

~~T pro 21/85~~

T 10/9

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
GRANADA
N.º Documento <u>613381350</u>
N.º Copia <u>1632173x</u>

**BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN Y FUNCIÓN DEL
CANTO EN LA ABUBILLA (*Upupa epops*)**

TESIS DOCTORAL

MANUEL MARTÍN-VIVALDI MARTÍNEZ
GRANADA, 1997

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología

**BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN Y FUNCIÓN DEL
CANTO EN LA ABUBILLA (*Upupa epops*)**

TESIS DOCTORAL

MANUEL MARTÍN-VIVALDI MARTÍNEZ

GRANADA, 1997

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología


UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 20-6-97
ENTRADA NUM. 1966

BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN Y FUNCIÓN DEL
CANTO EN LA ABUBILLA (*Upupa epops*)

Memoria presentada por Manuel Martín-Vivaldi Martínez para optar al
Grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.



El Director



El Doctorando

Fdo. Manuel Soler Cruz

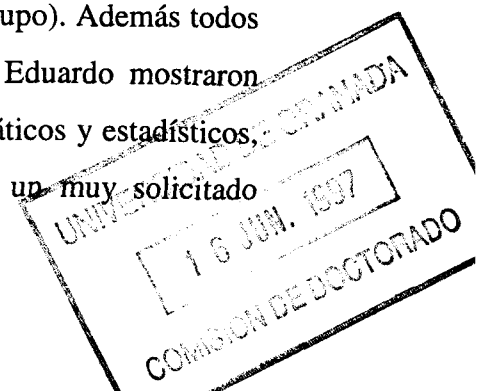
Fdo. Manuel Martín-Vivaldi Martínez

Granada, Junio 1997

AGRADECIMIENTOS

Durante los cinco años que he pasado estudiando las Abubillas (!seis en total hasta preparar la tesis!) han sido muchas las personas que con su ayuda, apoyo (de todo tipo) y amistad, han hecho posible que el trabajo saliera adelante, y sobre todo que a pesar de ello la vida durante este tiempo haya sido agradable y hasta divertida. Sin pretender nombrar a todos (ya sabéis que mi corta memoria no me lo permite, que nadie se considere excluído) me gustaría expresar mi agradecimiento a las siguientes personas y entidades: en primer lugar, y sin que el orden signifique nada, a la Consejería de Educación y Ciencia de la Junta de Andalucía y a la Universidad de Granada que me concedieron una beca de Formación del Personal Investigador y una beca puente que han permitido que me dedique a los pájaros y en cierto modo haya vivido de ellos. También al Dr. Felipe Pascual Torres, Director del Departamento de Biología Animal y Ecología, por permitir mi incorporación al Departamento y el uso de su material e instalaciones. Felipe además fue de una ayuda inestimable para aclarar mis dudas sobre todo tipo de papeleos, trámites burocráticos y especialmente plazos, además siempre con paciencia y una sonrisa amable. Dentro del Departamento tengo que agradecer de forma general a todos los profesores y estudiantes el clima de amistad que generalmente ha reinado durante este tiempo. De forma especial a Alberto Tinaut, Paqui, la Carmela, Nacho, Miguel, Pepe, Manolo y Eduardo porque son verdaderos amigos y con ellos he pasado los mejores ratos en el Departamento, charlando de cosas interesantes, en determinados momentos de relax cervecero, y sobre todo en las pachangas de los miércoles (lo único que ha impedido que haya engordado aún más en este tiempo). También a Jose Antonio, el secretario y Manolo Martín, porque suelen ser capaces de provocar la risa constantemente.

Todos los miembros del grupo de investigación son unos amigos estupendos y han formado mi segunda familia (entre otras cosas porque el Departamento y la cueva han sido nuestra segunda casa compartida) durante todo este tiempo. Con ellos he pasado ratos inolvidables en el campo, los bares de Guadix (y de muchos otros sitios) los congresos y por supuesto de baloncesto (el deporte oficial del grupo). Además todos me han prestado su ayuda cuando me ha hecho falta. Tomás y Eduardo mostraron siempre gran interés, han discutido conmigo varios asuntos informáticos y estadísticos, y sobre todo han soportado con paciencia mi monopolio sobre un muy solicitado



ordenador. Javi Palomino me ayudó mucho en el campo, siempre que no le reclamaron sus "gavirrubias" sevillanas, ha sido "el segundo observador" en los experimentos que fue necesario, ha leído y revisado los manuscritos y la tesis y en definitiva es un segundo autor de esta tesis. Juan Soler ha revisado los manuscritos, ha sido mi principal apoyo estadístico, y ha soportado interminables e incesantes consultas a las que siempre ha respondido con paciencia y amabilidad, a él le debo todo lo que he aprendido de estadística durante este tiempo. Además siempre me proporcionó ánimo cuando las cosas no marchaban muy bien y ha sido un constante espoleador para que siga en esto. Juanga, aparte de ayudarme también con la estadística, revisar los manuscritos y proporcionarme su consejo en asuntos de toda índole, me enseñó todo lo necesario para realizar los análisis de paternidad, fue mi traductor simultáneo y mi anfitrión durante mi corta (pero larga) estancia en Leicester., y además es el alma festiva del grupo (solo le falta saber apreciar la cerveza belga). Además de Juanga, Mari Lola y Paula me cuidaron maravillosamente en Inglaterra haciendo que su compañía sea lo que más recuerde de este viaje.

Miguel Angel Roldán (el Miki) y Verónica Bueno fueron la dos primeras personas que compartieron conmigo el trabajo con las Abubillas, en un estudio preliminar que fue la causa de que siguiera estudiando esta especie, a ellos les debo por tanto el que saliera algo prometedor en un principio, y además son dos buenos amigos y entusiastas de las aves. Miki ha seguido ayudandome el resto de años y con él he pasado numerosos ratos agradables. Antonio Sánchez Cano fue un buen compañero de campo y cueva y también me ayudó en ocasiones capturando Abubillas y revisando nidos (y me dió algún que otro susto nocturno).

Varias personas revisaron los manuscritos que componen la tesis: Juan Moreno, Anders Moller y Rafa Márquez. Rafa y Jaime Bosch además me ayudaron a preparar las cintas experimentales necesarias para el estudio del capítulo seis.

Tengo que agradecer también su apoyo a numerosas personas no relacionadas con la facultad, que siempre han valorado mi trabajo a pesar de que muchas veces pudiera parecer "poco práctico". Entre ellos a Tía Mari y Tía Yeyes, Charo, Paco, Jose Luis y sus padres Jose Luis y Charo, además porque en muchas ocasiones abusé de sus cuidados. Charo además siempre estuvo dispuesta ea revisar el "idioma" de los manuscritos en inglés y la tesis.

También por su apoyo en todo momento y su interés por mi trabajo a mi gran familia (imposible nombrarlos aquí a todos), pero sobre todo por comprender mis ausencias prolongadas y la escasez de mis visitas, especialmente a mis abuelas Marita y Carmen. Mis padres además son los responsables de que mi vida profesional se haya encauzado por la biología, ya que me inculcaron mi admiración por la naturaleza desde muy pequeño, y además siempre han realizado los esfuerzos que estaban en sus manos para facilitarme todo lo que me ha hecho falta, me regalaron mi principal herramienta de trabajo: el superPanda, y también revisaron y comentaron algunas partes de la tesis. Nacho y Elena me animaron siempre. Además Nacho fue el asesor técnico necesario para todos los asuntos de sonido, me ayudó a preparar las cintas del experimento del capítulo siete y me acompañó varias veces al campo. Por si fuera poco se interesa por todo, y su capacidad de admiración anima a cualquiera. Elena me ayudó con traducciones de idiomas extraños y participó conmigo en interesantes debates sobre “la ciencia”.

Un montón de amigos hicieron que la vida tuviera además otras cosas aparte del trabajo, y con ellos he pasado todos mis momentos de relax y diversión fuera de la facultad, especialmente con Chemi, Luis, Eduardo, Tamara, Charo, Kisko, María José, Cristina, El Indio y Laura. Muchos de ellos además me ayudaron alguna vez en el campo. Roberto Travesí me prestó sus magníficas diapositivas siempre que hizo falta.

Quiero mencionar también a los numerosos paisanos de Guadix que me han permitido internarme en sus campos y manipular sus árboles, y con los que he tenido abundantes charlas sobre la naturaleza, las aves y las pestosas Abubillas. También a D. Antonio Navarro, que me permitió trabajar en Corvales y no me presionó demasiado con otros asuntos que teníamos pendientes en referencia a la finca.

