se produce justo antes de la puesta. Se ha observado una correlación muy fuerte entre la tasa de cebsa del macho hacia la hembra y los pollos, lo que indica que la frecuencia de aporte de alimento a las hembras por parte del macho podría ser utilizado por las hembras como un indicador de la calidad de su pareja (Donázar *et al.*, 1992). Conforme se va aproximando la fecha de puesta, las hembras van pasando progresivamente más tiempo en la colonia (Donázar *et al.*, 1992; Negro *et al.*, 1992a).

Proporción de reproductores: véase Estructura y dinámica de poblaciones.

Selección sexual

Se ha estudiado la posibilidad de que la coloración gris-azulada en algunas hembras (ver apartado de Identificación) esté relacionada con la selección sexual. Sin embargo, la expresión de esos rasgos típicamente masculinos no se relacionó con la fecha de puesta, el tamaño de puesta, el número de huevos eclosionados o con el número de pollos volados (Tella *et al.*, 1997a). Tampoco se encontró relación con la tasa de cebsa de las hembras o con la de sus parejas y la expresión de esos caracteres tampoco resultó costosa en términos de menor supervivencia o peor condición física (Tella *et al.*, 1997a). Sin embargo, el tamaño del parche gris del ala de los machos (ver apartado de Identificación) sí parece tener un importante papel señalizador, ya que está positivamente correlacionado con su condición física y con diferentes componentes del éxito reproductor (Aparicio y Cordero, 2001). Además, los machos con parches grises de mayor tamaño obtienen hembras con una mejor condición física (Aparicio y Cordero, 2001). También se ha observado que la heterocigosis puede tener importantes implicaciones en la selección sexual de esta especie, aunque su importancia y consecuencias parecen ser temporalmente variables (Ortego *et al.*, 2009a).

Fecha de puesta

La mediana de la fecha de puesta en las poblaciones estudiadas en Sevilla es el 9 de Mayo (Rodríguez y Bustamante, 2003). Un estudio experimental basado en alimentación suplementaria ha demostrado que la fecha de puesta en el cernícalo primilla está relacionada con la disponibilidad de alimento (Aparicio y Bonal, 2002). También se ha observado que cuanto antes comienzan las cópulas y las cebsas por parte del macho, antes se realiza la puesta (Donázar *et al.*, 1992; Negro *et al.*, 1992a).

Tamaño de puesta

El tamaño de puesta modal es de 4 huevos. Los tamaños medios de puesta del cernícalo primilla en diferentes poblaciones de la península aparecen reflejados en la Tabla 1. Se han encontrado tamaños de puesta de hasta 6 huevos (Ortego *et al.*, 2007d), aunque se sospecha que puedan ser consecuencia de parasitismo intra-específico o el resultado de casos de bigamia exitosa (Hiraldo *et al.*, 1991; J.M. Aparicio, *comentario personal*). En raras ocasiones

se han encontrado algunas puestas de un solo huevo, aunque corresponden a individuos jóvenes que frecuentemente abandonan el nido durante la fase de incubación (Ortego *et al.*, 2007d; G. Calabuig, *comentario personal*). Como se ha observado en muchas otras especies de aves, el tamaño de puesta disminuye con la fecha de puesta (Aparicio y Bonal, 2002; Ortego *et al.*, 2007d), pero no se han observado diferencias en los tamaños de puesta entre años (Aparicio, 1997; Negro *et al.*, 1993) ni entre las poblaciones estudiadas (Aparicio, 1997) (Tabla 1). El tamaño de puesta también depende de varias características de los individuos, incluyendo el tamaño del macho, la edad de la hembra y la heterocigosidad de la hembra (Aparicio, 1997; Ortego *et al.*, 2007d). Muy pocas parejas (< 3 %; $n = 110$) sacan tantos pollos como huevos han puesto (Aparicio, 1997). Tener tamaños de puesta mayores que los óptimos podría ser una estrategia que actúe como un seguro que pueda compensar la pérdida de huevos por diferentes causas a lo largo del periodo de incubación (Aparicio, 1997) (ver apartado Eclosión).

Tabla 1. Tamaños de puesta (media \pm D.E.) y tamaño de muestra (n) para distintos años y poblaciones de España.

Región	Año	Tamaño de puesta	n	Referencia
Extremadura	1987	4,1 \pm 0,8	71	Bijlsma <i>et al.</i> , 1988
Andalucía	1988	3,9 \pm 0,6	19	Negro <i>et al.</i> , 1993
Andalucía	1989	4,1 \pm 0,9	87	Negro <i>et al.</i> , 1993
Andalucía	1990	4,1 \pm 0,8	26	Negro <i>et al.</i> , 1993
Andalucía	1991	4,1 \pm 0,8	70	Negro <i>et al.</i> , 1993
La Mancha	1991	4,2 \pm 0,7	55	Aparicio, 1997
La Mancha	1992	4,3 \pm 0,6	64	Aparicio, 1997
La Mancha	1993	4,2 \pm 0,7	96	Aparicio, 1997

Huevos

Los huevos son de color pardo herrumbroso, aunque hay gran variabilidad en la intensidad de la coloración (Cramp y Simmons, 1980). Los factores que determinan el tamaño del huevo han sido estudiados en las poblaciones de La Mancha. El volumen del huevo disminuye con la fecha de puesta y aumenta con el tamaño de la hembra, pero no está relacionado con la heterocigosidad de la hembra, su condición física o su edad (Ortego *et al.*, 2007d).

Incubación

La incubación dura unos 26-27 días para el último huevo (Aparicio, 1997). Durante el día ambos miembros de la pareja se turnan en la incubación de los huevos. En 10 parejas estudiadas, los machos incubaron en promedio el 56,2 % del tiempo (rango = 46,4 %-86,0 %; Donázar *et al.*, 1992). Durante la noche la incubación es llevada a cabo exclusivamente por las hembras mientras que los machos se agrupan en dormitorios comunales fuera de las colonias (Donázar *et al.*, 1992).

Fecha y tasa de eclosión

La mediana de la fecha de eclosión en las poblaciones estudiadas de Sevilla es el 1 de Junio (Rodríguez y Bustamante, 2003). Esta especie presenta asincronía en la eclosión que puede ser de hasta cinco días entre el primer y el último huevo (Aparicio, 1997). La asincronía de eclosión aumenta con el tamaño de puesta y no se ha observado que varíe entre años (Aparicio, 1997).

La tasa de eclosión ha sido ampliamente estudiada en diferentes poblaciones. En el sur de España la tasa de eclosión fue del 80 % (incluyendo las puestas abandonadas; Negro *et al.*,

1993). En La Mancha (Centro de España) la tasa de eclosión ha aumentado significativamente a lo largo de 16 años de estudio, pasando del 78 % en 1991 al 91 % en el año 2003 ($n = 954$ puestas estudiadas; sólo puestas en las que ha eclosionado al menos un huevo fueron incluidas; Ortego *et al.*, 2010). No está claro que factores han determinado este aumento de la tasa de eclosión con los años en las poblaciones de La Mancha (Ortego *et al.*, 2010). En esa misma población de La Mancha, Aparicio (1997) observó que el 26 % de los huevos no eclosionados desaparecieron o fueron dañados durante la eclosión, el 35 % presentaban embriones muertos y el 39 % no presentaban embrión visible ($n = 130$ huevos no eclosionados). En Los Monegros (Noreste de España) la tasa media de fracaso de eclosión en 10 años de estudio fue 8,20 % (rango = 4,7-10,6 %; $n = 936$, excluyendo puestas depredadas o abandonadas; Serrano *et al.*, 2005b). En las poblaciones de La Mancha la tasa de eclosión no estaba correlacionada ni con la fecha de puesta ni con el tamaño de puesta (Aparicio, 1997; Ortego *et al.*, 2010). Tampoco se han observado diferencias en la tasa de eclosión entre nidos, individuos analizados, ni en relación al orden de puesta de los huevos (Aparicio, 1997). Un estudio también realizado en la misma población se observó que la tasa de eclosión era menor en colonias de tamaño intermedio y que aumentaba con la edad de los machos (Ortego *et al.*, 2010). Sin embargo, no se observó ninguna relación con la edad de la hembra ni con la condición física de los padres, su heterocigosidad o la similitud genética de la pareja (Ortego *et al.*, 2010). En las poblaciones de Los Monegros la tasa de eclosión está negativamente relacionada con la fecha de puesta, es mayor en tamaños de puesta intermedios y disminuye con la temperatura media diaria durante la incubación dependiendo de la condición física de la hembra (Serrano *et al.*, 2005b). También se observó que los huevos de mayor tamaño tienen unas mayores probabilidades de eclosión (Serrano *et al.*, 2005b). Una menor tasa de eclosión parece tener consecuencias negativas para el éxito reproductor, disminuyendo el número de pollos volados y de reclutas (Serrano *et al.*, 2005b; ver, sin embargo, Aparicio, 1997).

Proporción de sexos en la pollada

La relación de sexos en las polladas de cernícalo primilla no se desvió de la proporción 1:1 a lo largo del periodo reproductor ni difirió entre los cinco años (1988-1992) analizados en una población de Sevilla (Negro e Hiraldo, 1992; Tella *et al.*, 1996b). Sin embargo, la relación de sexos estuvo sesgada hacia hembras en el año 1993 en esa misma población (Tella *et al.*, 1996b). En la población de cernícalo primilla de Los Monegros (noreste de España) la relación de sexos también fue balanceada en el año 1993. En las poblaciones de Los Monegros la proporción de machos disminuyó a lo largo de la estación reproductora (Tella *et al.*, 1996b). Algo similar, aunque menos pronunciado, ocurrió en las poblaciones de Sevilla a lo largo de los seis años analizados (1988-1993), aunque esa tendencia no resultó significativa cuando los datos de los diferentes años fueron analizados por separado. En las poblaciones de La Mancha, no se ha encontrado ninguna relación entre el sex-ratio en la pollada y la fecha de puesta o el tamaño de pollada (Aparicio y Cordero, 2001). La relación de sexos en la pollada parece estar en parte controlada por los padres, estando relacionada con caracteres sexuales secundarios del padre (parche gris del ala; ver sección Selección sexual) y por la condición física de la madre (Aparicio y Cordero, 2001). Se ha sugerido que las características fenotípicas de los padres podrían ser manipuladas en programas de cría en cautividad de la especie para regular la proporción de sexos de los individuos producidos (Lenz *et al.*, 2007). No parece haber una mortalidad diferencial de los pollos según el sexo, lo cual es probablemente debido a que la condición física de los pollos tampoco varía entre sexos (Aparicio y Cordero, 2001; ver, sin embargo, Ortego *et al.*, 2009b).

