FACTORES QUE INFLUYEN EN EL NÚMERO DE PLUMAS REEMPLAZADAS

A. Estrategia de muda

Aparentemente, el modo de caza de especies como el Cárabo Común no incluye un gran repertorio de vuelos largos de persecución o picados, al modo de águilas y halcones. De manera muy general puede decirse que estas aves, que suelen cazar principalmente desde perchas, pueden no necesitar recambiar todas las primarias (las plumas que propulsan el vuelo) en un mismo año. En cambio, se ha comprobado que aquellos cazadores aéreos que dependen en extremo de la eficiencia de sus plumas (como el Gavilán Común *Accipiter nisus* o el Halcón Peregrino *Falco peregrinus*) suelen reemplazar todas o casi todas las primarias y secundarias cada año[17,42]. Quizá así se pueda explicar que para otro cazador de vuelo, y además migrador, como el Búho Campestre, es muy frecuente encontrar individuos que reemplazan todas las rémiges anualmente. Búho Chico, Mochuelo Europeo y Autillo Europeo también suelen mudar las plumas en una sola temporada. Desde un punto de vista evolutivo, el hecho de que se muden todas o casi todas las rémiges cada año sugiere que debe haber una cierta ventaja en disponer de todas las plumas renovadas anualmente.

En general, las rapaces nocturnas que se tratan en este manual realizan mudas "de verano" (postnupciales). El lector, probablemente acostumbrado a este tipo de muda en muchas especies de paseriformes, puede hallar similitudes entre la estrategia del Mochuelo Europeo y la que sigue, por ejemplo, el Carbonero Común *Parus major*[30,64]. Los jóvenes de ambas especies realizan una muda parcial en verano, mientras que los adultos llevan a cabo mudas completas cada año. Un aspecto fundamental a tener en cuenta reside en el hecho de que las mudas "de verano" de los adultos pueden prolongarse mucho en el tiempo (desde el inicio de la primavera hasta el otoño) y, dependiendo de las circunstancias (véase el siguiente apartado) y de la especie, no tienen porqué ser completas. De hecho, algunas de las especies tratadas en este manual tardan varios años en reemplazar todas sus rémiges.

B. Reproducción y disponibilidad de alimento

La relación entre la reproducción, la abundancia de alimento y el proceso de muda está escasamente documentada[11,24,27,28,46,51,58,66]. La muda de las primarias no parece tener influencia en la de las secundarias, puesto que no hay correlación entre la cantidad de primarias y secundarias reemplazadas[46]. No se conoce relación entre la cantidad de plumas mudadas en las alas y en la cola, ni tampoco entre la muda de las de la cola y el éxito reproductor.

Los cárabos comunes que no tienen éxito en la reproducción mudan más primarias y secundarias, mientras que aquellos que sacan adelante las polladas

Las Estrigiformes tienen grandes superficies alares con relación a su peso.

Strigiformes have large wing surfaces in relation to their weights.

© Jose Martínez

Cárabo Común juvenil en muda parcial.

Juvenile Tawny Owl in partial moult.

© Íñigo Zuberogoitia / E. M. ICARUS

más grandes tienden a reemplazar un menor número de plumas[46]. En los machos, parece haber una correlación negativa entre el número de pollos y el número de plumas mudadas: cuantos más pollos sacan adelante, menos primarias mudan[46]. En las hembras no parece haber relación entre el número de plumas reemplazadas y el tamaño de la pollada, probablemente porque al ser alimentadas por los machos, tienen un menor gasto energético[46].

Según el patrón de muda del Cárabo Común en el norte de Europa, la muda de rémiges y rectrices en individuos reproductores no suele comenzar hasta que los pollos vuelan, mientras que los no reproductores comienzan a mudar un poco antes[45]. En cualquier caso, la muda se prolonga desde abril a octubre[45]. De manera general, en el centro y norte de Europa la dieta de los cárabos se basa principalmente en topillos *Microtus* spp. y aves[40]. En años en los que el alimento escasea, los cárabos mudan más plumas, primarias y secundarias, que en los años en los que las presas abundan, cuando invierten principalmente en la reproducción[46]. En Bizkaia, ninguna de las doce hembras capturadas mientras incubaban los huevos había comenzado a reemplazar las plumas. Treinta y cinco ejemplares examinados entre septiembre y marzo, de los que no se conocía el estatus reproductor, tampoco presentaban signos de muda.