Maria del Mar ha sido la persona que más ha soportado debido a esta tesis, ella ha hecho por mí durante este tiempo todo lo que ya he mencionado para el resto de gente, me ha apoyado, animado en malos momentos, ayudado en el campo, me ha cuidado, he pasado con ella todos los momentos agradables y encima ha sido la principal responsable de que la tesis esté escrita (en largas y calurosas noches que ha pasado enganchada al ordenador).

Por último, el principal responsable de que haya hecho esta tesis y de las partes buenas que ésta pueda tener, es mi director Manolo Soler. Manolo, aparte de ser un estupendo amigo con el que he pasado momentos estupendos al igual que con el resto de

compañeros, me convenció para que entrara en el Departamento cuando yo aún no tenía idea de como funcionaban ni para que servían esas cosas, me ha enseñado a entender además de admirar la naturaleza, y por supuesto es el culpable de todo lo que he aprendido en estos años. Ha puesto una gran ilusión en esta tesis, he tenido una gran confianza en mí, a pesar de que las cosas no siempre han salido bien, me ha permitido trabajar con independencia y ha puesto a mi disposición todos los recursos que he necesitado para mi trabajo. Además ha soportado con enorme paciencia mis continuas preguntas y mi muchas veces sofocante inseguridad.

A todos, MUCHÍSIMAS GRACIAS.

ÍNDICE

CAPÍTULO I - INTRODUCCIÓN	1
Reproducción y eficacia biológica. Componentes del éxito	2
Selección sexual y señales	3
Función del canto en las aves	6
Especie de estudio	9
Objetivos y estructura de la tesis	13
CAPÍTULO II - ÁREA DE ESTUDIO	17
CAPÍTULO III - MÉTODOS GENERALES	20
CAPÍTULO IV - DETERMINANTES DEL ÉXITO REPRODUCTOR	25
INTRODUCCIÓN	26
MATERIAL Y MÉTODOS	28
Procedimientos estadísticos	29
RESULTADOS	30
Variación de los parámetros reproductores	30
Determinantes del éxito reproductor	33
Fracaso de nidos	39
Esfuerzo de cebas y éxito reproductor	41
Mortalidad de huevos y pollos	41
Patrón de reparto de alimento	43
DISCUSIÓN	45
Parámetros reproductores	45
Determinantes del éxito reproductor	46
Productividad en la estación	46
Productividad de la puesta	47

CAPÍTULO V - ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DEL CANTO:

LA LONGITUD DE ESTROFA REFLEJA LA CALIDAD DEL MACHO	51
INTRODUCCIÓN	52
MATERIAL Y MÉTODOS	53
Procedimiento experimental	55
RESULTADOS	56
Estructura del canto	56
Parámetros del canto	57
Distribución temporal de la actividad de canto	59
Patrón diario	59
Variaciones en el ciclo reproductor	59
Asociación espacial entre la actividad de canto y los recursos	62
Cambios en el tipo de machos que cantó a lo largo de la estación	63
Cambios individuales en la longitud de estrofa	65
Cambios en la estación	65
Cambios con la edad	66
Anomalías en el canto	67
Relaciones entre los atributos del canto y la condición física	67
DISCUSIÓN	67
Función del canto	67
Función intrasexual	67
Función intersexual	68
Longitud de estrofa y calidad del macho	69
Significado de la longitud de estrofa	69
Variabilidad fenotípica	69
Costes de la longitud de estrofa	69

CAPÍTULO VI - LOS CANTOS CON ESTROFAS LARGAS**ATRAEN MÁS HEMBRAS QUE LOS DE ESTROFAS CORTAS.**

UN EXPERIMENTO DE PLAYBACK	73
INTRODUCCIÓN	74

MATERIAL Y MÉTODOS	76
RESULTADOS	78
Selección por las hembras	78
Selección por los machos	80
DISCUSIÓN	82
Respuesta de las hembras	82
Respuesta de los machos	84
CAPÍTULO VII - INFLUENCIA DE LA LONGITUD DE ESTROFA EN LOS ENFRENTAMIENTOS ENTRE MACHOS	87
INTRODUCCIÓN	88
MATERIAL Y MÉTODOS	89
Procedimiento experimental	89
Procedimientos estadísticos	90
RESULTADOS	91
Nivel de respuesta	91
Influencia de la longitud de estrofa de los machos en su respuesta	95
DISCUSIÓN	99
CAPÍTULO VIII - RELACIONES ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS MACHOS Y SU ÉXITO REPRODUCTOR	102
INTRODUCCIÓN	103
MÉTODOS	104
Procedimientos estadísticos	105
RESULTADOS	105
Características del macho y éxito reproductor	105
Características del macho y esfuerzo de cebas	110
DISCUSIÓN	110
Características del macho y éxito reproductor	110
Características de los machos y beneficios obtenidos por la hembra	114
Características del macho y selección sexual	114

CAPÍTULO IX - RELACIONES SOCIALES Y PATERNIDAD	
FUERA DE LA PAREJA	117
INTRODUCCIÓN	118
MATERIAL Y MÉTODOS	119
Análisis de paternidad	119
Relaciones fuera de la pareja	120
RESULTADOS	121
Análisis de paternidad	121
Influencia de la longitud de estrofa en la paternidad	124
Relaciones entre parejas reproductoras y otros machos	126
Influencia de la longitud de estrofa en las relaciones	129
DISCUSIÓN	129
Paternidad	129
Relaciones fuera de la pareja	130
CAPÍTULO X - CONCLUSIONES	132
CAPÍTULO XI - BIBLIOGRAFÍA	137

CAPÍTULO I.- INTRODUCCIÓN

Reproducción y eficacia biológica. Componentes del éxito

La eficacia biológica de los seres vivos se mide por su capacidad para contribuir con copias de sus genes a las siguientes generaciones. La selección natural actúa sobre cada individuo validando o penalizando la estrategia que éste adopta en cada uno de los múltiples aspectos de su vida que pueden afectar a esa eficacia biológica a través de la capacidad de supervivencia y la eficiencia en la reproducción. Para optimizar su eficiencia reproductora los individuos deben intentar desarrollar estrategias óptimas en aspectos como la edad a la que reproducirse por primera vez, el momento de la temporada en la que comenzar la reproducción, el repartir la inversión entre una o varias temporadas de cría, el número de intentos reproductores a realizar en una temporada de cría, el número de descendientes en los que invertir en cada intento reproductor y la cantidad de inversión a realizar en cada descendiente (Clutton-Brock 1991, Lessells 1991). Aunque estos componentes del éxito reproductor dependen en principio de "decisiones" tomadas por el propio individuo, en especies con reproducción sexual la posibilidad de llevarlos a cabo y el valor final de la estrategia óptima dependen en gran medida de decisiones tomadas por otros individuos. En efecto, desde el momento en que un sexo necesita del otro para poder reproducirse, entran en juego en primer lugar la capacidad para localizar y convencer a los individuos del sexo contrario para que provean de sus gametos para una reproducción conjunta, y en segundo lugar la inversión que cada uno realizará en la progenie, pues de la suma de las dos inversiones dependerá el éxito de los hijos, y de la proporción que el sexo contrario aporte dependerá la cantidad que uno mismo podrá ahorrarse para invertir en otros componentes de su éxito particular (Clutton-Brock 1991).

Según la anterior argumentación es evidente que una vez decidido a reproducirse, la principal necesidad de un individuo concreto consiste en encontrar pareja. A primera vista esta necesidad no parece un problema si la razón de sexos de los individuos reproductores en la especie es 1:1. Sin embargo, aún bajo esas circunstancias el éxito de emparejamiento de todos los individuos no está asegurado debido a las diferencias existentes entre ellos en su capacidad para monopolizar el acceso a las parejas, o en su valor relativo para los individuos del sexo contrario, lo que conduce a que algunos individuos puedan obtener más de una pareja y otros ninguna. Además, puesto que los individuos varían en su capacidad de supervivencia y reproducción, existe una competencia entre los del mismo sexo por obtener parejas lo mejores

posible, por lo que incluso en la monogamia, dependiendo de su éxito en esta competencia, los individuos diferirán en su potencial reproductor. Los individuos portadores de caracteres que doten de ventajas en la competencia con otros de su mismo sexo por la consecución de pareja obtendrán un mayor éxito reproductor, y en consecuencia ese carácter se verá favorecido en la selección. Darwin, en su libro *The descent of man, and selection in relation to sex* (1871), fue el primero en dar una explicación de este tipo a la existencia en los seres vivos de caracteres extravagantes presentes sólo en uno de los sexos y no funcionales para la mecánica de la reproducción ("caracteres sexuales secundarios", Hunter 1837), que difícilmente podrían entenderse desde el punto de vista de la teoría de la selección natural tal y como la concibió Darwin (1859) en *On the origin of species by means of natural selection*, pues no proporcionan beneficio aparente a sus portadores en referencia a la probabilidad de supervivencia, sino que por el contrario parecen comprometer su viabilidad. Así, Darwin (1871) definió una nueva fuerza selectiva, la selección sexual, que habría favorecido la aparición de caracteres como la cola del pavo real (*Pavus cristatus*), la cornamenta de los ciervos (*Cervus elaphus*) o el canto de los pájaros, pues estos proporcionarían ventajas a los individuos que los portaran frente a otros de su mismo sexo y especie en relación exclusiva con la reproducción.