Crianza de los pollos

Durante los primeros días después de la eclosión, la hembra empolla a los pollos y se encarga de alimentarlos con las presas aportadas por el macho. Después, tanto el macho como la hembra participan en las labores de ceba. En una colonia del sur de España se ha observado que las cebas son realizadas de modo más frecuente por los machos (61,5 %) que por las hembras (38,5 %; $n = 894$ cebas), y algo muy parecido se ha observado en las poblaciones de La Mancha (Ortego *et al.*, 2009a; Ortego *et al.*, 2008d). Las tasas de ceba varían entre poblaciones, probablemente debido a diferencias en la disponibilidad de presas (Negro *et al.*, 1992b). En una población de Sevilla las tasas de ceba observadas fueron de 1,8 cebas/hora en 1989 y 1,9 cebas/hora en 1990 (Negro *et al.*, 1992b), que son valores próximos a los observados en Extremadura (1,3 cebas/hora; Bijlsma *et al.*, 1988). Valores más altos se han observado en el norte de España (5,4 cebas/hora; M. Pomarol, *comentario personal*; citado en

Negro *et al.*, 1992b). Se han modelado las consecuencias que diferentes escenarios de reparto de comida entre pollos y asincronía de eclosión tienen en la calidad y el número de pollos volados (Rodríguez *et al.*, 2008). Sin embargo, la ausencia de datos empíricos para alguno de los parámetros analizados hace necesario estudios más detallados al respecto para explicar los patrones de asincronía y control parental observados en esta especie (Rodríguez *et al.*, 2008). Los pollos vuelan del nido alrededor de los 37 días de edad (Bustamante y Negro, 1994). Si bien no hay diferencias interanuales en los tamaños de puesta, hay una gran variabilidad entre años en el número medio de pollos volados por pareja reproductora y en su condición física (Aparicio, 1997; Negro *et al.*, 1993). Un bajo éxito reproductor suele estar asociado con elevadas precipitaciones durante la época de cría que disminuye la tasa de ceba de los adultos como consecuencia de la baja actividad de los artrópodos de los que esta especie depende en buena parte para alimentar a los pollos (Aparicio, 1997; J. M. Aparicio, comentario personal). También se ha observado que el número de pollos volados está positivamente correlacionado con la heterocigosidad del padre (Ortego *et al.*, 2009a). La mediana de la fecha de vuelo de los pollos en las poblaciones estudiadas de Sevilla es el 7 de Julio (Rodríguez y Bustamante, 2003).

Reconocimiento de los pollos

Varios estudios apuntan a que el cernícalo primilla parece presentar un bajo grado de reconocimiento de sus pollos. Tella *et al.* (1997b) observaron que 16 machos y 15 hembras seguían alimentando a sus pollos cuando estos habían sido adoptados en otros nidos. Sin embargo, en numerosas ocasiones acabaron alimentando a pollos ajenos y atacaron a sus propios pollos en un 17,6 % de las cebas observadas ($n = 171$). En un 10,8 % de los casos ($n = 485$) los padres atacaron a sus propios hijos cuando estos estaban fuera del nido. También se han observado a dos machos y dos hembras alimentando a sus pollos tras haber caído al suelo (Tella *et al.*, 1997b). Un estudio experimental más reciente también ha sugerido que el reconocimiento de los pollos por parte de los padres es escaso: solo 2 machos de un total de 10 parejas estudiadas reconocieron y alimentaron a sus hijos en el 100% de las cebas (Bonal y Aparicio, 2009). Hay grandes diferencias interindividuales en el reconocimiento de los pollos (Bonal y Aparicio, 2009).

Éxito reproductor

La mortalidad de pollos en el cernícalo primilla es muy común, fundamentalmente debido a desnutrición o depredación (Negro *et al.*, 1993; Hiraldo *et al.*, 1996; Blanco y Tella, 1997). De 139 pollos analizados en el sur de España, 125 (89,9 %) murieron de hambre, 6 (4,3 %) fueron depredados por lechuzas (*Tyto alba*), 7 (5,0 %) mostraron lesiones y traumatismos y 1 (0,7 %) sufrió canibalismo por un macho adulto de cernícalo primilla (Negro *et al.*, 1993). La asincronía de eclosión genera jerarquías de tamaño en los pollos. Esto tiene importantes consecuencias en su condición física y probabilidad de supervivencia durante el periodo de crecimiento. Por este motivo la reducción de pollada es muy común en esta especie (Negro *et al.*, 1993; Rodríguez *et al.*, 2008). En el sur de España el éxito reproductor medio osciló entre 1,50 y 2,31 pollos por pareja reproductora tras registrar 626 puestas entre 1988 y 1992 (Hiraldo *et al.*, 1996; Negro *et al.*, 1993). A diferencia del tamaño de puesta, el número de pollos volados varía ampliamente entre años debido a diferencias interanuales en las condiciones ambientales (Aparicio, 1997; Negro *et al.*, 1993). El éxito por nido ocupado (la relación entre nidos exitosos y ocupados) está positivamente relacionado con las precipitaciones invernales y negativamente con las precipitaciones durante el periodo de cría de los pollos (Rodríguez y Bustamante, 2003). El número medio de pollos volados por nido exitoso está positivamente relacionado con las precipitaciones en invierno y primavera (particularmente durante el periodo de formación de las parejas y la incubación) (Rodríguez y Bustamante, 2003). La condición física de los pollos está positivamente correlacionada con las precipitaciones durante el periodo de formación de la pareja y la incubación (Rodríguez y Bustamante, 2003).

Estrés fisiológico de los pollos

Se ha observado que la respuesta fisiológica al estrés en pollos (estimada mediante el ratio heterófilo-linfocito) es mayor en machos que en hembras y en individuos con baja condición física y bajos niveles de heterocigosidad (Ortego *et al.*, 2009b).

Periodo de dependencia

El periodo de dependencia de los pollos es muy corto en el cernícalo primilla (Bustamante y Negro, 1994). Una vez que los pollos han volado, estos continúan en la colonia dependiendo de la comida aportada por sus padres durante unos 5 días (Bustamante y Negro, 1994). En este periodo de tiempo no se han observado juegos con objetos o presas, entrenamiento o aprendizaje de las destrezas de caza entre los volantones. Los grupos familiares se disuelven después de la dispersión de los jóvenes de la colonia, aunque los padres generalmente se mantienen en la colonia de cría algún tiempo más (Bustamante y Negro, 1994).

Demografía: estructura y dinámica de poblaciones

Tasa de reclutamiento y supervivencia juvenil

En una población del sur de España, la supervivencia juvenil fue del 17,3 % ($n = 1852$; Negro *et al.*, 1997). La probabilidad de supervivencia está estrechamente relacionada con la condición física de los pollos al abandonar el nido (Aparicio y Cordero, 2001). Además, la condición física de los pollos al abandonar el nido se correlaciona con su condición física en años posteriores. Esto tiene una gran relevancia para machos, ya que su supervivencia, longevidad y éxito reproductor a lo largo de su vida son dependientes de su condición física (Aparicio y Cordero, 2001). Estas relaciones no son significativas para las hembras (Aparicio y Cordero, 2001). La supervivencia de los jóvenes al abandonar el nido se ha estimado entre el 14% y 48% (media = $34 \pm 12\%$, Hiraldo *et al.*, 1996).

Supervivencia de adultos y longevidad

La supervivencia de los cernícalos primillas adultos con más de 12 meses de edad se ha estimado entre el 61% y 83% (media = $71 \pm 7\%$, Hiraldo *et al.*, 1996). La longevidad del cernícalo primilla se estima en base a recuperaciones de varias zonas del mundo entre 6.2 años (Newton y Olsen, 1990; Møller, 2006) y 10.9 años (vé *AnAge* en de Magalhaes y Costa, 2009; *Euring* en Staav y Fransson, 2008).

Proporción de reproductores

En una población del sur de España, compuesta por 12 colonias reproductoras y estudiada durante seis años (1988-1993), el porcentaje de adultos (mayores de dos años) que inician la reproducción (ponen huevos) es del 92,5 % ($n = 37$) mientras que esta cifra se reduce al 38,5 % en el caso de los individuos juveniles (Hiraldo *et al.*, 1996). Sólo un 26% de los individuos reproductores en la población son juveniles (Hiraldo *et al.*, 1996). Aparicio y Cordero (2001) mostraron que las hembras presentan un umbral mínimo de condición física por debajo del cual no se reproducen, lo que podría en parte explicar la presencia de una fracción de la población que no inicia la reproducción

Dinámica poblacional en las colonias

Las colonias más productivas se llenan a una mayor velocidad durante la primavera, indicando que los individuos se ven atraídos por aquellas colonias con un mayor éxito reproductor en la temporada de cría del año anterior. Sin embargo, no se ha observado ninguna relación entre la rapidez con la que se llenan las colonias y su tamaño en el año anterior o con el número de individuos asentados en el año en curso (Calabuig *et al.*, 2008a).

Las dinámicas de las colonias de cría del cernícalo primilla han sido estudiadas en diferentes poblaciones. El incremento en el tamaño de las colonias está positivamente correlacionado con el éxito reproductor medio en el año anterior, una relación que se ha observado en dos poblaciones de la península Ibérica (Los Monegros: Serrano *et al.*, 2004; La Mancha: Calabuig *et al.*, 2008b). Algunos trabajos han apoyado la atracción por con-específicos como el factor que determina las dinámicas de las colonias de cría (Serrano *et al.*, 2004; Serrano *et al.*, 2005a). Sin embargo, estudios correlativos (Calabuig *et al.*, 2008a; Calabuig *et al.*, 2008b) y experimentales (Aparicio *et al.*, 2007) más recientes apuntan a la atracción mediada por el éxito reproductor de con-específicos.

Se han estudiado diferentes aspectos que relacionan la dinámica poblacional de esta especie con su diversidad genética (Ortego *et al.*, 2007a; Ortego *et al.*, 2008b). Se ha observado que la diversidad genética es menor en pollos nacidos en colonias pequeñas y aisladas, probablemente debido al menor número de inmigrantes que llegan a las mismas (Ortego *et al.*, 2008b). En las poblaciones en expansión de La Mancha se ha observado un incremento de la

diversidad genética de las poblaciones, un fenómeno que podría ser explicado en parte por la llegada de inmigrantes de larga distancia que aportan nuevos alelos a la población (Ortego *et al.*, 2007a).