El Búho Chico parece seguir una táctica diferente a la del Cárabo Común. En el noroeste de los Estados Unidos, la proporción de aves adultas con muda parcial de las rémiges varía de una manera cíclica entre el 15% y el 93%, con un periodo de 4-5 años[39]. Esta gran oscilación parece relacionada con ciclos en la abundancia de topillos, que constituyen su principal alimento. La proporción de búhos chicos con muda completa parece aumentar en años de alta abundancia de comida, y disminuye cuando el alimento escasea[39].

También se conoce el efecto de la disponibilidad de alimento sobre la muda de la Lechuza Común. En los años en los que abundan los topillos, hay un elevado porcentaje de hembras que inician su muda a la vez que la incubación[66]. De este modo, no existe un conflicto entre la energía necesaria para mudar y la requerida para el vuelo y la caza, puesto que la hembra está incubando[66]. En los machos, el gasto energético de la muda podría ser incompatible con el requerido para proveer de alimento a su pareja y a sus pollos, por lo que suelen posponer la muda hasta que éstos están casi emplumados[66]. En regiones tropicales, el patrón de muda es completamente distinto, puesto que la Lechuza Común muda todas las rémiges cada año[34].

Se desprende de estos resultados que, en regiones donde las poblaciones de presas sufren grandes fluctuaciones, la Lechuza Común sigue la táctica de favorecer la inversión energética en la reproducción, ajustando a ésta parte de la energía destinada al proceso de muda[66].

A juzgar por los pocos estudios disponibles, no parece haber relación alguna entre el éxito reproductor y la abundancia de alimento con la muda de las plumas

Nido de
Cárabo Común.

Tawny Owl nest.

© Íñigo Zuberogoitia / E. M. ICARUS

La extensión de
la muda del Búho Chico
se relaciona con la
abundancia de alimento.

Extent of moult in the Northern Long-eared Owl is related to food abundance.

© Íñigo Zuberogoitia / E. M. ICARUS

Aspecto de un prado
durante una explosión
demográfica de topillos.

An open field during a demographic explosion of voles.

© Alfonso de la Osa / BRINZAL

de la cola. Para el Cárabo Común se ha sugerido que el reemplazo de la cola es un proceso predeterminado, que se suele repetir cada dos años[45,46].

Es necesario tener en consideración que mucho de lo que en la actualidad se conoce sobre la ecología de las rapaces nocturnas proviene de estudios realizados en el Reino Unido y en el centro y en el norte de Europa, donde la estacionalidad climática y las variaciones en la disponibilidad de presas parecen ser mucho más acusadas que en los países mediterráneos. Los patrones que se desprenden de esos estudios deben ser puestos a prueba bajo otras condiciones ambientales para comprobar si tienen carácter general o no. Una ilustración de que en ambientes mediterráneos no siempre caben las generalizaciones propuestas a partir de resultados encontrados en latitudes más norteñas la encontramos, por ejemplo, en la biología reproductora de la Lechuza Común. Mientras que al norte de los Pirineos la frecuencia de segundas puestas es escasa[8,10,66,72], en ciertas áreas de la provincia de Valencia, donde la provisión de alimento es relativamente constante a lo largo del año, la Lechuza Común es capaz de realizar hasta tres puestas por año, e incluso el tamaño modal de puesta ha coincidido con el tamaño más productivo[38]. Si, como para varias Estrigiformes, la disponibilidad de alimento repercute en el proceso de muda a través del éxito reproductor, cabe esperar que en la península Ibérica, tanto las secuencias de muda como los periodos en los que ésta ocurre para cada especie o grupo de especies puedan ser ligeramente distintos a los del resto de Europa. Además, dentro de la península Ibérica cabe esperar diferencias derivadas de las distintas regiones biogeográficas.