Selección sexual y señales

Cuando Darwin formuló su teoría de la selección sexual, reconoció que lo normal es que los machos compitan entre sí por conseguir hembras, y que las hembras sean selectivas a la hora de emparejarse con ellos. Distinguió así dos componentes del proceso de la selección sexual: la selección intrasexual, por la que habrían evolucionado caracteres sexuales secundarios útiles en las peleas entre machos, y la selección intersexual que originaría la evolución de ornamentos que harían a los machos atractivos para las hembras. Dejó sin embargo sin responder dos preguntas fundamentales sobre el funcionamiento de estos procesos: en primer lugar por qué son los machos los que compiten por las hembras y las hembras las que eligen, y en segundo lugar cuáles serían las ventajas obtenidas por las hembras al elegir a los machos que favorecerían la evolución de preferencias por determinado tipo de carácter. Esta segunda pregunta se presentaba especialmente intrigante en el caso de especies en las que los machos no proporcionan a las hembras ningún tipo de recurso ni realizan cuidados parentales (especies que emparejan en leks).

La primera pregunta empezó a quedar resuelta con el trabajo de Bateman (1948) quien mostró que los dos sexos difieren en su varianza del éxito reproductor, de manera que los machos pueden aumentar su éxito copulando con cuantas más hembras mejor, mientras que las hembras no aumentan el número de hijos copulando con más machos, pues están limitadas por el número de óvulos que pueden producir y la velocidad con que pueden producirlos. La explicación se complementa con el reconocimiento de la importancia de la inversión parental realizada por cada uno en la descendencia, pues el sexo que más ha invertido en el inicio del proceso reproductor pierde más en la deserción, mientras que el que menos ha invertido está más dispuesto a buscar nuevas parejas para la reproducción (Williams 1966, Trivers 1972). La visión actual es que el sexo que tiene una velocidad reproductiva mayor, es decir que en la función que le toca en el reparto de trabajos en la pareja es capaz de producir hijos independientes con más velocidad, es el sexo en el que se producirá la competencia por conseguir pareja (Clutton-Brock 1991), aunque otros factores que afecten a la "Proporción de Sexos Operativa" (Emlen y Oring 1977) como las diferencias en los costes de la competencia, o una proporción real de sexos sesgada por una mortalidad diferencial puede alterar esta tendencia (Clutton-Brock 1991).

La segunda cuestión, sin embargo, lejos de quedar resuelta satisfactoriamente por los distintos modelos teóricos propuestos, se mantiene hasta nuestros días cómo uno de los problemas más discutidos en biología evolutiva (Andersson 1994, Møller 1994, Ryan 1997). El problema se plantea, no sólo en cuanto a los ornamentos que parecen funcionar en la elección de pareja por parte de las hembras, sino también en los que se ha mostrado que cumplen un papel en la competencia entre machos pero no es muy evidente de qué manera pueden dotar de ventajas a sus portadores en este contexto (como coloraciones vistosas o cantos), a diferencia de caracteres como armas y gran tamaño corporal, reconocidos por Darwin como los principales sujetos de la selección intrasexual. Ha habido dos puntos de vista tradicionalmente enfrentados :

A) Por un lado considerar que estos caracteres son arbitrarios, sin otro significado en cuanto al valor del individuo que los porta que el propio ornamento, y que su evolución se ha producido por el simple hecho de que una preferencia de las hembras por ellos produciría una asociación de la preferencia y el carácter en la descendencia, por lo que los individuos portadores serían cada vez más preferidos ("runaway sexual selection", Fisher 1930, "sexy son hypothesis" Weatherhead y Robertson 1979). Este proceso una vez modelado se ha presentado como un mecanismo factible de la evolución de los ornamentos bajo determinadas

circunstancias, aunque con menos capacidad de funcionamiento en sistemas monógamos que en poligínicos (revisado en Andersson 1994, Møller 1994), y se ha mostrado que el comienzo del proceso podría deberse a un sesgo preexistente en el sistema sensorial de las hembras por determinado tipo de estímulos (por ejemplo Basolo 1990, 1995, Ryan et al. 1990, Ryan y Rand 1993, 1995, revisado en Shaw 1995, Ryan 1997), y por tanto no sería necesario que el carácter seleccionado tuviera en origen un valor adaptativo como sugirió Fisher. Este proceso sin embargo no es capaz de explicar la evolución de los caracteres surgidos para intimidar a machos rivales (Zahavi 1991).

B) Por otro lado considerar que esos ornamentos son señales con un significado en cuanto a la calidad de los individuos que los portan, y que es ese significado el que interesa tanto a las hembras a la hora de elegir pareja como a los machos para decidir la conveniencia o no de un enfrentamiento con el rival (hipótesis del "handicap" Zahavi 1975, 1977, 1987). Bajo esta hipótesis los ornamentos deberían ser costosos, y para un mismo nivel de señal el coste debería ser inversamente proporcional a la calidad del individuo portador, lo que aseguraría que la señal fuera honesta, pues de otra manera no se alcanzaría un equilibrio estable y la señal dejaría de tener significado y dejaría de usarse (Zahavi 1975, 1977, 1987, Grafen 1990a, 1990b). Recientes modelos teóricos sobre la evolución de los caracteres sexuales secundarios por medio del principio del handicap han mostrado que éste puede funcionar y que el proceso de reforzamiento de Fisher no es necesario para la selección sexual (revisado en Andersson 1994, Møller 1994). Además el handicap explica la evolución y el funcionamiento de las señales sexuales tanto en sistemas monógamos como poligínicos, y tanto las que se utilizan en contextos intrasexuales como intersexuales.

A pesar de que tradicionalmente se ha visto a estos dos procesos, e incluso al de la preexistencia de un sesgo en la preferencia, como alternativas excluyentes, recientemente, conforme se obtienen apoyos parciales a cada uno de ellos, tiende a considerarse que no son mutuamente excluyentes, y que los tres pueden explicar parte del proceso en la evolución de un carácter concreto, o actuar en la evolución de caracteres diferentes (Searcy 1992, Lotem 1993, Møller y Pomiankowski 1993, Ryan 1997). Se ha sugerido sin embargo que el desenlace del proceso de selección de los caracteres sexuales secundarios y de las señales en general, para terminar en una estrategia evolutivamente estable, necesita de costes diferenciales asociados a las señales y como consecuencia, en el equilibrio, estas señales funcionarían como handicaps (Grafen 1990b, Lotem

1993). Bajo este punto de vista, un aspecto fundamental para comprender la amplia variedad de señales sexuales existentes en la naturaleza es determinar el tipo de coste que de forma diferencial está limitando su uso por los distintos individuos, pues así se podrá entender el tipo de información que proveen a los receptores (parejas potenciales y rivales), y por tanto el tipo de calidad que éstos están evaluando en el emisor y el tipo de beneficios que obtienen al responder a esa señal (Grafen 1990a,b, Lotem 1993). De hecho, conforme se avanza en el estudio empírico de los sistemas de señales sexuales, incluidas las que utilizan las especies que emparejan en leks, se terminan encontrando relaciones entre el nivel de desarrollo de la señal y algún tipo de calidad genotípica o fenotípica del macho que tiene importancia en el contexto en que se usa la señal, bien dotando de ventajas en la competencia intrasexual (por ejemplo Clutton-Brock y Albon 1979), o proporcionando beneficios a las hembras, ya sean directos (recursos, Hoi-Leitner et al. 1995; inversión parental del macho, Palokangas et al. 1994; o evitar el contagio de enfermedades, Møller 1990b, 1991) o indirectos (genes de viabilidad o resistencia frente a parásitos para los hijos, por ejemplo Møller 1990a, Petrie 1994, Hasselquist et al. 1996).