Interacciones entre especies

Competencia interespecífica: Coexistencia con otras especies durante la reproducción

El cernícalo primilla generalmente forma colonias mixtas con otras aves, incluyendo grajillas (*Corvus monedula*), palomas domésticas (*Columba livia*) y chovas piquirrojas (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) (Garzón, 1968; Pérez-Chiscano, 1975; Sanabria *et al.*, 1977; Bijlsma *et al.*, 1988, 1990; Forero *et al.*, 1996; Blanco y Tella, 1997). En Extremadura Bijlsma *et al.* (1988, 1990) observaron un descenso del éxito reproductor en las colonias con presencia de grajilla. Sin embargo, dicho efecto no fue observado por Forero *et al.* (1996) en un estudio a gran escala incluyendo numerosas colonias de Los Monegros (noreste de España) y Andalucía (sur de España). Soler (2006) resalta que aunque las disputas entre ambas especies son frecuentes, la competencia por huecos para nidificar es escasa ya que el cernícalo primilla utiliza cavidades amplias y poco profundas que la grajilla normalmente rechaza (Soler, 1984, 2006).

En cualquier caso, si que se han detectado casos de destrucción de huevos de cernícalo primilla por parte de grajillas que posteriormente han ocupado esas mismas cavidades para instalar sus nidos (J. M. Aparicio, comentario personal). Blanco y Tella (1997) observaron que la chova piquirroja prefiere instalar sus nidos en edificaciones con colonias de cernícalo primilla. Estos autores indicaron que tanto el cernícalo primilla como la chova piquirroja son depredados por especies muy similares y sugirieron que las chovas podrían beneficiarse de la intensa actividad defensiva que desarrolla el cernícalo primilla en presencia de depredadores. Esos mismos autores también observaron que el éxito reproductor de las chovas que criaron en colonias de cernícalo primilla fue mayor que en aquellas que instalaron sus nidos en casas no ocupadas por el cernícalo primilla (Blanco y Tella, 1997).

Mutualismo

No hay datos disponibles de mutualismo (comensalismo, etc.) para esta especie en España.

Depredadores

Un gran número de depredadores coexisten con el cernícalo primilla en las proximidades de las colonias de cría. Blanco y Tella (1997) describieron hasta 27 especies de depredadores potenciales para el cernícalo primilla, que pueden depredar las puestas, pollos, volantones e incluso individuos adultos (Tabla 1). La depredación tiene importantes consecuencias negativas en las dinámicas poblacionales de las colonias (Serrano *et al.*, 2004). Véase también comportamiento antipredatorio en Comportamiento.

Tabla 1. Número de especies identificadas por Blanco y Tella (1997) como depredadoras del cernícalo primilla en Los Monegros (Aragón).

Fases en el desarrollo del cernícalo primilla				Depredadores
huevos	pollos	volantones	adultos	
3	3	2	2	Reptiles (<i>Elaphe scalaris</i> , <i>Malpolon monspessulanus</i> , <i>Lacerta lepida</i>)
2	2	1	1	Roedores (<i>Rattus rattus</i> , <i>Elyomis quercinus</i>)
2	4	4	3	Carnívoros (<i>Martes foina</i> , <i>Vulpes vulpes</i> , <i>Felis catus</i> , <i>Canis canis</i>)
4	4	1	0	Córidos (<i>Pica pica</i> , <i>Corvus monedula</i> , <i>Corvus corone</i> , <i>Corvus corax</i>)
0	3	13	8	Rapaces (<i>Milvus milvus</i> , <i>Milvus migrans</i> , <i>Circus aeruginosus</i> , <i>Circus pygargus</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>Tyto alba</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>Bubo bubo</i>)
11	16	21	14	Número total de especies depredadoras: 27

Pomarol (1996) cita un caso de una colonia de 6 parejas que fue depredada por una Garduña (*Martes foina*).

Parasitismo e infecciones

Parásitos sanguíneos

Se han descrito varias especies de parásitos sanguíneos que infectan al cernícalo primilla. Un estudio basado en técnicas moleculares ha revelado la presencia de tres linajes de *Plasmodium* (LK5, LK6 y RTSR1) en las poblaciones de cernícalo primilla de La Mancha (Ortego *et al.*, 2007e). Probablemente estos tres linajes corresponden a dos especies, KK5-LK6 por un lado y RTSR1 por otro. En esa misma población de La Mancha se han descrito tres linajes de *Haemoproteus tinnunculi* (LK2, LK3, LK4). En esta población se analizaron 586 individuos adultos y las prevalencias para los linajes más frecuentes fueron 3,4 % para el linaje RTSR1, 4,1% para el linaje LK2 y 4,6 % para el linaje LK6. Dos linajes fueron detectados en un solo individuo (LK3 y LK5; 0,2 %) mientras que otro sólo apareció en cuatro individuos (LK4; 0,7 %). El linaje RTSR1 de *Plasmodium* ha sido previamente detectado en el alzacola *Cercotrichas galactotes*, un ave residente africana y en el carricero tordal *Acrocephalus arundinaceus*, un passeriforme migrador trans-sahariano, lo que sugiere que la transmisión de este linaje podría tener lugar en los cuarteles de invernada en África (Ortego *et al.*, 2007e). Los linajes LK5 y LK6 también han sido aislados en el bisbita caminero *Anthus berthelotii*, un ave Macaronésica, lo que también sugiere que estos linajes podrían ser transmitidos en África (Illera *et al.*, 2008). Uno de los linajes de *Haemoproteus tinnunculi* también ha sido aislado en las poblaciones europeas de cernícalo vulgar *Falco tinnunculus* (Krone *et al.*, 2008). En Los Monegros, se ha descrito una prevalencia de *Haemoproteus tinnunculi* del 3,17 % ($n = 378$ individuos adultos analizados) basándose en frotis sanguíneos analizados mediante microscopía óptica (Tella *et al.*, 1996c). Valores similares de prevalencia de *Haemoproteus tinnunculi* basados en microscopía óptica también han sido descritos para las poblaciones de La Mancha (3.1 %; $n = 586$ individuos adultos analizados; Ortego *et al.*, 2007e). Debe tenerse en cuenta que las prevalencias obtenidas mediante microscopía óptica son menores a las reveladas en base a técnicas moleculares debido a que estas últimas son mucho más sensibles (Ortego *et al.*, 2007e). De igual modo, la presencia de *Plasmodium* no se ha detectado mediante microscopía óptica debido a que este parásito presenta intensidades de infección que están por debajo del límite de detección de estas técnicas de microscopía (Ortego *et al.*, 2007e). No se ha detectado la presencia de *Haemoproteus* o *Plasmodium* en pollos de cernícalo primilla (Los Monegros; Tella *et al.*, 1996c; La Mancha; Ortego *et al.*, 2008d). Tella *et al.* (1996c) observaron que la prevalencia de *Haemoproteus tinnunculi* en las poblaciones de Los Monegros era mayor en hembras que en machos. Sin embargo, estas diferencias entre sexos no fue observada en las poblaciones de La Mancha para ninguno de los linajes de malaria aviar analizados (Ortego *et al.*, 2007f). En las poblaciones de Los Monegros la probabilidad de parasitismo por *Haemoproteus tinnunculi* aumenta con la edad en hembras (Tella *et al.*, 1996c), pero esta tendencia no ha sido observada en las poblaciones de La Mancha para los seis linajes de malaria aviar analizados (Ortego *et al.*, 2007f). En el cernícalo primilla se ha estudiado la relación entre la diversidad genética individual y la susceptibilidad a la malaria aviar, no habiéndose encontrado ninguna relación entre la probabilidad de infección de los linajes estudiados y la heterocigosidad del huésped (Ortego *et al.*, 2007f). Tampoco se han observado consecuencias negativas de las infecciones por *Haemoproteus tinnunculi* en el éxito reproductor (Ortego *et al.*, 2008d; Tella *et al.*, 1996c) o la supervivencia de los individuos adultos (Tella *et al.*, 1996c). El linaje RTSR1 de *Plasmodium* tampoco parece tener consecuencias negativas en la reproducción de los adultos (Ortego *et al.*, 2008d). Sin embargo, los machos infectados por el linaje LK6 de *Plasmodium* sacan un menor número de pollos (Ortego *et al.*, 2008d). También se ha descrito la presencia de *Leucozytozoon* sp. (prevalencia: 20,0 % en adultos, 4,6 % en pollos) y *Trypanosoma* sp. (prevalencia: 42,2 % en adultos, 0,0 % en pollos) (45 adultos y 175 pollos analizados en ambos casos; Alcaide *et al.*, 2010a).

Bacterias

Se ha descrito la presencia de diferentes especies de micoplasma (*M. buteonis*, *M. falconis* y otras especies no descritas) en adultos de cernícalo primilla procedentes tanto de poblaciones en cautividad como silvestres (Lierz *et al.*, 2008). Alcaide *et al.* (2010a) describieron una prevalencia del 44,4 % en adultos ($n = 45$ individuos analizados) y un 46,9 % en pollos ($n = 175$ individuos analizados). Otras bacterias que se han descrito en el cernícalo primilla son: *Campylobacter* sp. (prevalencia: 22,1 % en adultos, 1,1 % en pollos), *Escherichia coli* (prevalencia: 6,7 % en adultos, 21,1 % en pollos), *Pasterella multocida* (prevalencia: 0,0 % en adultos, 1,1 % en pollos), *Salmonella* sp. (prevalencia: 20,0 % en adultos, 2,9 % en pollos) y *Chlamydophila psittaci* (prevalencia: 37,8 % en adultos, 26,3 % en pollos) (45 adultos y 175 pollos analizados en todos los casos; Alcaide *et al.*, 2010a).

Virus

Se ha descrito la presencia de Adenovirus (prevalencia: 26,7 % en adultos, 1,7 % en pollos), Influenzavirus cepa IH7 (prevalencia: 8,9 % en adultos, 9,1 % en pollos), Paramixovirus (prevalencia: 8,9 % en adultos, 11,4 % en pollos), Poxvirus (prevalencia: 24,4 % en adultos, 10,9 % en pollos), Reovirus (prevalencia: 20,0 % en adultos, 1,1 % en pollos) y virus del oeste del Nilo (prevalencia: 53,3 % en adultos, 13,1 % en pollos) (45 adultos y 175 pollos analizados en todos los casos; Alcaide *et al.*, 2010a).

Hongos

Se ha descrito la presencia de *Candida albicans* con una prevalencia del 33,4 % en adultos ($n = 45$ individuos analizados) y un 4,0 % en pollos ($n = 175$ individuos analizados; Alcaide *et al.*, 2010a).