EL DESGASTE DE LAS PLUMAS

Por los efectos del sol, el viento o la lluvia, así como por actividades como la incubación o la caza, las plumas sufren un considerable desgaste tanto en su forma como en su color[7,22]. En general, las plumas juveniles son más susceptibles al desgaste que las adultas, pues son de constitución ligeramente más débil[30]. Las plumas nuevas (juveniles o adultas), aún no sometidas a la meteorología y al uso, son de colores vivos (dentro de la gama de colores de cada especie), mientras que, con el paso del tiempo, pierden el lustre y se desflecan. En casos extremos, una pluma muy desgastada da la impresión de haber sido desteñida con lejía, y su forma suele ser un tanto irregular[11,17].

En la tarea de asignación de clases de edad a las capturas juega un papel relevante la observación de las diferencias de forma y color de las plumas, y ello por diferentes motivos. Por un lado, muchas Estrigiformes presentan diferencias apreciables de diseño y color entre plumas adultas y juveniles (por ejemplo, el extremo distal es, en la mayoría de los casos, más redondeado en las primeras que en las segundas[7]). Por otra parte, tal como desarrollaremos más adelante, si

Diferencias de patrón y desgaste en las primarias de un Búho Real. Las plumas más claras son juveniles.

Pattern and wear differences in Eurasian Eagle Owl primaries. The lighter feathers are juvenile.

© Raúl Alonso / BRINZAL

Forma adecuada de sujetar a un búho durante el examen de la muda.

An standardised way of handling an owl for examining the moult.

© Jose Martínez

El Búho Real es una de las Estrigiformes ibéricas más dimórficas.

The Eurasian Eagle Owl is one of the more dimorphic iberian strigiformes.

© Íñigo Zuberogoitia / E. M. ICARUS

el ornitólogo es capaz de distinguir, por su diferente grado de desgaste, que unas plumas son más viejas (retenidas de años anteriores) que otras, podrá reconocer en el ala la presencia de varias generaciones de plumas adultas. No obstante, estas diferencias que anotamos no siempre son fáciles de apreciar. En ocasiones, el desgaste que sufren las plumas con la edad y por el uso, puede dificultar la discriminación de su edad, haciéndose necesario realizar comparaciones entre varias plumas para determinarla y evitar que lleguemos a conclusiones erróneas. Hay que tener en cuenta, además, que este desgaste no es homogéneo sino que depende de la posición de la pluma. Así, las secundarias más proximales y las internas se decoloran más por la acción del sol, siendo el desgaste por abrasión mayor en las primarias más distales o en las rectrices[22,23,61,64]. Hemos de tener en cuenta, además, que el desgaste puede mitigar las diferencias entre plumas juveniles y adultas. Por ejemplo, las rectrices juveniles de los cárabos o los búhos chicos poseen una fina banda subterminal de color claro que no aparece en las plumas adultas. Debido al desgaste del extremo de la pluma, dicha banda puede desaparecer, asemejándose entonces a una pluma adulta.