Función del canto en las aves

Aunque se ha propuesto que la función principal del canto es la de permitir la identificación correcta de los individuos de la propia especie (Marler 1957, Mayr 1963), hoy día es ampliamente aceptado que éste comportamiento está sujeto a selección sexual (Catchpole 1982, 1987, Searcy y Andersson 1986, Hasselquist 1990, Catchpole y Slater 1995, Kroodsma y Miller 1996). La misma discusión planteada con el proceso de la selección sexual en su conjunto ha protagonizado la investigación del canto de las aves como carácter sexual secundario. La primera cuestión de importancia que se ha tratado de dilucidar sobre el canto de especies concretas es si su función principal es intrasexual o intersexual. La respuesta a esta pregunta puede dar una idea de cuál es el tipo de información que se está transmitiendo a través del canto. Muchos estudios han sugerido o probado que el canto en sí o algunas de sus características cumplen una función importante en la competencia entre machos por territorios o hembras (Weeden y Falls 1959, Falls 1969, 1987, Peek 1972, Göransson et al. 1974, Krebs 1977, Smith

1979, Yasukawa et al. 1980, Mace 1987, Stoddard et al. 1988, McDonald 1989, Westcott 1992, Langmore 1996, Luschi y del Seppia 1996).

La demostración de que el canto o sus propiedades son importantes en la atracción de hembras y en su elección de pareja ha sido más difícil de obtener, debido a que para probarlo hay que separar la influencia del canto de la de otras características del macho, y la respuesta de las hembras a cantos grabados reproducidos en el campo es escasa (Searcy 1992). Sin embargo numerosos estudios descriptivos han mostrado relaciones entre la cantidad de canto producido por los machos y su estatus (soltero o emparejado), o entre los niveles relativos en una determinada característica del canto (duración, cantidad de canto, longitud de estrofa, tamaño de repertorio, etc.) y diversas medidas del éxito de emparejamiento, lo que claramente sugiere que el canto influye a las hembras en su elección (revisado en Searcy y Yasukawa 1996). Unos pocos trabajos han demostrado experimentalmente que el canto atrae hembras por sí solo, reproduciendo en el campo cantos grabados (Eriksson y Wallin 1986, Gibson 1989, Mountjoy y Lemon 1991, Johnson y Searcy 1996), pero la mayoría de las evidencias claras de ésta función del canto y de la utilización por las hembras de características del canto para elegir a uno entre varios machos, se han obtenido por medio de estudios en cautividad en los que se ha implantado a las hembras con oestradiol para potenciar su respuesta a grabaciones mediante el comportamiento de solicitud de cópulas, un método que se ha hecho muy popular desde que Searcy y Marler (1981) lo utilizaron por primera vez para este cometido (revisado por Searcy 1992, Searcy y Yasukawa 1996). A pesar de que muchos de estos trabajos demuestran la función del canto en una especie bien en la competencia intrasexual o en la atracción de hembras, raramente se ha mostrado que cumpla exclusivamente una de esas funciones, sino que la mayoría de las veces los resultados sugieren que sirve para las dos (por ejemplo, Møller 1988, Johnson y Kermott 1991, Slagsvold et al. 1994, Welling et al. 1995), y en muchas especies éste hecho ha quedado claramente probado (por ejemplo *Acrocephalus arundinaceus* Catchpole et al. 1986, *Agelaius phoeniceus* Searcy 1988, *Sturnus vulgaris* Mountjoy y Lemon 1991, 1996, revisado en Berglund et al. 1996). Hay sin embargo muchas especies en las que los machos utilizan tipos de canto diferentes o partes diferentes del canto para los dos contextos (por ejemplo Wiley et al. 1994, Fessl y Hoi 1996, revisado en Hasselquist 1990). En los casos en que un mismo atributo del canto dota de ventajas tanto en las relaciones intrasexuales como intersexuales parece evidente que si provee de información a los receptores, esa información

debe ser útil para los dos sexos. Si una propiedad del canto de un macho es capaz de intimidar a un rival, debe proporcionar algún tipo de información sobre su estado físico, su habilidad en la pelea o su predisposición a atacar, lo que no deja sitio para señales arbitrarias (Berglund et al. 1996). Si además esa propiedad la usan las hembras para elegir pareja, el tipo de información más probable que se está transmitiendo es sobre la calidad (fenotípica o genotípica) del macho. Parece por tanto fundamental conocer cuál es ese tipo de información y los beneficios obtenidos por los receptores al atender al canto como señal, y cuales son los costes que aseguran que la transmisión de esa información es fidedigna. En este campo, se ha mostrado que la cantidad de canto producida puede reflejar el estado nutricional del individuo y por tanto la calidad de su territorio o su habilidad para encontrar alimento (por ejemplo Davies y Lundberg 1985, Gottlander 1987, Reid 1987, Radesäter et al. 1987, Alatalo et al. 1990), en algunos casos refleja la calidad parental del macho (Greig-Smith 1982), en ocasiones el nivel de infestación por parásitos (Møller 1991), e incluso a veces la calidad del territorio en referencia a la seguridad del nido (Hoi-Leitner et al. 1995). Los costes asociados a ésta característica del canto que podrían permitir que funcione como señal fidedigna de estos aspectos serían que el tiempo usado en cantar no puede utilizarse para alimentarse, un mayor riesgo de predación y que el canto sea energéticamente costoso. Los costes referidos al tiempo o la predación parecen claros, pero excepto un trabajo conflictivo por su metodología (Eberhardt 1994) no se ha podido demostrar que el coste energético del canto sea elevado (Horn et al. 1995, Gaunt et al. 1996).

El segundo atributo del canto que ha sido estudiado en detalle es el tamaño de repertorio. En algunos casos el repertorio está relacionado con la edad del individuo, lo que hace que a su vez se relacione con la calidad del territorio, pues los individuos con más experiencia son mejores competidores (Krebs y Kroodsma 1980, Yasukawa et al. 1980, Dabelsteen 1984, Cosens y Sealy 1986). El repertorio puede reflejar honestamente la edad cuando los nuevos tipos de canto se adquieren con el paso de los años (por ejemplo Nottebohm y Nottebohm 1978, Järvi 1983), pero no siempre es así, pues hay especies que sólo incorporan tipos de canto a su repertorio en los primeros meses de vida (por ejemplo *Fringilla coelebs* Thorpe 1958a,b, o *Taenopygia guttata* Immelmann 1969). El conocimiento del significado de los repertorios como sujetos de la selección sexual es por tanto aún bastante pobre. Se ha sugerido que los repertorios mayores podrían ser más efectivos en generar respuesta de los individuos receptores (tanto machos como hembras) no porque indiquen mayor calidad del macho, sino porque

evitarían la habituación del sistema sensorial del receptor a una señal repetitiva ("the monotony threshold" Hartshorne 1956), o porque impedirían el agotamiento de la vía fisiológica responsable de la producción de un canto concreto ("anti-exhaustion hypothesis" Lambrechts y Dhondt 1987, 1988), sin embargo ninguna de estas hipótesis ha sido claramente apoyada para explicar los repertorios en general, pues se han obtenido resultados contradictorios en especies diferentes (revisado en Hasselquist 1990).

En todos los casos, incluso cuando el atributo del canto parece venir determinado por factores ambientales como los descritos arriba, la calidad genotípica del individuo podría subyacer su expresión debido a una alta viabilidad general del macho o a poseer resistencia a los parásitos, un tipo de información de gran importancia para las hembras, que podrían obtener beneficios indirectos con su elección al conseguir hijos con alta viabilidad. Sin embargo hasta ahora son escasos los estudios que han probado la obtención de éste tipo de beneficios (Hasselquist et al. 1996).

Por tanto, aunque en los últimos años ha habido una gran proliferación de estudios acerca del canto como señal sexual, aún quedan sin responder las cuestiones fundamentales de cuales son los tipos de información que son transmitidos a través de los distintos atributos de éste comportamiento, y cuales son los costes que hacen que pueda transmitir esa información de forma fiable.