Parásitos intestinales

Alcaide y colaboradores (2010a) han descrito en 45 adultos y 175 pollos los siguientes parásitos intestinales:

- Coccidios: *Caryospora* sp. (prevalencia: 44,0 % en adultos, 10,8 % en pollos) y *Eimeria* sp. (prevalencia: 28,0 % en adultos, 3,9 % en pollos).
- Cestodos: *Cladotaenia* sp. (prevalencia: 20,0 % en adultos, 8,8 % en pollos).
- Nematodos: *Porrocaecum* sp. (prevalencia: 56,0 % en adultos, 9,8 % en pollos), *Capillaria* sp. (prevalencia: 80,0 % en adultos, 18,6 % en pollos) y *Cyrnea* sp. (prevalencia: 0,0 % en adultos, 5,9 % en pollos)

Ectoparásitos

El cernícalo primilla es parasitado por el piojo de la pluma *Degeeriella rufa*. En las poblaciones de La Mancha, las prevalencias de este parásito son elevadas y hay cierta variabilidad interanual en su incidencia (año 2005: 53 %; año 2006: 80%; Ortego *et al.*, 2007b). Se ha observado que los individuos más heterocigotos tienen una menor probabilidad de ser infestados por este ectoparásito (Ortego *et al.*, 2007b). Las hembras son más frecuentemente parasitadas que los machos y presentan mayores intensidades de parasitismo (Ortego *et al.*, 2007b). Se ha observado una relación no lineal entre el parasitismo por *Degeeriella rufa* y el tamaño de la colonia (Ortego *et al.*, 2007b). También se han descrito parasitando al cernícalo primilla el malófago *Neocolpocephalum zefarae* (Martín, 2002) la garrapata *Hyalomma marginatum* (Silva *et al.*, 2001) y el díptero *Ornithophila gestroi* (Muñoz *et al.*, 1993).

Otros parásitos

Se ha descrito la presencia de *Trichomonas gallinae* con una prevalencia de 42,2 % en adultos ($n = 45$ individuos analizados) y 35,4 en pollos ($n = 175$ individuos analizados; Alcaide *et al.*, 2010a).

Actividad diaria

Se ha estudiado el tiempo y la energía dedicados a las principales actividades durante el periodo premigratorio (Aparicio, 1990b), en el que la duración del día es aproximadamente de 14 horas. La caza desde posadero y el reposo son las principales actividades durante el día

(Tabla 1), mientras que el vuelo, el cernido y el cicleo son las actividades menos frecuentes (Aparicio, 1990b). Los cernícalos primilla gastaron un promedio de 239.4 KJ cada día.

Tabla 1. Distribución temporal y estima de gasto energético de las principales actividades del cernícalo primilla durante las primeras semanas posteriores a la reproducción (agosto-septiembre). Valores recalculados a partir de Aparicio (1990b).

Periodo	Actividad	Duración (%)	Gasto (KJ)
24 h	Termorregulación		1.5
24 h	Muda		1.8
10 h (noche)	en reposo (dormir)	100.0	28.5
14 h (día)	en reposo (descanso)	23.7	14.5
	en activo (caza)	76.3	116.3
	caza en vuelo batido	5.5	27.9
	caza en vuelo cernido	8.5	41.8
	caza en vuelo de cicleo	1.5	7.2
	caza desde posadero	60.8	39.4

En Sevilla se ha comprobado que el cernícalo primilla puede tener actividad nocturna en presencia de iluminación artificial (Negro *et al.*, 2000). La actividad nocturna de los cernícalos primilla parece estar relacionada con la captura de alimento (ver apartado de Ecología trófica).

Dominio vital

En el sur de España se ha observado que el cernícalo primilla caza a distancias de hasta 14,5 km alrededor de la colonia durante la época de cría (Negro *et al.*, 1993; Donázar *et al.*, 1993). Tella y colaboradores (1998) estimaron que el área de campeo de los cernícalos primillas en el noreste de España es de 63,65 km² en zonas de cultivos intensivos donde el hábitat preferido para la caza es poco abundante. Este área de campeo era mayor en comparación con la presentada por aquellos individuos asentados en zonas con usos tradicionales del suelo en los que la abundancia de presas por km² era superior. En zonas con usos tradicionales del suelo el área de campeo era de 12,36 km².

Esta información se ha obtenido en parte gracias al empleo de radiotransmisores. Estos aparatos se montan en las plumas caudales y han sido utilizados en varias ocasiones para el estudio de la ecología del cernícalo primilla (Hiraldo *et al.*, 1994; Tella *et al.*, 1998; de Frutos y Olea, 2008; Calabuig *et al.*, 2010). El uso de este tipo de radiotransmisor parece que no tiene consecuencias negativas para los individuos, pues las tasas de cópula, las tasas de ceba a las parejas y a los pollos, la supervivencia y el éxito reproductor no difirió entre individuos marcados con radiotransmisores e individuos controles (Hiraldo *et al.*, 1994).

Posteriormente se ha estimado que los primillas en la etapa premigratoria en el noroeste de España se alejan 3,7 km del dormitorio y recorren 9 km diarios a su alrededor, cubriendo individualmente un área de campeo diaria de 347 hectáreas (de Frutos y Olea, 2009).

Comportamiento

Selección sexual

El cernícalo primilla es una especie socialmente monógama. Sin embargo, se han descrito tríos poligínicos (un macho y dos hembras) tanto en las poblaciones del sur (Hiraldo *et al.*, 1991) como del noreste (Tella *et al.*, 1996d) de España. En todos los casos estos tríos se acabaron

rompiendo cuando la hembra secundaria desertó, en ocasiones emparejándose con otro macho de la misma colonia (Hiraldo *et al.*, 1991; Tella *et al.*, 1996d). Las tasas de cópula y el aporte de comida por parte del macho fueron siempre menores hacia las hembras secundarias y las peleas entre las dos hembras emparejadas con el mismo macho resultaron frecuentes (Hiraldo *et al.*, 1991). Análisis de paternidad han demostrado que la poliginia puede ser efectiva: de un trío poligínico nacieron cuatro pollos de los que tres pertenecían a la hembra primaria y uno a la hembra secundaria que finalmente acabó desertando (Tella *et al.*, 1996d). Todos los pollos pertenecían al macho, indicando que no era un caso de parasitismo (Tella *et al.*, 1996d). Otro estudio ha descrito un caso de cuidado aloparental, donde una hembra cebaba un nido donde ninguno de los pollos era hijo suyo (Cordero *et al.*, 2002).

Cópulas extrapareja

Las cópulas *extrapareja* son relativamente comunes en el cernícalo primilla. En una población del sur de España se han observado un 6,7 % de cópulas extrapareja ($n = 1397$ intentos de cópula observados; Negro *et al.*, 1992a). Los intentos de cópulas extrapareja son realizados tanto por machos emparejados como no emparejados. Las hembras no emparejadas aceptaron en general las cópulas con machos ya emparejados. Por el contrario, las hembras emparejadas parecen no aceptar las cópulas extrapareja (Negro *et al.*, 1992a). Sin embargo, un estudio realizado en las poblaciones de La Mancha (centro de España) indica que las hembras emparejadas también aceptan e incluso promueven cópulas extrapareja (Penades, 2007). Los machos emparejados no parecen pasar demasiado tiempo protegiendo a sus parejas ante cópulas extrapareja, ya que sólo en el 22.2 % ($n = 18$) de los casos atacaron a los intrusos (Negro *et al.*, 1992a). La extrapaternidad es poco frecuente y sólo 3 pollos (el 3,4 %) procedentes de un único nido fueron ilegítimos en un estudio basado en 87 pollos procedentes de 27 familias completas (Negro *et al.*, 1996). Otro estudio basado en marcadores microsatélites observó la presencia de pollos extrapareja en el 9,67 % de los nidos estudiados procedentes tanto de Los Monegros como de las poblaciones Huelva ($n = 31$; Alcaide *et al.*, 2005). El 8,3 % de los pollos muestreados en Los Monegros ($n = 72$) y el 4,2 % de los muestreados en Huelva ($n = 24$) fueron extrapareja (Alcaide *et al.*, 2005). Esos pollos podían proceder de cópulas extrapareja o ser consecuencia de un reemplazo de la pareja a mitad de la puesta (Negro *et al.*, 1996). En dos de los 27 nidos analizados también se detectó un caso de parasitismo (Negro *et al.*, 1996).

Inversión y cuidado parental

véase también Biología de la reproducción y Selección sexual.

Adopciones de pollos

Las adopciones de pollos son comunes en el cernícalo primilla (Donázar *et al.*, 1991), aunque probablemente esto ha sido favorecido por las altas densidades de cría y la gran proximidad entre los nidos en las construcciones humanas (J. M. Aparicio, *comentario personal*). Donázar *et al.* (1991) describieron el movimiento de un pollo de su nido a otro nido próximo tras desaparecer su padre y ser abandonado por su madre. En otras cinco adopciones observadas en la misma colonia estuvieron implicados pollos volantes, que llegaron a los nidos adoptivos volando (Donázar *et al.*, 1991). Incluso se ha sugerido la posibilidad de que algunos pollos volantes adoptados procedan de otras colonias de cría próximas (Donázar *et al.*, 1991). Tella *et al.* (1997b) observaron que el 76 % de los nidos ($n = 42$ nidos) y el 51 % de los pollos ($n = 133$ pollos) estudiados estaban involucrados en las adopciones. En promedio, los pollos adoptados tenían 25 días de edad (D.E. = 4,48; rango = 16-33 días; $n = 68$) y no hubo diferencias entre sexos en la probabilidad de ser adoptado. Los pollos adoptados no tenían características particulares (carga de parásitos, condición física, edad) en relación a aquellos que no cambiaban de nido (Tella *et al.*, 1997b). La condición física de sus padres, la tasa de ceba, el número de pollos o su edad en los nidos de procedencia no difirió de la observada en las parejas adoptivas (Tella *et al.*, 1997b). Los adultos y los pollos del nido adoptivo parecen presentar una elevada tolerancia hacia los pollos adoptados (Donázar *et al.*, 1991). En algunas ocasiones (10,2 %; $n = 917$) los pollos ajenos son expulsados por los adultos cuando éstos se aproximan al nido pero nunca son atacados cuando se encuentran en su interior (Tella *et al.*, 1997b). Los pollos adoptados pasaron a tener menor condición física tras la adopción, aunque su probabilidad de supervivencia no difirió con respecto a los pollos no adoptados. Los tamaños de pollada después de las adopciones no difirieron entre los nidos adoptivos y los nidos abandonados, aunque estos últimos siempre redujeron el tamaño de la pollada tras el

abandono (incluso cuando a su vez fueron receptores de pollos adoptivos de otros nidos). Las tasas de ceba disminuyeron en los nidos abandonados y aumentaron en los nidos adoptivos, pero este aumento del esfuerzo reproductor en los nidos adoptivos no pareció tener consecuencias negativas en la supervivencia de los adultos o en su éxito reproductor al año siguiente (Tella *et al.*, 1997b).