DETERMINACIÓN DEL SEXO

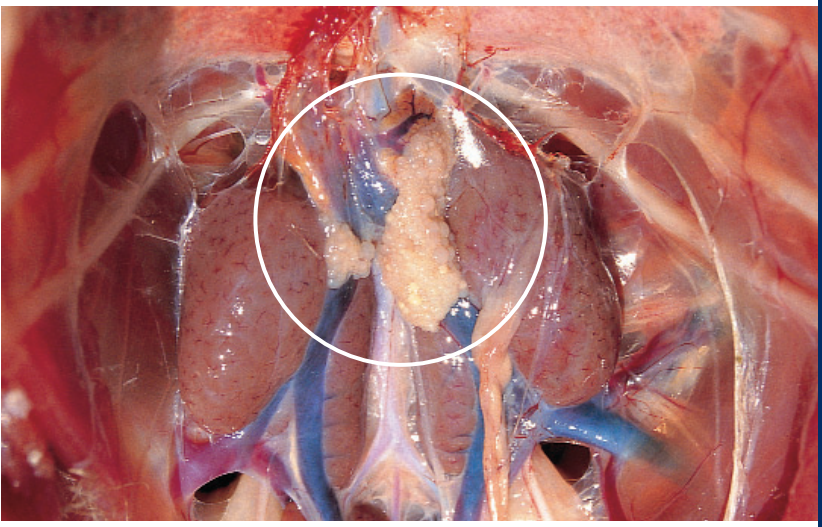
DIMORFISMO SEXUAL INVERSO

Las hembras de las rapaces, contrariamente a la norma general en las aves, suelen ser más grandes y pesadas que los machos[2,3,35,36,37], de ahí el calificativo de "inverso". Debido a las variaciones de tamaño que se dan con la latitud, las diferencias entre sexos deben ser descritas para cada región, y utilizadas en ámbitos geográficos restringidos. Cabe adelantar que la biometría no parece ser una herramienta muy útil para distinguir sexos en nuestras poblaciones de estudio, como se verá en capítulos posteriores.

Placa incubatriz
de una hembra de
Cárabo Común.

Brood patch of
a female Tawny Owl.

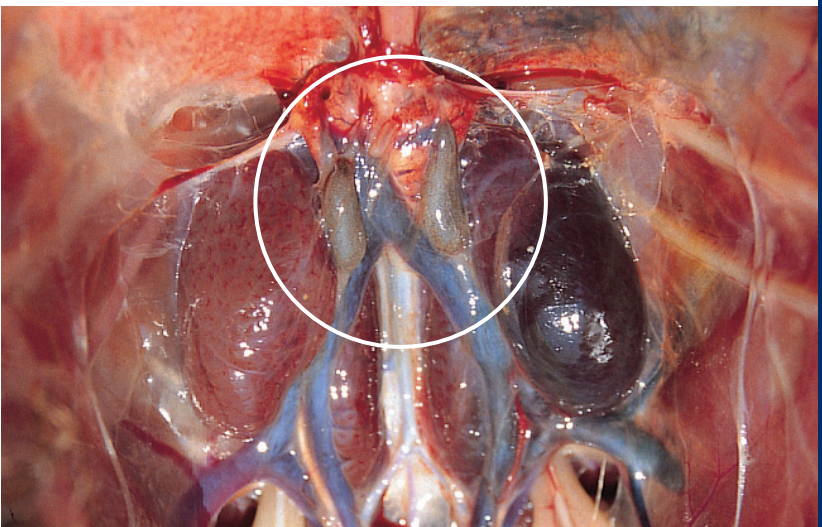
© Íñigo Zuberogoitia / E. M. ICARUS



Ovario de
un Búho Real.

Ovary of
an Eurasian Eagle Owl.

© Pedro María



Testículos de
un Búho Real.

Testicle of
an Eurasian Eagle Owl.

© Pedro María

Para explicar las diferencias de tamaño entre sexos se ha propuesto un gran número de hipótesis. Algunas defienden la participación de la selección sexual, y sugieren que las hembras preferirían emparejarse con machos pequeños, y por tanto ágiles, con gran capacidad de maniobra en los combates aéreos por la defensa del territorio[3,32,67]. Tenemos la imagen de las Estrigiformes como aves pesadas, de vuelo lento y boyante. Podemos asegurar que esa idea se abandona cuando se ha tenido la suerte de contemplar un combate territorial entre dos machos de Lechuza Común. Algunas hipótesis proponen que el dimorfismo sería más acusado en las especies con un comportamiento territorial más agresivo[67]. Otras, por su parte, sugieren que la selección natural no favorecería tanto machos pequeños como hembras grandes, encargadas de defender efectivamente las polladas, capaces de acumular muchas reservas y resistir largos periodos de falta de alimento durante la cría o inclemencias atmosféricas[32,36]. También se ha sostenido que las hembras podrían preferir machos pequeños respecto a ellas para facilitar su dominación durante la cría, o porque estos machos pequeños, por ser más ágiles, serían mejores cazadores y podrían aprovisionar mejor a la hembra mientras ésta cuida de la pollada, o bien que las diferencias de tamaño reducirían el grado de competencia por las presas entre los sexos[35,57,67]. Ninguna de estas hipótesis es completamente excluyente de las demás, de modo que es razonable pensar en el concurso de varios factores para explicar el dimorfismo sexual inverso de las Estrigiformes[67].