Especie de estudio

La mayoría de la investigaciones realizadas sobre el canto en las aves se han centrado en determinar la función y significado del tamaño de repertorio, y por ello la mayoría de las especies estudiadas son paseriformes. Otros grupos de aves sin embargo también utilizan el canto en las exhibiciones de cortejo o en los enfrentamientos entre machos, y en estos casos la información (seguramente del mismo tipo que la que se transmite en el canto de los paseriformes) se intercambia sin la participación del tamaño de repertorio. Algunos trabajos se han centrado en no paseriformes pero el conocimiento de la función y significado del canto en estos grupos es aún bastante escaso. Cuando el canto carece de repertorio, las características que pueden variar y por tanto comunicar diferencias entre individuos son la frecuencia del sonido, la cantidad de canto producido, la duración del canto, su volumen de emisión, el número de

repeticiones de las unidades que lo forman, y la velocidad de repetición de esas unidades. De estos elementos, se ha estudiado sobre todo la importancia de la cantidad de canto producido (ver arriba), aunque hay trabajos en algunas especies sobre el volumen de emisión (Searcy 1996), la duración del canto (Galeotti et al. 1997), el número de repeticiones de los elementos o duración de la estrofa (longitud de estrofa) (por ejemplo Lambrechts y Dhondt 1986, 1987, 1988 McGregor 1988, Lambrechts 1992, Lampe y Espmark 1994, Galeotti et al. 1997, revisado en Lambrechts 1996) y la velocidad de su producción (Lambrechts y Dhondt 1986, 1987, 1988, Lambrechts 1992, Adhikerana y Slater 1993, revisado en Lambrechts 1996). En esta memoria se presenta el estudio de la función y significado del canto y especialmente de la longitud de estrofa en la Abubilla (*Upupa epops*, Linn., Coraciformes), tratando de identificar qué fuerzas selectivas han podido influir en la conformación de su canto tal y como es actualmente. En esta especie los machos producen un canto muy sencillo que consiste en la repetición de una serie de estrofas separadas por periodos de silencio, y cada estrofa incluye varias frases repetidas constituidas por un único elemento ("sílabas"), el sonido de una estrofa podría transcribirse como ("hoop-hoop-hoop" Cramp 1985). El tono de esas sílabas no varía dentro ni entre estrofas del mismo macho, y la duración varía muy poco, siendo el número de frases por estrofa la única diferencia evidente entre distintas estrofas de un macho (Fig. 1), por lo que es una especie ideal para el estudio del significado de la longitud de estrofa.

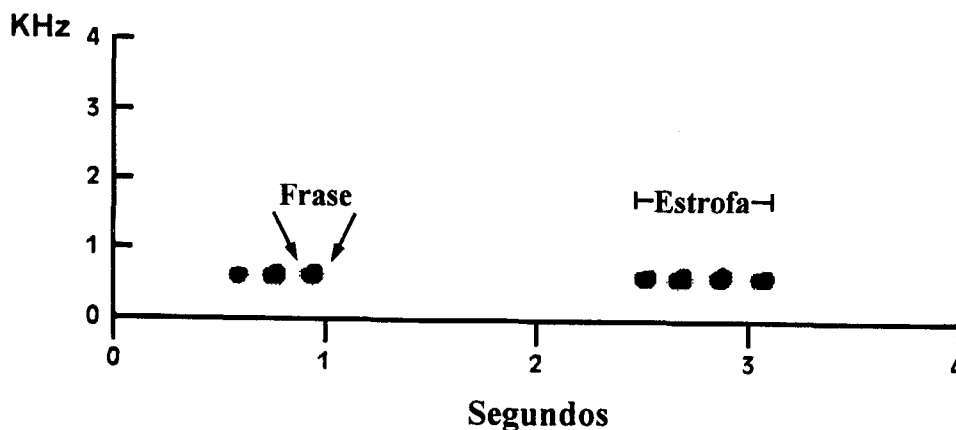


Fig. 1.- Sonograma incluyendo dos estrofas de un macho de III-IV. Se indican las partes del canto consideradas como frase y estrofa.

La Abubilla es un Coraciforme de tamaño mediano (26-28 cm) con plumaje corporal rosado en el que destaca una cresta desplegable, un pico largo y curvado hacia abajo y un diseño blanco y negro de las alas y la cola muy llamativo. Se han descrito nueve subespecies que se distribuyen por las regiones Paleártica, Afrotropical e Indomalaya, siendo *Upupa epops epops* la que se reproduce en España (Cramp 1985). En el Paleártico, las poblaciones que se reproducen en latitudes altas son migradoras estivales e invernán en África, sur del Mediterráneo o sur de Asia, mientras que las que crían en el sur son sedentarias o parcialmente migradoras (Cramp 1985). En la Península Ibérica se distribuye por todas las regiones y es abundante en todas ellas, aunque escasea en los pisos bioclimáticos Eurosiberiano y Termomediterráneo (Díaz et al. 1996). En Iberia es fundamentalmente estival, aunque en el sur se mantienen poblaciones durante el invierno (Díaz et al. 1996), que están formadas tanto por individuos sedentarios (datos propios no publicados) como por invernantes seguramente ibéricos (Díaz et al. 1996). Los individuos migradores comienzan a llegar a las áreas de cría del sur de España a mediados de Febrero (datos propios), y al resto de la península durante el mes de Marzo (Díaz et al. 1996), y comienzan la migración postnupcial a partir de Julio (datos propios, Díaz et al. 1996). Se desconocen los cuarteles de invernada de la fracción migradora ibérica (Díaz et al. 1996). Ocupa principalmente hábitats abiertos con árboles dispersos (Cramp 1985), siendo la existencia de posaderos elevados y la de sustratos con agujeros para la nidificación (edificios, muros, árboles viejos) los elementos que más condicionan su presencia y abundancia (Rehsteiner 1996). En la provincia de Granada es especialmente abundante en olivares antiguos, especialmente los situados junto a cultivos de regadío, y en encinares adhesionados, que proporcionan numerosos agujeros para la nidificación (observación personal). Se alimenta de invertebrados y pequeños reptiles que captura en el suelo, normalmente desenterrándolos con ayuda de su largo y curvado pico o rebuscando entre la vegetación herbácea y bajo las piedras (Cramp 1985). Sus presas más habituales son larvas y pupas de lepidópteros y coleópteros, y Grillos Topo (*Gryllotalpa gryllotalpa*) (Cramp 1985, datos propios), aunque en nuestra zona de estudio con frecuencia llevan al nido Culebrillas Ciegas (*Blanus cinereus*), Escorpiones (*Buthus occitanus*) y ejemplares adultos de distintas especies de coleópteros. En cuanto a su alimentación es de destacar que con frecuencia consumen grandes cantidades de larvas o pupas de Procesionaria del Pino *Thaumetopoea pityocampa* (Battisti 1986, Tomás Pérez comunicación personal,

observación personal). Durante la reproducción llevan al nido una única presa por viaje, transportándola en el extremo del pico (Cramp 1985, datos propios).

Utiliza una amplia variedad de agujeros para la nidificación, casi cualquier tipo de agujero en un amplio rango de soportes y alturas (Cramp 1985), aunque la mayoría se localizan en árboles a menos de 3 m de altura (Kubik 1960, Arlettaz 1984, datos propios). Debido a situarse normalmente a baja altura, los nidos son accesibles a predadores como pequeños mamíferos, lagartos y culebras. Sin embargo tanto los pollos como la hembra desarrollan un comportamiento de defensa contra los depredadores consistente en la producción de un fluido maloliente segregado por la glándula uropigial y además los pollos expulsan las heces con fuerza hacia el depredador (Cramp 1985).

Los estudios sobre la biología reproductora de esta especie en el Paleártico son escasos, y excepto un caso en el que se proporcionan datos de éxito reproductor en el campo (Kubik 1960), se han centrado especialmente en la densidad de parejas reproductoras, tipo de nido utilizado y selección de hábitat (por ejemplo Arlettaz 1984, Rehsteiner 1996), o en comportamientos reproductores de individuos mantenidos en cautividad (Löhrl 1977). En ninguno de estos estudios se ha trabajado con poblaciones de individuos marcados, por lo que no pueden evaluar el éxito reproductor estacional (algunas veces las primeras y segundas puestas se realizan en nidos distintos, y dos puestas consecutivas en el mismo nido pueden pertenecer a dos parejas distintas, observación personal). El resto de trabajos recientes sólo recogen observaciones puntuales de algunos nidos y descripciones de comportamientos llamativos (por ejemplo Reinsch 1979, 1988, Fournier 1991, 1993, Fry et al. 1993, Ruiz 1997).