Gregarismo y estructura social

Gregarismo premigratorio. El cernícalo primilla es una especie gregaria en buena parte del ciclo anual. Además de una reproducción colonial, es frecuente observar a varios primillas cazando en el mismo lugar. Por ejemplo, en León se estimó en 6.8 ± 4.5 individuos el bando medio (\pm SD) entre la segunda quincena de agosto y la primera de octubre (N = 62 bandos, García, 2000). El gregarismo durante la búsqueda y obtención del alimento podría estar condicionado por la agregación espaciotemporal de sus presas.

Los cernícalos suelen formar grandes dormitorios comunales en los que en ocasiones se han censado más de un millar de individuos (Ursúa *et al.*, 2002). Se ha descrito la formación de grandes posaderos comunales antes de la migración a África (Olea *et al.*, 2004).

Prospección de colonias y adquisición de información pública. Se ha estudiado el comportamiento prospectivo (exploración de nidos y colonias ajenas) mediante la realización de grabaciones de video en las colonias y el marcaje de individuos con radiotransmisores (Calabuig *et al.*, 2010). Se ha observado que alrededor del 50% de los individuos marcados con radiotransmisores prospectan otras colonias de cría tras haber fracasado en la reproducción. La llegada de individuos prospectores a un determinado nido es más frecuente en colonias más productivas y con una mayor conectividad (Calabuig *et al.*, 2010).

Comunicación

Aunque se ha descrito la estructura del canto (véase el apartado de Voz), no se dispone de información detallada sobre la comunicación visual o auditiva, en solitario o en grupo. Se desconocen si los gritos de alarma están asociados al tipo de molestia o predador. Se desconocen las pautas posicionales de cortejo, petición de alimento, amenaza, sumisión, etc.

Comportamiento antipredatorio

El cernícalo primilla realiza una intensa actividad defensiva en presencia de depredadores en las colonias de cría, realizando intensos reclamos de alerta (véase el apartado de Voz), picados e incluso ataques directos a sus potenciales depredadores (Blanco y Tella, 1997). Esto ha sido estudiado mediante el uso de cimbeles, concretamente de búhos reales disecados (Blanco y Tella, 1997). El cernícalo primilla también defiende los nidos de la presencia de otros individuos de su misma especie que muchas veces llegan a nidos ajenos probablemente para adquirir información acerca de la calidad de las colonias y los sitios de nidificación (Calabuig *et al.*, 2010).

Robo de alimento y canibalismo

El cleptoparasitismo de alimento y el canibalismo en el cernícalo primilla (Negro *et al.*, 1992b) están descritos en el apartado de Ecología Trófica.

Bibliografía

Alberdi, M. (1997). *Plan de Recuperación del cernícalo primilla Falco naumanni en la Comunidad Valenciana*. Generalitat Valenciana, Valencia.

Alberdi, M. (2004). Evolución de la población reintroducida de Cernícalo Primilla en el Valle de los Alorines (Villena-Alicante). Pp. 114-119. En: Alcántara, M. (Ed.). *Actas del VI Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. Zaragoza.

Alcaide, M., Edwards, S. V., Negro, J. J. (2007). Characterization, polymorphism, and evolution of MHC class IIB genes in birds of prey. *Journal of Molecular Evolution*, 65: 541-554.

- Alcaide, M., Edwards, S. V., Negro, J. J., Serrano, D., Tella, J. L. (2008a). Extensive polymorphism and geographical variation at a positively selected MHC class IIB gene of the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Molecular Ecology*, 17: 2652-2665.
- Alcaide, M., Lemus, J. A., Blanco, G., Tella, J. L., Serrano, D., Negro, J. J., Rodríguez, A., García-Montijano, M. (2010a). MHC diversity and differential exposure to pathogens in kestrels (Aves: Falconidae). *Molecular Ecology*, 19: 691-705.
- Alcaide, M., Negro, J. J., Serrano, D., Antolin, J. L., Casado, S., Pomarol, M. (2010b). Captive breeding and reintroduction of the lesser kestrel *Falco naumanni*: a genetic analysis using microsatellites. *Conservation Genetics*, 11: 331-338.
- Alcaide, M., Negro, J. J., Serrano, D., Rodríguez, A. (2008b). A genetic assessment of captive breeding and reintroduction programs of the lesser kestrel (*Falco naumanni*) using neutral and adaptive loci. *Avian Biology Research*, 1: 40-40.
- Alcaide, M., Negro, J. J., Serrano, D., Tella, J. L., Rodríguez, C. (2005). Extra-pair paternity in the lesser kestrel *Falco naumanni*: a re-evaluation using microsatellite markers. *Ibis*, 147: 608-611.
- Alcaide, M., Serrano, D., Negro, J. J., Tella, J. L., Laaksonen, T., Muller, C., Gal, A., Korpimäki, E. (2009b). Population fragmentation leads to isolation by distance but not genetic impoverishment in the philopatric lesser kestrel: a comparison with the widespread and sympatric Eurasian kestrel. *Heredity*, 102: 190-198.
- Alcaide, M., Serrano, D., Tella, J. L., Negro, J. J. (2009c). Strong philopatry derived from capture-recapture records does not lead to fine-scale genetic differentiation in lesser kestrels. *Journal of Animal Ecology*, 78: 468-475.
- Alcántara, M. (2004). Desarrollo y ejecución del Plan de Conservación del Hábitat del Cernícalo Primilla en Aragón. Pp. 53-61. En: Alcántara, M. (Ed.). *Actas del VI Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. Zaragoza.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Muñoz-Pulido, R. (1994). Mitigation of bird collisions with transmission lines through groundwire marking. *Biological Conservation*, 67: 129-134.
- Andrada, J. Franco, A. (1973). Actividad nocturna de *Falco naumanni*. *Ardeola*, 19: 471.
- Andrada, J., Franco, A. (1975). Sobre el área de invernada de *Falco naumanni* en España. *Ardeola*, 21: 321-324.
- Aparicio, J. M. (1990a). Utilización de egagrópilas de cernícalos (*Falco tinnunculus* y *Falco naumanni*) como indicadores de la biomasa diaria ingerida. *Ardeola*, 37: 85-106.
- Aparicio, J. M. (1990b). Actividad, selección del método de caza y balance energético diario de *Falco naumanni* durante el periodo premigratorio. *Ardeola*, 37: 163-178.
- Aparicio, J. M. (1997). Costs and benefits of surplus offspring in the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 129-137.
- Aparicio, J. M., Bonal, R. (2002). Effects of food supplementation and habitat selection on timing of lesser kestrel breeding. *Ecology*, 83: 873-877.
- Aparicio, J. M., Bonal, R., Muñoz, A. (2007). Experimental test on public information use in the colonial lesser kestrel. *Evolutionary Ecology*, 21: 783-800.
- Aparicio, J. M., Bonal, R., Muñoz, A. (2007). Experimental test on public information use in the colonial lesser kestrel. *Evolutionary Ecology*, 21: 783-800.
- Aparicio, J. M., Cordero, P. J. (2001). The effects of the minimum threshold condition for breeding on offspring sex-ratio adjustment in the lesser kestrel. *Evolution*, 55: 1188-1197.

Aparicio, J. M., Ortego, J., Calabuig, G., Cordero, P. J. (2010). Evidence of subtle departures from Mendelian segregation in a wild lesser kestrel (*Falco naumanni*) population. *Heredity*, 105: 213-219.

Atienza, J. C., Banda, E., Corroto, M. (2001). Estado actual de la población de Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*) en España y de las medidas llevadas a cabo para su conservación. Pp. 141-158. En: Garcés, J.F., Corroto, M. (Eds.). *Biología y conservación del Cernícalo primilla*. Consejería de Medio Ambiente, Comunidad de Madrid y GREFA. Madrid.

Atienza, J. C., Martín I., Infante, O., Valls, J. (2008). *Directrices para la evaluación del impacto de los parques eólicos en aves y murciélagos* (versión 1.0). SEO/BirdLife, Madrid.

Atienza, J. C., Tella, J. L. (2003). Cernícalo Primilla. *Falco naumanni*. Pp. 196-197. En: Martí, R., del Moral, J. C. (Eds.). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Sociedad Española de Ornitología, Madrid.

Atienza, J. C., Tella, J. L. (2004). Cernícalo primilla. *Falco naumanni*. Pp. 161-163. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J.C. *Libro Rojo de las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SEO Birdlife, Madrid.

Bas, J. (2001). A male flying. En: The Internet Bird Collection. Lynx edicions, Bellaterra, Barcelona. <http://ibc.lynxeds.com/video/lesser-kestrel-falco-naumanni/four-juvenile-entering-nest>

Bernis, F. (1974). De la fuerte declinación sufrida por el *Falco naumanni* en Madrid y su provincia. *Ardeola*, 20: 351-354.

Biber, J. P. (1990). *Action plan for the conservation of western lesser kestrel Falco naumanni populations*. ICBP, Cambridge.

Bijleveld, M. (1974). *Birds of prey in Europe*. MacMillan Press, London.

Bijlsma, S., Hagemeyer, E. J. M., Verkley, G. J. M., Zollinger, R. (1988). *Ecological aspects of the lesser kestrel Falco naumanni in Extremadura (Spain)*. Rapport 285 Katholieke Universiteit Nijmegen, Nijmegen.

BirdLife International (2010). *Falco naumanni*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>.

Blanco, G. Tella, J. L. (1997). Protective association and breeding advantages of choughs nesting in lesser kestrel colonies. *Animal Behaviour*, 54: 335-342.

Blasco-Zumeta, J. (2009). Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*). En: *Atlas de Identificación de las Aves de Aragón*. http://www.ibercajalav.net/img/130_Falco_naumanni.pdf

Bonal, R., Aparicio, J. M. (2008). Evidence of prey depletion around lesser kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *Journal of Avian Biology*, 39: 189-197.

Bonal, R., Aparicio, J. M. (2009). An experimental test of offspring recognition in the colonial lesser kestrel *Falco naumanni*. *Ibis*, 151: 577-579.

Bustamante, J. (1997). Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation*, 80: 153-160.

Bustamante, J., Negro, J. J. (1994). The postfledging dependence period of the lesser kestrel (*Falco naumanni*) in Southwestern Spain. *Journal of Raptor Research*, 28: 158-163.

Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J. M., Cordero, P. J. (2008a). Public information in selection of nesting colony by lesser kestrels: which cues are used and when are they obtained? *Animal Behaviour*, 75: 1611-1617.

Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J. M., Cordero, P. J. (2010). Intercolony movements and prospecting behaviour in the colonial lesser kestrel. *Animal Behaviour*, 79: 811-817.

Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P. J., Aparicio, J. M. (2007). El expolio de teja vieja amenaza al cernícalo primilla en la España rural. *Quercus*, 252: 14-17.

Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P. J., Aparicio, J. M. (2008b). Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Animal Behaviour*, 76: 1989-1996.

Camarero, T., Paz, A., Garcés, F., Álvarez, E., Martínez, J. (2009). Red de Primillares de la Comunidad Autónoma de Madrid. Pp. 84-87. En: P. Pilard (Ed.). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions, Almendralejo, España.

Carbajo, F., Ferrero, J. (1981). Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*). *Ardeola*, 28: 155.

Catry, I., Alcazar, R., Franco, A. M. A., Sutherland, W. J. (2009). Identifying the effectiveness and constraints of conservation interventions: A case study of the endangered lesser kestrel. *Biological Conservation*, 142: 2782-2791.

Clavell, J., Copete, J. L., Gutiérrez, R., de Juana, E., Lorenzo, J. A. (2005). *Lista de las aves de España*. Sociedad Española de Ornitología / BirdLife. Madrid. <http://www.seo.org/media/docs/Lista Aves multilingue.pdf>

Cordero, P. J., Aparicio, J. M., Parkin, D. T. (2002). Genetic evidence of alloparental care of a female lesser kestrel in an alien nest. *Journal of Raptor Research*, 36: 70-73.

Cramp, S., Simmons, K. E. L. (Eds.) (1980). *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. II. Hawks to Bustards*. Oxford University Press, Oxford.

de Frutos, A., Olea, P. P., Mateo-Tomás, P., Purroy, F. J. (2010). The role of fallow in habitat use by the lesser kestrel during the post-fledging period: inferring potential conservation implications from the abolition of obligatory set-aside. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 503–511.

de Frutos, A., Olea, P. P. (2008). Importance of the premigratory areas for the conservation of lesser kestrel: space use and habitat selection during the post-fledging period. *Animal Conservation*, 11: 224-233.

de Frutos, A., Olea, P. P. (2009). Importancia de las áreas premigratorias para la conservación del Cernícalo Primilla: uso del espacio y selección de hábitat durante el periodo premigratorio. P. 190. En: Pilard, P. (Ed.). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions.

de Frutos, A., Olea, P. P., Vera, R. (2007). Analyzing and modelling spatial distribution of summering lesser kestrel: The role of spatial autocorrelation. *Ecological Modelling*, 200: 33-44.

de Lucas, M., Janss, G. F. E., Whitfield, D. P., Ferrer, M. (2008). Collision fatality of raptors in wind farms does not depend on raptor abundance. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1695-1703.

de Magalhaes, J. P., Costa, J. (2009). A database of vertebrate longevity records and their relation to other life-history traits." *Journal of Evolutionary Biology*, 22:1770-1774.

Dietrich, P. L., González, J. M., López-Jurado, C., Rebasa, M., Catchot, S., Escandell, R., Esteban, J., Espinosa, J., Martínez, O., Palerm, J. C., Prats, J. M., Costa, S., Wijk, S. (2003). Annex II: Estatus de l'avifauna balear. *Anuari Ornitològic de les Balears 2003*, 18: 251-261.

Dietrich, P. L., González, J. M., López-Jurado, C., Rebasa, M., Escandell, R., García, O., Méndez, X., Esteban, J., García, D., Martínez, O., Palerm, J.C., Costa, S., Wijk, S. (2007). Annex II: Estatus de l'avifauna balear. *Anuari Ornitològic de les Balears 2007*, 22: 279-289.

Donázar, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. (1991). A note on the adoption of alien young by lesser kestrels *Falco naumanni*. *Ardea*, 79: 443-444.

Donázar, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. (1992). Functional-analysis of mate-feeding in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Ornis Scandinavica*, 23: 190-194.

- Donázar, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. (1993). Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Journal of Applied Ecology*, 30: 515-522.
- Drooge, v.B., Mateo, R., Vives, I., Cardiel, I., Guitart, R. (2008). Organochlorine residue levels in livers of birds of prey from Spain: Inter-species comparison in relation with diet and migratory patterns. *Environmental Pollution*, 153: 84-91.
- Escandell, V. (2008). Programa SACRE: Seguimiento de Aves Comunes Reproductoras en España en el año 2006. Pp. 4-9. En: Del Moral, J. C., Escandell, V., Bermejo, A., Molina, B., Palomino, D. (Eds.). *Programas de seguimiento de SEO/BirdLife en 2006*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Esparvel (2002). *Actas del V Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Toledo.
- Estrada, J., Folch, A., Mañosa, S., Bonfil, J., González-Prat, F., Orta, J. (1997). Aves de las áreas estépicas catalanas: distribución y abundancias. Pp. 55-70. En: Manrique, J. et al. (Eds.). *Actas de las XII Jornadas Ornitológicas Españolas*. Instituto de Estudios Almerienses.
- Estrada, J., Mañosa, S., Bota, G., Moncasí, F. (2004). Present i futur de l'avifauna dels secans de caire estèpic de la plana de Lleida. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 71: 155-168.
- Fernández, J., García, J., González, B., González-Vélez, M., Martínez, F. J., Mendoza, G., Robles, J. J. (1991). Situación del Cernícalo Primilla en la provincia de León. En: *II Jornadas Nacionales sobre el Cernícalo Primilla*. Almendralejo y Zafra.
- Forero, M. G., Tella, J. L., Donázar, J. A., Hiraldo, F. (1996). Can interspecific competition and nest site availability explain the decrease of lesser kestrel *Falco naumanni* populations? *Biological Conservation*, 78: 289-293.
- Franco, A. (1980). Biología de caza en *Falco Naumanni*. *Doñana Acta Vertebrata*, 7: 213-227.
- Franco, A., Andrada, J. (1977). Alimentación y selección de presa en *Falco naumanni*. *Ardeola*, 23: 137-187.
- Franco, A. M. A., Marques, J. T., Sutherland, W. J. (2005). Is nest-site availability limiting Lesser Kestrel populations? A multiple scale approach. *Ibis*, 147: 657-666.
- Franco, A. M. A., Sutherland, W. J. (2004). Modelling the foraging habitat selection of lesser kestrels: conservation implications of European Agricultural Policies. *Biological Conservation*, 120: 63-74.
- Garcés, F. J., Carroto, M. (2001). Biología y Conservación del cernícalo primilla. En: *Actas del IV Congreso Nacional del Cernícalo Primilla*. Consejería de Medio Ambiente, Comunidad de Madrid. Madrid.
- García, A., Corroto, M., Álvarez, E., Garcés, F., Jiménez, P., Fernández, J. (2002). Cría en cautividad del cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en el Centro de Recuperación de GREFA. Pp. 54-59. En: Esparvel (Ed.). *Actas del V Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Toledo.
- García, J. (2000). Dispersión premigratoria del cernícalo primilla *Falco naumanni* en España. *Ardeola*, 47: 197-202.
- García, J. T., Morales, M. B., Martínez, J., Iglesias, L., De la Morena, E. G., Suarez, F., Viñuela, J. (2006). Foraging activity and use of space by lesser kestrel *Falco naumanni* in relation to agrarian management in central Spain. *Bird Conservation International*, 16: 83-95.
- Garzón, J. (1968). Las rapaces y otras aves de la Sierra de Gata. *Ardeola*, 14: 97-130.
- Garzón, J. (1974). Contribución al estudio del status, alimentación y protección de las Falconiformes en España central. *Ardeola*, 19: 279-329.

Garzón, J. (1977). Birds of prey in Spain, the present situation. Pp. 159-170. En: Chancellor, R. D. (Ed.). *Proceeding of the World Conference on Birds of Prey, Vienna 1975*. International Council for Bird Preservation, Cambridge.

Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M., Bezzel, E. (1971). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 4. Falconiformes. Aula Verlag, Wiesbaden.

González, J. L., Merino, M. (1990). *El cernícalo primilla (Falco naumanni) en la Península Ibérica. Situación, problemática y aspectos biológicos*. Icona, Madrid.

González, J. M. Morenilla, J. D. D. (2000). Evolución de una población de Cernícalo Primilla *Falco naumanni* Fleischer, 1818 (Falconiformes, Falconidae) en la provincia de Granada (Andalucía, España) durante el periodo 1991-1999. *Zoología Baetica*, 11: 27-33.

Guerrero, M., Mendoza, P., Martín, M., Antolín, J. (2009). Resultados 2008 del Centro de Cría de DEMA. *Primilla info*, 8: 8-10.

Gutiérrez, C. (2003). Reintroducción del cernícalo primilla en la Rioja. *Páginas de Información Ambiental*, 15: 23-26.

Guzmán, J. (2002). Censo y protección de la población de Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*) en Valdepeñas 2001. Pp. 87-92. En: Torralvo, C. (Ed.). *Anuario Ornitológico de Ciudad Real 1995-2001*. SEO/BirdLife-Ciudad Real. Ciudad Real.

Hernández, J. (2010). El cernícalo primilla, el vigilante estepario. *Murcia en Clave Ambiental*, 23: 42-45.

Hirald, F., Donazar, J.A., Negro, J. J. (1994). Effects of tail-mounted radio-tags on adult lesser kestrels. *Journal of Field Ornithology*, 65: 466-471.

Hirald, F., Negro, J. J., Donazar, J. A. (1991). Aborted polygyny in the lesser kestrel *Falco naumanni* (Aves, Falconidae). *Ethology*, 89: 253-257.

Hirald, F., Negro, J. J., Donazar, J. A., Gaona, P. (1996). A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1085-1093.

Illera, J. C., Emerson, B. C., Richardson, D. S. (2008). Genetic characterization, distribution and prevalence of avian pox and avian malaria in the Berthelot's pipit (*Anthus berthelotii*) in Macaronesia. *Parasitology Research*, 103: 1435-1443.

Jovani, R., Serrano, D., Ursúa, E., Tella, J. L. (2008). Truncated power laws reveal a link between low-level behavioral processes and grouping patterns in a colonial bird. *PLoS One*, 3 (4): e1992.

Krone, O., Waldenstrom, J., Valkiunas, G., Lessow, O., Muller, K., Iezhova, T. A., Fickel, J., Bensch, S. (2008). Haemosporidian blood parasites in European birds of prey and owls. *Journal of Parasitology*, 94: 709-715.

Lenz, T. L., Jacob, A., Wedekind, C. (2007). Manipulating sex ratio to increase population growth: the example of the lesser kestrel. *Animal Conservation*, 10: 236-244.

Lepage, D. (2009). AviBase: the world bird database. BirdLife International. <http://avibase.bsc-eoc.org/species.jsp?lang=ES>

Lierz, M., Obon, E., Schink, B., Carbonell, F., Hafez, H. M. (2008). The role of Mycoplasmas in a conservation project of the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Avian Diseases*, 52: 641-645.