MÉTODOS GENERALES PARA LA DETERMINACIÓN DEL SEXO

Que las hembras sean ligeramente mayores que los machos (Tabla 2) no implica que sea siempre posible distinguir los sexos por su tamaño. Muy al contrario, aunque algunas partes del cuerpo presenten diferencias significativas estadísticamente, en la práctica esas diferencias no sirven para discriminar entre sexos.

Más adelante se presentan los datos biométricos de los ejemplares que hemos podido estudiar en Bizkaia y Madrid, señalando cuáles son las variables dimórficas. Al igual que para la determinación de la edad, como veremos, es preciso estudiar todos los caracteres posibles antes de asignar el sexo de un ejemplar.

El índice de dimorfismo sexual de Storer, que permite comparar las variaciones dimórficas entre especies, es el más utilizado en aves rapaces, tanto nocturnas como diurnas. Postula que a mayor índice, mayores diferencias habrá entre hembras y machos. Cuando el índice es negativo el tamaño del macho es mayor que el de la hembra[62].

El índice de Storer se calcula mediante la siguiente ecuación: IS = 100*(tamaño medio de la hembra – tamaño medio del macho)/0,5*(tamaño medio de la hembra + tamaño medio del macho).

Variables *Variables*	*Tyto alba*	*Strix aluco*	*Bubo bubo*	*Athene noctua*	*Otus scops*	*Asio otus*	*Asio flammeus*
Pico *Bill*	-1,79	1,23	–	5,9	–	3,35	–
Boca *Mouth*	0,45	8,25	–	6,7	–	–	–
Uña trasera *Back claw*	4,88	-0,06	15,03	-3,79	–	–	–
Uña delantera *Front claw*	3,23	3,62	15,9	8,23	–	–	–
Garra *Talon*	-0,42	1,36	12,59	0,02	–	–	–
Tarso *Tarsus*	3,53	0,35	6,8	5,34	–	–	–
P8 *P8*	–	–	–	1,8	3,42	0,44	-1,47
Ala cerrada *Wing closed*	-1,54	3,88	7,16	1,11	–	0,86	0,91
Ala abierta *Wing opened*	0,25	0,13	–	5,32	–	–	–
Envergadura *Wingspan*	-0,55	1,94	8,85	1,42	–	–	–
Cola *Tail*	2,68	2,15	10,92	-0,04	–	0,59	-1,93
Long. total *Total length*	-0,47	0,87	6,78	3,82	–	–	–
Antebrazo *Forearm*	–	–	7,42	–	2,37	–	–
Peso *Weight*	11,50	13,26	27,09	17,82	31,16	–	–

Tabla 2. Índices de dimorfismo sexual de Storer para algunas de las Estrigiformes ibéricas.

Storer sexual dimorfism index for some of the Iberian strigiformes.

En la Tabla 2 aparecen los índices obtenidos en las rapaces nocturnas ibéricas. Las variables utilizadas no son siempre las mismas debido a las diferencias existentes en la toma de datos, según los distintos equipos de investigación.

Durante la temporada de cría, la presencia de placa incubatriz suele ser determinante para clasificar un ejemplar como hembra. No obstante, existen excepciones. Hemos comprobado que algunos machos de Lechuza Común incuban los huevos de las segundas puestas cuando la cría de ambas se superpone, desarrollando una pequeña placa incubatriz que puede confundirnos. Si estamos estudiando un ejemplar muerto recientemente, podemos examinar las gónadas. Los testículos aparecen pequeños y ovalados, de color crema, y el ovario, situado en el lado izquierdo del cuerpo, como un pequeño racimo alargado.

Por otra parte, hay especies, como la Lechuza Común, el Búho Chico y el Búho Campestre con diferencias cromáticas entre sexos[7,10,12,40,55,65,66,71].

Al contrario que en paseriformes y anátidas[7,64], no hemos encontrado diferencias entre sexos en la forma de la cloaca.