Los trabajos disponibles sin embargo sí proporcionan conocimientos generales sobre algunos comportamientos de interés para éste estudio. El proceso reproductor comienza con la búsqueda de pareja por parte de los machos, que producen su típico canto desde posaderos elevados. No hay defensa de territorios de cría sino que sólo se defienden las inmediaciones del nido y normalmente sólo después del emparejamiento. Cuando se le aproxima una hembra antes del emparejamiento el macho la corteja realizando persecuciones con vuelos cortos en el suelo o alrededor de un árbol, realizando sonidos especiales (como un "tuuu" suave prolongado y "crujidos" ásperos de excitación), y abriendo la cola (Cramp 1985, observación personal). El macho puede enseñarle entonces a la hembra algún posible agujero para el nido, aunque normalmente ella luego seguirá examinando otros, y en ocasiones la búsqueda puede realizarse

en conjuntamente después del emparejamiento (Cramp 1985, observación personal). Desde el momento en que han emparejado, la pareja se mueve junta, y mientras buscan alimento juntos en el suelo el macho realiza cebas de cortejo con frecuencia, en las que la hembra puede coger la presa con el pico o en muchas ocasiones permitir que el macho se la introduzca en la cavidad bucal (Löhr 1977, observación personal). Normalmente estas cebas no están ritualizadas, pero en ocasiones el macho en lugar de entregar la presa a la hembra directamente, se la introduce en el pico y la vuelve a sacar, realizando este movimiento repetidamente (hasta más de 100 veces Löhr 1977, observación personal) antes de entregarle definitivamente la presa. Aunque este comportamiento se ha asociado a la cópula (Löhr 1977, Cramp 1985), nosotros en ocasiones lo hemos observado sin que después ésta se produzca. Sin embargo las cópulas siempre son precedidas por una ceba del macho (ritualizada o no). Las Abubillas normalmente comienzan la incubación con el primer huevo y la eclosión se produce con intervalos de 24 horas produciendo asincronía completa (Bussman 1950, Gupta y Ahmad 1993), aunque para la subespecie africana se ha descrito un nacimiento casi sincrónico de los pollos (Skead 1950). La incubación y el empolle de las crías la realiza exclusivamente la hembra, y el macho le proporciona todo el alimento durante la incubación y también todo el alimento para ella y los pollos durante los primeros siete u ocho días del periodo con pollos en el nido (Cramp 1985, observación personal). Cuando los pollos son mayores tanto el macho como la hembra transportan alimento al nido, pero la mayoría de las veces es la hembra la que alimenta directamente a los pollos después de recibir la presa del macho (Cramp 1985, observación personal).

Objetivos y estructura de la tesis

Para tratar de determinar qué fuerzas selectivas han podido condicionar la evolución del canto en la Abubilla y cual es el significado de la longitud de estrofa, es necesario comprobar varios aspectos que constituyen los objetivos de esta tesis:

1)- Cuáles son las variables determinantes del éxito reproductor de las parejas, para poder relacionar después las características del canto con esos aspectos.

2)- Cuál es el nivel de variación entre individuos y en el mismo individuo en los atributos del canto.

3)- En qué contexto (intrasexual o intersexual) y en qué etapa del periodo reproductor se utiliza preferentemente el canto, lo que permitirá valorar la importancia de las dos fuerzas principales de la selección sexual.

4)- Comprobar si las hembras, en ausencia de otros atributos del macho, se ven atraídas por el canto, y si la longitud de estrofa influye en esa atracción. Este análisis permitirá saber si las hembras aprecian las diferencias en longitud de estrofa entre cantos de distintos machos y si utilizan la longitud de estrofa como un criterio inicial en la elección de pareja.

5)- Comprobar si los machos, en ausencia de otros atributos de potenciales rivales, responden al canto, y si lo hacen de forma distinta a cantos que difieren en la longitud de estrofa. El estudio de este objetivo permitirá saber si los machos aprecian las diferencias en longitud de estrofa entre cantos de distintos machos, y si utilizan la longitud de estrofa para evaluar la condición física de los machos rivales.

6)- Evaluar si el canto y la longitud de estrofa confieren ventajas a los machos en su éxito reproductor (éxito de emparejamiento, obtención de hembras mejores o que realicen mayor esfuerzo reproductor, obtención de cópulas extrapareja, y en definitiva número de hijos producidos) pues es un requisito indispensable para que un atributo del macho pueda evolucionar por selección sexual.

7)- Comprobar si las características del canto de los machos se relacionan con algún tipo de beneficio para las hembras emparejadas con ellos. En concreto se estudiará si una elección basada en aspectos del canto le reporta a la hembra beneficios directos en forma de mayor esfuerzo parental por parte del macho.

8)- Tratar de deducir si el canto y en concreto la longitud de estrofa es una señal honesta que refleja la calidad fenotípica del macho en la Abubilla. Para ello se evaluará si existen evidencias de costes asociados a esta señal y de que su expresión dependa de la condición física de los machos.

La tesis está estructurada con tres capítulos introductorios generales (I, Introducción, II, Área de estudio y III, Metodología general), y seis capítulos que abordan los objetivos planteados anteriormente. Los capítulos del IV al IX están organizados como unidades independientes, como manuscritos enviados o preparados para enviar a publicar, y en cada uno de ellos se incluye una introducción al aspecto concreto que se trata, se detalla la metodología

particular que se ha utilizado para estudiar los objetivos del capítulo, se presentan los resultados y se discuten en el contexto planteado en la introducción.

En el capítulo IV se analiza la biología reproductora de la Abubilla, tratando de identificar los principales determinantes del éxito reproductor de las parejas en una temporada de cría, influencia de la depredación, tamaño de puesta, número de puestas, éxito de eclosión, mortalidad de los pollos y cantidad de alimento aportado al nido por los padres.

En el capítulo V se describe la variabilidad encontrada en distintos parámetros de los cantos de la población estudiada, los cambios en el uso del canto a lo largo del ciclo reproductor, cambios en la longitud de estrofa de los machos en la estación y entre estaciones reproductoras sucesivas, y la relación de los parámetros del canto estudiados con la condición física de los machos.

En el capítulo VI se presentan los resultados de un experimento de playback realizado en el campo antes de la formación de las parejas, diseñado para evaluar si las hembras son atraídas por el canto en ausencia de otras características del macho, y si los cantos con estrofas largas son más efectivos atrayendo hembras que los de estrofas cortas dentro del rango normalmente utilizado por los machos.

En el capítulo VII se presentan los resultados de otro experimento de playback realizado en el campo una vez se han formado las parejas, diseñado para evaluar si los machos responden al canto agresivamente y si la respuesta varía dependiendo de la longitud de estrofa de los cantos experimentales.

En el capítulo VIII se analiza la relación entre distintas variables reproductoras determinantes del éxito reproductor de los machos dentro de la pareja y varios atributos morfológicos y del canto de los machos que hipotéticamente podrían estar sujetos a selección sexual.

En el capítulo IX se evalúa la incidencia de la paternidad fuera de la pareja mediante la técnica de análisis de paternidad "multilocus DNA-fingerprinting", y se describe el sistema de emparejamiento de la especie, interpretando las observaciones obtenidas de relaciones no monógamas y de interacciones entre individuos reproductores de distintas parejas y entre machos no reproductores y parejas reproductoras. Se analiza también la influencia de la longitud de estrofa de los distintos machos en todas estas interacciones.

En el capítulo X se resumen las conclusiones obtenidas en los distintos capítulos de la tesis, y finalmente en el capítulo XI se recogen las referencias bibliográficas citadas en los capítulos anteriores.

CAPÍTULO II.- ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en la Hoya de Guadix y en la Reserva Natural Eurel de Corvales (La Zubia) en la provincia de Granada. La Hoya de Guadix es una altiplanicie, y Corvales un pequeño valle, los dos situados al norte de Sierra Nevada a altitudes medias de 900-1000 y 800-950 metros s.n.m. respectivamente (coordenadas geográficas $37^{\circ} 18' N$, $3^{\circ} 08' W$ y $37^{\circ} 06' N$, $3^{\circ} 34' W$). La Hoya de Guadix está sujeta a un clima mesomediterráneo con ombroclima semiárido (Rivas Martínez 1981), con precipitaciones anuales inferiores a 300 mm (Pareja-López et al. 1981). Los terrenos de la zona presentan materiales Neógeno Cuaternarios postorogénicos. Al tratarse de materiales blandos, los cursos de agua han producido una fuerte erosión dando lugar a cárcavas y ramblas con taludes de fuertes pendientes. La vegetación se encuentra en general muy degradada, siendo de poca altura y escasa cobertura, predominando grandes extensiones de pastizales de Esparto (*Stipa tenacissima*), retamares con Retamas (*Retama sp.*), Hiniestas (*Genista speciosa*) y Bolinas (*Genista umbelata*), y tomillares dominados por Artemisas (*Artemisia sp.*). La vegetación arbolada está formada principalmente por cultivos de Almendros (*Prunus dulcis*) de secano, Olivares (*Olea europaea*) y otros frutales (principalmente Melocotoneros *Prunus persica* y Cerezos *Prunus avium*) de regadío, estando estos cultivos de regadío normalmente situados en las vegas que circundan los pueblos o en algunas ramblas. Sin embargo hay algunos restos de Encinar (*Quercus rotundifolia*) adhesionado y son frecuentes los Pinares de repoblación, principalmente de Pino Carrasco (*Pinus halepensis*). Las Abubillas son abundantes principalmente en las vegas y algunas ramblas, mientras que son más escasas en los llanos áridos, donde los únicos sustratos que les permiten nidificar son los amontonamientos de piedras ("majanos") que quedan en los límites de los cultivos de cereal de secano.