Llomas, O., Lucio, A., Purroy, F. J. (1987). Comunidades de Falconiformes en la llanura cerealista del SE de la provincia de León. Pp. 339-348. En: *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*. Junta de Castilla y León, León.

Lopo, L., Gutiérrez, C. (1998). El plan de reintroducción del cernícalo primilla en La Rioja. *Quercus*, 151: 33-36.

- Lorenzo, J. M., Rodríguez, E. L., González, M. (2009). Seguimiento de la población de Cernícalo Primilla *Falco naumanni* en Valladolid. Pp. 64-68. En: Pilard, P. (Ed.). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions.
- Mañosa, S., Bota, G. (2006). Els ocells dels ecosistemes esteparis a Catalunya. *Atzavara*, 14: 35-54.
- Martí, R., Barrios, L. (1995). *Effects of wind turbine power plants on the avifauna in the Campo de Gibraltar Region – Summary of final report*. Agencia de Medio Ambiente, Junta de Andalucía – SEO/BirdLife.
- Martín, M. P. (2002). Mallophaga, Amblycera. En: *Fauna Ibérica*, vol. 20. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid.
- Martín, M., Guerrero, M., Mendoza, P., Antolín, J. (2007). Experiencia con cámara web para la determinación del régimen alimenticio en la zepa "Iglesia de la Purificación" de Almendralejo extremadura. *Primilla info*, 6: 11-13.
- Martín, M., Guerrero, M., Mendoza, P., Antolín, J. (2009). Resultados 2009 del centro de cría de DEMA. *Primilla info*, 10: 12-13.
- Martínez, C., Fernández, L., Refoyo, P. (2001). El Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*) en Castilla-La Mancha. En: Garcés F., Corroto, M. (Eds.). *Biología y Conservación del Cernícalo Primilla*. Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- Martínez, J. E., Calvo, J. F. (2006). *Rapaces diurnas y nocturnas de la Región de Murcia*. Serie Técnica 1/06. Dirección General del Medio Natural. Consejería de Industria y Medio Ambiente de Murcia.
- Martos, M. J. (2009). Evolución de la población de Cernícalo Primilla *Falco naumanni* en Andalucía y medidas de gestión desarrolladas. P. 188. En: Pilard, P. (Ed.). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions.
- Melero, M., Sánchez-vizcaíno, J. M., Casado, S. (2009). Aplicación de la termografía en la valoración de la fertilidad en huevos de Cernícalo Primilla. *Revista Complutense de Ciencias Veterinarias*, 3: 60-68.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino (2003). *Falco Naumanni*. VER/138. Catalogo nacional de especies amenazadas. Fecha de acceso: 06/10/2010. www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/especies_amenazadas/catalogo_especies/
- Møller, A. P. (2006). Sociality, age at first reproduction and senescence: comparative analyses of birds. *Journal of Evolutionary Ecology*, 19: 682-689.
- Muñoz, A. R., de las Heras, M. (2009). Situación actual y evolución reciente del Cernícalo Primilla en la provincia de Málaga (sur de España). P. 188. En: Pilard, P. (Ed.). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions.
- Muñoz, E., Pomarol, M., Castella, J., Gutiérrez, J. F., Galmes, M. (1993). *Ornithophila gestroi* (Rondani, 1878) (Diptera: Hippoboscidae) on *Falco tinnunculus* and *Falco naumanni* in Monegros (Aragon, Spain). *Research and Reviews in Parasitology*, 53 (1-2): 71-72.
- Negro, J. J. (1991). Problemas de identificación. El Cernícalo Vulgar y el Primilla. *La Garcilla*, 82: 5-7.
- Negro, J. J., Bustamante, J., Melguizo, C., Ruiz, J. L., Grande, J. M. (2000). Nocturnal activity of lesser kestrels under artificial lighting conditions in Seville, Spain. *Journal of Raptor Research*, 34: 327-329.
- Negro, J. J., de la Riva, M. J., Bustamante, J. (1991). Patterns of winter distribution and abundance of lesser kestrels in Spain. *Journal of Raptor Research*, 25: 30–35.

- Negro, J. J., Donázar, J. A., Hiraldo, F. (1992a). Copulatory-behavior in a colony of lesser kestrels - Sperm competition and mixed reproductive strategies. *Animal Behaviour*, 43: 921-930.
- Negro, J. J., Donázar, J. A., Hiraldo, F. (1992b). Kleptoparasitism and cannibalism in a colony of lesser kestrels (*Falco naumanni*). *Journal of Raptor Research*, 26: 225-228.
- Negro, J. J., Donázar, J. A., Hiraldo, F. (1993). Home range of lesser kestrels (*Falco naumanni*) during the breeding season. Pp. 144-150. En: Nicholls, M. K., Clarke, R. (Eds.). *Biology and conservation of small falcons: proceedings of The 1991 Hawk and Owl Trust Conference*. Hawk and Owl Trust; London
- Negro, J. J., Donázar, J. A., Hiraldo, F., Hernandez, L. M., Fernandez, M. A. (1993). Organochlorine and heavy-metal contamination in nonviable eggs and its relation to breeding success in a Spanish population of lesser kestrels (*Falco naumanni*). *Environmental Pollution*, 82: 201-205.
- Negro, J. J., Hiraldo, F. (1992). Sex-ratios in broods of the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Ibis*, 134: 190-191.
- Negro, J. J., Hiraldo, F. (1993). Nest-site selection and breeding success in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study*, 40: 115-119.
- Negro, J. J., Hiraldo, F., Donázar, J. A. (1997). Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology*, 66: 640-648.
- Negro, J. J., Villarroel, M., Tella, J. L., Kuhnlein, U., Hiraldo, F., Donázar, J. A., Bird, D. M. (1996). DNA fingerprinting reveals a low incidence of extra-pair fertilizations in the lesser kestrel. *Animal Behaviour*, 51: 935-943.
- Nesje, M., Roed, K. H., Lifjeld, J. T., Lindberg, P., Steen, O. F. (2000). Genetic relationships in the peregrine falcon (*Falco peregrinus*) analysed by microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology*, 9: 53-60.
- Newton, I., Olsen, P. (1990). *Birds of Prey*. Facts on File, Inc., New York.
- Noval, A. (1967). Estudio de la Avifauna de Guipúzcoa. *Munibe*, 1: 5-78.
- Olea, P. P. (2001a). Postfledging dispersal in the endangered lesser kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study*, 48: 110-115.
- Olea, P. P. (2001b). Sobre la dispersión premigratoria del cernícalo primilla *Falco naumanni* en España. *Ardeola*, 48: 237-241.
- Olea, P. P., Vera, R., de Frutos, A., Robles, H. (2004). Premigratory communal roosts of the lesser kestrel in the boreal summer. *Journal of Raptor Research*, 38: 278-282.
- Onrubia, A., (2009). Situación del Cernícalo Primilla en Navarra. P. 187. En: Pilard, P. (Ed.). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions.
- Ortego, J., Aparicio, J. M., Calabuig, G., Cordero, P. J. (2007a). Increase of heterozygosity in a growing population of lesser kestrels. *Biology Letters*, 3: 585-588.
- Ortego, J., Aparicio, J. M., Calabuig, G., Cordero, P. J. (2007b). Risk of ectoparasitism and genetic diversity in a wild lesser kestrel population. *Molecular Ecology*, 16: 3712-3720.
- Ortego, J., Aparicio, J. M., Cordero, P. J., Calabuig, G. (2008a). Characteristics of loci and individuals are associated with germline microsatellite mutation rates in lesser kestrels (*Falco naumanni*). *Mutation Research-Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 648: 82-86.
- Ortego, J., Aparicio, J. M., Cordero, P. J., Calabuig, G. (2008b). Individual genetic diversity correlates with the size and spatial isolation of natal colonies in a bird metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275: 2039-2047.

- Ortego, J., Aparicio, J.M., Muñoz, A., Bonal, R. (2007c). Malathion applied at standard rates reduces fledgling condition and adult male survival in a wild lesser kestrel population. *Animal Conservation*, 10: 312-319.
- Ortego, J., Calabuig, G., Aparicio, J., Cordero, P. J. (2008c). Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Molecular Ecology*, 17: 2051-2059.
- Ortego, J., Calabuig, G., Bonal, R., Munoz, A., Aparicio, J. M., Cordero, P. J. (2009a). Temporal variation of heterozygosity-based assortative mating and related benefits in a lesser kestrel population. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2488-2495.
- Ortego, J., Calabuig, G., Cordero, P. J., Aparicio, J. M. (2007d). Egg production and individual genetic diversity in lesser kestrels. *Molecular Ecology*, 16: 2383-2392.
- Ortego, J., Calabuig, G., Cordero, P. J., Aparicio, J. M. (2007e). Genetic characterization of avian malaria (Protozoa) in the endangered lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Parasitology Research*, 101: 1153-1156.
- Ortego, J., Cordero, P. J., Aparicio, J. M., Calabuig, G. (2007f). No relationship between individual genetic diversity and prevalence of avian malaria in a migratory kestrel. *Molecular Ecology*, 16: 4858-4866.
- Ortego, J., Cordero, P. J., Aparicio, J. M., Calabuig, G. (2008d). Consequences of chronic infections with three different avian malaria lineages on reproductive performance of lesser kestrels (*Falco naumanni*). *Journal of Ornithology*, 149: 337-343.
- Ortego, J., Cordero, P. J., Aparicio, J. M., Calabuig, G. (2010). Parental genetic characteristics and hatching success in a recovering population of Lesser Kestrels. *Journal of Ornithology*, 151: 155-162.
- Ortego, J., Gonzalez, E. G., Sanchez-Barbudo, I., Aparicio, J. M., Cordero, P. J. (2007g). New highly polymorphic loci and cross-amplified microsatellites for the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Ardeola*, 54: 101-108.
- Ortego, J., Zaperó, L., Calabuig, G., Cordero, P. J., Aparicio, J. M. (2009b). Physiological response to stress in fledgling lesser kestrels *Falco naumanni*: the role of physical condition, sex and individual genetic diversity. *Ibis*, 151: 559-567.
- Padilla, J. A., Parejo, J. C., Salazar, J., Martínez-Trancon, M., Rabasco, A., Sansinforiano, E., Quesada, A. (2009). Isolation and characterization of polymorphic microsatellite markers in lesser kestrel (*Falco naumanni*) and cross-amplification in common kestrel (*Falco tinnunculus*). *Conservation Genetics*, 10: 1357-1360.
- Penades, G. C. (2007). Female lesser kestrel (*Falco naumanni*) also accepts extra-pair copulation. *Journal of Ornithology*, 148: 563-564.
- Pilard, P. (Ed.) (2009). *Actas del VII Congreso Internacional sobre el Cernícalo Primilla*. LPO Service Editions, Francia.
- Polo, M. (2009). Reintroducción del Cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en la provincia de Valencia. *El Serenet*, 7: 1-16.
- Pomarol, M. (1991). Cria en cautividad y reintroducción del Cernícalo Primilla en Cataluña. Pp. 101-117. En: González, J. L., Merino, M. (Eds.). *El Cernícalo Primilla (Falco naumanni) en la Península Ibérica: situación, problemática y aspectos biológicos*. Serie Técnica. ICONA, Madrid.
- Pomarol, M. (1996). Artificial nest structure design and management implications for the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Journal of Raptor Research*, 30: 169-172.
- Pomarol, M. (1997). Actuaciones de conservación del Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*) en Cataluña. *Resúmenes del III Congreso Nacional del Cernícalo primilla*. Málaga.

- Pomarol, M., Bonfil, J. (1996). Área de campeo y uso del hábitat del cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en una de las colonias reintroducidas en Catalunya (NE de España). Pp. 465-470. En: Muntaner, J., Mayol, J. (Eds.). *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas*. Monografía nº 4 SEO/Birdlife.
- Pomarol, M., Salvador, R., Carbonell, F., Bonfil, J. (2002). Viabilidad de las poblaciones de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) reintroducidas en Catalunya. Pp. 43-53. En: Esparvel (Ed.). *Actas del V Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Toledo.
- Prieta, J., Valiente, J. (2004). Segundo inventario de colonias y censo de la población de Cernícalo Primilla en Extremadura año 2002. Pp. 179-180. En: Alcántara, M. (Ed.). *Actas del VI Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. Zaragoza.
- Robledano, F., Calvo, J. F., Hernández, V. (2006). *Libro Rojo de los vertebrados de la Región de Murcia*. Consejería de Industria y Medio Ambiente de la Región de Murcia.
- Rocha, P. A. (1998). Dieta e comportamiento alimentar do Peneireiro-de-dorso-liso *Falco naumanni*. *Airo*, 9: 40-47.
- Rodríguez, A., Negro, J. J., Bustamante, J., Fox, J. W., Afanasyev, V. (2009a). Geolocators map the wintering grounds of threatened lesser kestrels in Africa. *Diversity and Distributions*, 15: 1010-1016.
- Rodríguez, A., Negro, J. J., Fox, J. W., Afanasyev, V. (2009b). Effects of geolocator attachments on breeding parameters of lesser kestrels. *Journal of Field Ornithology*, 80: 399-407.
- Rodríguez, C. (2004). *Factores ambientales relacionados con el éxito reproductivo del cernícalo primilla. Cambio climático e intensificación agraria*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Rodríguez, C., Bustamante, J. (2003). The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology*, 72: 793-810.
- Rodríguez, C., Bustamante, J. (2008). Patterns of Orthoptera abundance and lesser kestrel conservation in arable landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 17: 1753-1764.
- Rodríguez, C., Bustamante, J., Martínez-Cruz, B., Negro, J. J. (2005). Evaluation of methods for gender determination of lesser kestrel nestlings. *Journal of Raptor Research*, 39: 127-133.
- Rodríguez, C., Johst, K., Bustamante, J. (2006). How do crop types influence breeding success in lesser kestrels through prey quality and availability? A modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 43: 587-597.
- Rodríguez, C., Johst, K., Bustamante, J. (2008). Parental versus offspring control on food division within the brood: the role of hatching asynchrony. *Oikos*, 117: 719-728.
- Rodríguez, C., Tapia, L., Kieny, F., Bustamante, J. (2010). Temporal changes in lesser kestrel (*Falco naumanni*) diet during the breeding season in southern Spain. *Journal of Raptor Research*, 44: 120-128.
- Rodríguez, E., Hernández, J. (1986). Censo y características de las colonias de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en la capital de Córdoba. *Oxyura*, 3: 81-86.
- Rodríguez, M., Palacios, J. (2004). El Cernícalo Primilla en Castilla y León. El proyecto de conservación del hábitat del Cernícalo Primilla en la ZEPA de "Las Lagunas de Villafila". Pp. 81-85. En: Alcántara, M. (Ed.). *Actas del VI Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. Zaragoza.
- Sanabria, J. (2008). A male flying. En: The Internet Bird Collection. Lynx edicions, Bellaterra, Barcelona. <http://ibc.lynxeds.com/video/lesser-kestrel-falco-naumanni/male-flying>

Sánchez-Zapata, J. A., Sánchez, M. A., Calvo, J. F., Esteve, M. A. (1995). *Ecología de las aves de presa de la Región de Murcia*. Servicio de Publicaciones, Universidad de Murcia.

Sanz-Zuasti, J., García-Fernández, J. (2001). Censo de la población reproductora de Cernícalo Primilla (*Falco naumanni*) en Castilla y León en el año 1999. En: Garcés F., Corroto, M. (Eds.). *Biología y Conservación del Cernícalo Primilla*. Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid. Madrid.

SEO/BirdLife. (2009). Cernícalo primilla (*Falco naumanni*). En: La Enciclopedia de las Aves de España. Fundación BBVA y SEO/Birdlife. Madrid.
<http://www.encyclopediadelasaves.es/originales/datasheetsolo.asp?IdFicha=162>

Serrano, D., Carrete, M., Tella, J. L. (2008). Describing dispersal under habitat constraints: A randomization approach in lesser kestrels. *Basic and Applied Ecology*, 9: 771-778.

Serrano, D., Forero, M. G., Donazar, J. A., Tella, J. L. (2004). Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology*, 85: 3438-3447.

Serrano, D., Oro, D., Esperanza, U., Tella, J. L. (2005a). Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *American Naturalist*, 166: E22-E31.

Serrano, D., Tella, J. L. (2003). Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology*, 72: 400-410.

Serrano, D., Tella, J. L. (2007). The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *American Naturalist*, 169: E53-E67.

Serrano, D., Tella, J. L., Donazar, J. A., Pomarol, M. (2003). Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology*, 84: 3044-3054.

Serrano, D., Tella, J. L., Forero, M. G., Donazar, J. A. (2001). Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology*, 70: 568-578.

Serrano, D., Tella, J. L., Ursúa, E. (2005b). Proximate causes and fitness consequences of hatching failure in lesser kestrels *Falco naumanni*. *Journal of Avian Biology*, 36: 242-250.

Silva, M. M., Formosinho, P., Melo, P., Santos, A., Filipe, A. R. (2001). Ixodídeos (Acari: Ixodidae) parasitas de aves silváticas em Portugal. *Revista Portuguesa de Ciências Veterinárias*, 96 (540): 197-199.

Soler, M. (1984). *Biometría y biología de la Grajilla*. Tesis doctoral. Universidad de Granada. Granada.

Soler, M. (2006). Grajilla – *Corvus monedula*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Staav, R., Fransson, T. (2008). EURING list of longevity records for European birds <www.euring.org/data_and_codes/longevity.htm>

Tejero, E., Soler, M., Camacho, I., Ávila, J. M. (1982). Contribución al conocimiento del régimen alimenticio del cernícalo primilla (*Falco naumanni* Fleisch., 1758). *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 11: 77-82.

Tella, J. L. (2004). Situación de las poblaciones de Cernícalo Primilla: pasado, presente, y necesidades para el futuro. Pp. 26-34. En: Alcántara, M. (Ed.). *Actas del VI Congreso Nacional sobre el Cernícalo Primilla*. Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. Zaragoza.

Tella, J. L., Donazar, J. A., Hiraldo, F. (1996a). Variable expression of sexually mosaic plumage in female lesser kestrels. *Condor*, 98: 643-644.

- Tella, J. L., Donazar, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. (1996b). Seasonal and interannual variations in the sex-ratio of lesser kestrel *Falco naumanni* broods. *Ibis*, 138: 342-345.
- Tella, J. L., Forero, M. G. (2000). Farmland habitat selection of wintering lesser kestrels in a Spanish pseudosteppe: implications for conservation strategies. *Biodiversity and Conservation*, 9: 433-441.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Donazar, J. A., Hiraldo, F. (1997a) Is the expression of male traits female lesser kestrels related to sexual selection? *Ethology*, 103: 72-81.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Donazar, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. (1997b). Non-adaptive adoptions of nestlings in the colonial lesser kestrel: Proximate causes and fitness consequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 253-260.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Gajón, A., Hiraldo, F., Donazar, J. A. (1996c). Absence of blood-parasitization effects on lesser kestrel fitness. *Auk*, 113: 253-256.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Hiraldo, F., Donazar, J. A. (1998). Conflicts between lesser kestrel conservation and European agricultural policies as identified by habitat use analyses. *Conservation Biology*, 12: 593-604.
- Tella, J. L., Negro, J. J., Villarroel, M., Kuhnlein, U., Hiraldo, F., Donazar, J. A., Bird, D. M. (1996d). DNA fingerprinting reveals polygyny in the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Auk*, 113: 262-265.
- Tella, J. L., Sánchez, I., Hiraldo, F., Donazar, J. A. (1994). Evaluación de nidales artificiales para el Cernícalo Primilla. *Quercus*, 97: 4-6.
- Topinka, J. R., May, B. (2004). Development of polymorphic microsatellite loci in the northern goshawk (*Accipiter gentilis*) and cross-amplification in other raptor species. *Conservation Genetics*, 5: 861-864.
- Ursúa, E., Serrano, D., Tella, J. L. (2002). La fragilidad del cernícalo primilla en Navarra. *Quercus*, 194: 48.
- Ursúa, E., Serrano, D., Tella, J. L. (2005). Does land irrigation actually reduce foraging habitat for breeding lesser kestrels? The role of crop types. *Biological Conservation*, 122: 643-648.
- Vergara, P., Fargallo, J. A., Banda, E., Parejo, D., Lemus, J. A., García-Montijano, M. (2008). Low frequency of anti-acetylcholinesterase pesticide poisoning in lesser and Eurasian kestrels of Spanish grassland and farmland populations. *Biological Conservation*, 141: 499-505.
- Villalba, J., Ortuño, A., López, J. M., Martínez, R. (2000). *Enciclopedia Divulgativa de la Historia Natural de Jumilla-Yecla*. Volumen 2. Aves. Sociedad Mediterránea de Historia Natural. Jumilla, Murcia.
- Wink, M., Sauer-Gürth, H., Pepler, D. (2004). Phylogeographic relationships of the lesser kestrel *Falco naumanni* in breeding and wintering quarters inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. Pp. 505-510. En: Chancellor, R.D., Meyburg, B.U. (Eds). *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME, Berlin.