La Reserva de Corvales, situada a unos 40 km. de la Hoya de Guadix, es una finca de 35 ha. situada en un pequeño valle que incluye un mosaico de cultivos, principalmente de Olivos y Almendros, restos de encinar y alguno pinos dispersos, rodeado de pinares de repoblación de Pino Carrasco.

Las Abubillas tienen un área de campeo muy grande y la densidad de parejas reproductoras en general es escasa (máximos de 1.22-1.45 aves por 10/ha en el centro de España, Díaz et al. 1996, y de 1,4 parejas en Extremadura, Rehsteiner 1996), por lo que en cada una de las vegas y ramblas del área de estudio nidifican un número de parejas limitado. Esta razón ha obligado a que el área utilizada se componga de distintas zonas separadas donde la

densidad es mayor, dejando sin controlar los llanos que las separan. En total se ha trabajado sólo en una zona (Corvales) en 1991, en cinco zonas en 1992 y en siete en 1993-1995. El número de parejas por zona fue de (Media \pm Desviación Típica) 4.0 ± 0.0 en 1991, 3.2 ± 1.6 en 1992, 3.3 ± 3.1 en 1993, 3.7 ± 2.4 en 1994, y 4.1 ± 2.4 en 1995.

CAPÍTULO III.- MÉTODOS GENERALES

Todos los años de estudio se visitaron las distintas zonas al menos una vez a la semana durante la estación de cría, desde principios de Febrero hasta finales de Julio, para detectar la presencia de machos cantando y buscar nidos. Los individuos se capturaron antes de la puesta o cuando tenían pollos en el nido utilizando redes japonesas, y se marcaron con anillas numeradas del ICONA y anillas de plástico de colores para permitir su reconocimiento individual a distancia, colocando dos anillas por pata (incluida la metálica). Se tomaron varias medidas biométricas de los individuos capturados: 1) longitud del tarso derecho, 2) cuerda máxima del ala derecha (las dos siguiendo el método de Svensson 1984), 3) peso, 4) longitud de la cresta (desde el extremo de la pluma más larga de la cresta hasta el emplumamiento del pico, manteniendo la cresta cerrada), 5) blanco de la cola (longitud de la mancha blanca de la quinta rectriz, medida sobre el raquis), 6) blanco en el ala (longitud de la mancha blanca de la cuarta primaria, medida sobre el raquis), 7) número de plumas de la cresta que presentaban mancha negra, 8) número de plumas de la cresta con una mancha blanca, y 9) el color del pecho, asignándole un valor en comparación con una tabla con cuatro tonos distintos de rosa-anaranjado. Los pesos se midieron con un dinamómetro (precisión 0.5 g.), la longitud del ala con una regla de tope (precisión 0.5 mm.) y el resto de longitudes con un calibre digital Mitutoyo Digimatic Caliper (precisión 0.01 mm.). Además, a partir de 1992 se tomaron muestras de sangre de los individuos capturados, practicando una incisión en una vena braquial con una aguja hipodérmica estéril, recogiendo la sangre con capilares de vidrio estériles y heparinizados, y almacenándola en el medio apropiado para su conservación.

En muchos estudios sobre reproducción y selección sexual en aves se ha comprobado que la edad de los individuos es un importante determinante del éxito (por ejemplo Komers y Dhindsa 1989, Forslund y Larsson 1992, Wheelwright y Schultz 1994), y que algunas relaciones entre características del macho y éxito reproductor están mediatizadas por el efecto de la edad en los dos tipos de parámetros (por ejemplo Yasukawa et al. 1980). Por tanto en este tipo de estudios es recomendable evaluar el efecto de la edad de los individuos. Se ha propuesto un método de determinación de la edad en la Abubilla basado en una serie de diferencias en el estado de la muda y la forma de las plumas de vuelo, y en características de la mancha blanca de la rectriz más externa (Cramp 1985, Baker 1993). Nosotros hemos tomado datos de estas características del plumaje (excepto de la forma de las plumas) desde 1993. Solo hemos obtenido dos recuperaciones de individuos anillados como pollos, en su primera primavera, por

lo que no podemos evaluar la validez del método para aves de un año. Sin embargo, algunos individuos recuperados que tenían seguro más de un año habrían sido clasificados erróneamente como aves en su primer año de acuerdo con esos criterios, y algunos individuos nuevos capturados en primavera mostraron características contradictorias entre los diferentes criterios (datos no publicados). En consecuencia no podemos evaluar con precisión la edad de los individuos, y hemos analizado los datos de todos ellos sin diferenciación. La posible importancia de los efectos de la edad en los resultados será discutida en cada capítulo.

Para conocer el estatus de los individuos y encontrar los nidos se observaron los movimientos de las Abubillas, cuando era posible desde lugares elevados, para comprobar si se movían en parejas, y si los machos mostraban agujeros a las hembras o cebaban en algún sitio. Además se revisaron periódicamente los nidos utilizados los años anteriores, pues muchos de ellos se usan en temporadas de cría sucesivas. Una vez que se localizaban los nidos, se inspeccionaron al menos semanalmente para detectar los que fracasaban, y con más frecuencia durante los periodos críticos: puesta, eclosión y vuelo de los pollos, para registrar la fecha de puesta, el tamaño de puesta, número de pollos que nacen y el número de pollos volados de cada intento reproductor. La fecha de puesta es la fecha en la que se pone el primer huevo, asumiendo que los huevos son puestos a razón de uno diario (Bussman 1950). En los casos en los que los nidos se encontraron con la puesta completa, la fecha de puesta fue estimada restando a la fecha de eclosión del primer pollo 17 días (media y moda de la duración del periodo de incubación, ver capítulo IV). Con idea de controlar por el efecto del año, cuando la fecha de puesta se utiliza para relacionarla con otras variables se considera el día 0 de cada año la fecha en que se han iniciado el 50 % de las primeras puestas. El tamaño de puesta es el número de huevos que hay en el nido una vez completada la puesta. Las Abubillas no retiran del nido los huevos no eclosionados ni los pollos muertos (ni siquiera los pequeños) antes de que vuelen los pollos que sobreviven (observación personal), por lo que en los casos en que la primera inspección del nido se realizó después de la eclosión, se estimó el tamaño de puesta como la suma de los huevos no nacidos, los pollos muertos y los pollos vivos que se encontraron en el nido. El número de pollos volados de un nido se consideró como el número de pollos anillados que no se encontraron muertos en el nido después de la fecha de vuelo. La productividad de una pareja en la estación se definió como la suma de los pollos que vuelan en todos los intentos reproductores de la pareja en la estación reproductora completa. El orificio de entrada de los nidos fue siempre

demasiado estrecho para permitir la entrada de la mano, por lo que el contenido se examinaba directamente a través del orificio de entrada cuando el nido era recto, o con la ayuda de un fino periscopio construido con un tubo, un prisma y una lente convergente cuando no eran rectos, siempre iluminando la cavidad con una pequeña bombilla sujeta al extremo de un alambre. Cuando los pollos tenían entre 19 y 21 días de edad se abrían los nidos para anillarlos y tomar medidas biométricas y muestras de sangre. Se les medía la longitud del tarso derecho, la cuerda máxima del ala derecha (en los dos casos siguiendo el método de Svensson (1984)), la longitud del pico (desde la punta hasta el borde posterior de las fosas nasales) y se pesaban. Además se recogían los huevos no eclosionados y los pollos muertos del fondo del nido. Los nidos se abrieron retirando algunas piedras cuando estaban en majanos o muros de piedra, cortando un agujero con una sierra cuando estaban en árboles o con un martillo y un cincel cuando estaban en paredes de roca. Siempre que fue posible se evitó afectar la entrada del nido al abrirlos. Después de anillar los pollos se arreglaba el agujero abierto colocando de nuevo las piedras en su sitio, pegando los trozos de madera con cola blanca y los trozos de roca con arcilla, y se cubrían las rendijas que quedaran con arcilla, cola y tierra del lugar, para que no se pudiera apreciar la manipulación. Los nidos se abrieron siempre al medio día, pues es el momento con menor actividad de cebas y también cuando hay menos gente en la zona que pudiera observar la manipulación. Los nidos también se abrieron para retirar los huevos, pollos muertos o hembras muertas en aquellos casos que el intento reproductor fracasó. Ningún nido fue abandonado debido a esta manipulación.

Se tomaron datos de la frecuencia de cebas realizando dos observaciones en cada intento reproductor, uno cuando el primer pollo eclosionado tenía entre 4 y 8 días de edad, y otro cuando tenía entre 15 y 22 días de edad. En estos muestreos se registró el número de visitas con alimento realizadas por los dos miembros de la pareja durante un período de 60-90 minutos por la tarde (entre las 15:30 y 20:00 horas) observando la entrada del nido desde lejos con un telescopio, o grabando con una cámara de vídeo SONY CCD-TRO5E PAL. A cada presa transportada se le asignó un valor de tamaño de 3, 2 ó 1 cuando fue más grande que la mitad, entre la mitad y un cuarto, y más pequeño que un cuarto de la longitud del pico del adulto respectivamente. Cuando no fue posible apreciar el tamaño de la presa se le asignó el valor intermedio (media 1.45 ± 1.65 casos en los muestreos con pollos pequeños, 1.97 ± 2.63 en los muestreos con pollos grandes). Se calculó un índice de biomasa transportada por hora como la

suma de los tamaños de todas las presas aportadas al nido x 60 dividido por la duración del muestreo en minutos.

A lo largo de todas las estaciones de cría se registró el mayor número posible de cantos de machos anillados. El registro se realizaba anotando cada estrofa con su longitud (es decir el número de sílabas que incluía, ver Fig. 1), y la duración del canto completo en segundos. Por ejemplo, un macho cantó las siguientes estrofas 3, 3, 3, 4, 4, 3, 4, 4, 3, 3, 3, 3, 4, 3 durante 45 segundos. Se consideraba que un canto había terminado, y empezaba uno nuevo cuando el macho dejaba de producir sonido durante un tiempo aproximadamente equivalente al que habría tardado en cantar 5 estrofas. En el resto de la memoria, cuando se haga referencia a longitudes de estrofa, ésta se indicará con números romanos, por ejemplo una estrofa con 3 sílabas se indicará como una de longitud III. Para los análisis se considerarán los siguientes parámetros de cada canto: (1) longitud media de estrofa (número medio de frases por estrofa), (2) número de estrofas por minuto (estrofas/min), y (3) número de frases por minuto (longitud media de estrofa x estrofas/min, (frases/min)). El valor usado en estas variables para cada macho en un periodo concreto (día, fase del ciclo reproductor o año) será la media de los valores de sus cantos registrados en ese periodo. Las medias usadas para esos parámetros para cada macho en un año son las de los cantos registrados ese año antes de su primera puesta. Para el análisis de esos parámetros se usarán sólo los cantos registrados entre el amanecer y las 13:00 horas (hora solar) y que incluyan al menos 20 estrofas.

El método concreto utilizado al estudiar cada uno de los objetivos de la tesis se describirá detalladamente en el apartado de métodos de cada capítulo.

Para los análisis estadísticos se ha seguido a Sokal y Rohlf (1995), y cuando fueron necesarios tests no paramétricos a Siegel y Castellán (1988). En cada capítulo se encontrará una descripción concreta del tratamiento estadístico utilizado. Los valores que se dan en las tablas son, mientras no se indique lo contrario, la media \pm la desviación típica ($X \pm SD$). Las tablas y figuras están numeradas independientemente para cada capítulo.

**CAPÍTULO IV.- DETERMINANTES DEL ÉXITO
REPRODUCTOR**

INTRODUCCIÓN

El éxito reproductor de las aves depende tanto del número de intentos reproductores exitosos conseguidos en cada estación como del número de pollos volantones producidos en cada intento exitoso (Crick et al. 1993, Soler et al. 1995). El primero de estos dos componentes del éxito reproductor en la estación depende fundamentalmente de la presión de depredación, ya que la depredación es la principal causa de pérdidas completas de nidos en las aves (Ricklefs 1969). La tasa de depredación está muy influenciada por el tipo de nido utilizado, de manera que las especies que crían en agujeros sufren menor presión de depredación que las que no lo hacen (Alerstam y Högstedt 1981). Este hecho se ha usado para explicar por qué las especies que nidifican en agujeros tienden a invertir solo en una o dos puestas grandes en lugar de varias pequeñas (Lack 1968, Slagsvold 1982, Lundberg 1985, Lima 1987). Sin embargo, aunque parece claro que bajo altos índices de depredación las aves realizan muchas polladas por año y tamaños de puesta pequeños, y que el tipo de nido utilizado es una causa importante de las diferencias en depredación (Martin 1995), las especies no excavadoras que crían en cavidades se escapan de esta relación, pues tienen puestas más grandes y mas polladas por estación de lo esperado (Martin 1995). En su estudio, Martin (1995) sugirió que la causa de este comportamiento especial de las especies no excavadoras es la escasez de las cavidades que necesitan, lo que hace que desarrollen esfuerzos reproductores muy grandes los años que consiguen un nido.

Por otra parte la productividad de una puesta exitosa está limitada en primer lugar por el número de huevos puestos y en segundo lugar por el número de esos huevos que los padres son capaces de incubar hasta la eclosión y alimentar adecuadamente hasta su independencia. Cuando la disponibilidad del alimento es predecible en el momento de la puesta, las aves normalmente ajustan el tamaño de puesta al número de pollos que la pareja es capaz de alimentar (Lack 1947, 1954, Murphy y Haukioja 1986), porque los huevos que no llegan a producir un volantón son un malgasto de energía. Por tanto en estas especies, que realizan puestas "realistas", la productividad de una puesta está limitada principalmente por el número de huevos. Sin embargo, cuando la disponibilidad de alimento que habrá durante la fase de pollos en el nido no es predecible en el momento de poner, se piensa que las aves realizan puestas "optimistas", cuya productividad no está limitada por el número de huevos sino por el número de pollos nacidos

que los padres pueden alimentar adecuadamente (Lack 1947, 1954, Mock y Forbes 1995). La asincronía de eclosión (que la incubación comience antes de terminar la puesta, de manera que la eclosión de todos los pollos se produce a lo largo de varios días y se establece una jerarquía de tamaños en la pollada) se ha visto tradicionalmente como un medio para facilitar el ajuste de una puesta optimista al número de pollos que la pareja es finalmente capaz de alimentar, evitando así malgastar recursos en los pollos más pequeños que, si el alimento es escaso, morirían de todas formas (hipótesis de la Reducción de Pollada, Lack 1947, 1954). Por ejemplo en la Grajilla (*Corvus monedula*), una especie que utiliza la estrategia de la reducción de pollada en la que los pollos mueren con gran frecuencia (62.8 % de los pollos, Soler 1989a), el 43.7 % de las muertes suceden a los 0-5 días de edad, lo que supone sólo un 5 % de la biomasa invertida en la pollada (Soler 1989b). La hipótesis de reducción de pollada ha recibido apoyo experimental en algunos estudios (Magrath 1989, Hébert 1993, Wiebe y Bortolotti 1995) pero no siempre (revisado en Amundsen y Slagsvold 1991, Stolesson y Beissinger 1995), y recientemente se han propuesto numerosas hipótesis alternativas no excluyentes que sugieren distintas explicaciones funcionales a la eclosión asincrónica (revisado en Clark y Wilson 1981, Magrath 1990, Stolesson y Beissinger 1995, y Stenning 1996).

En este primer capítulo se estudian los factores que determinan la variación entre individuos en el éxito reproductor en una población de Abubillas del Paleártico en la que se han marcado los individuos con anillas de colores. El objetivo es responder las siguientes cuestiones:

- (1) ¿Cuáles son las variables reproductoras que explican el éxito reproductor en la estación en esta especie?
- (2) ¿Cómo afecta la realización de segundas puestas al éxito reproductor?
- (3) ¿Cuáles son las principales causas de las pérdidas completas de los nidos?
- (4) ¿Cuáles son los determinantes de la productividad de las puestas?
- (5) ¿Realizan la Abubillas puestas realistas u optimistas?
- (6) ¿Cómo afecta el esfuerzo de cebas de los padres a su éxito reproductor?
- (7) ¿Cómo afecta la asincronía al patrón de mortalidad de los pollos?
- (8) También se discute qué hipótesis de la asincronía de eclosión son aplicables a la estrategia de la Abubilla.

MATERIAL Y MÉTODOS

Además de la fecha de puesta, el tamaño de puesta, el número de pollos que volaron de cada intento reproductor, el número de intentos reproductores iniciados en la estación, y la productividad en la estación, se han estudiado los siguientes parámetros reproductores: (1) Duración de la incubación, estimado como el número de días transcurridos desde la puesta del primer huevo hasta su nacimiento. (2) Duración de la estancia en el nido de los pollos, estimado como el número de días transcurridos desde la eclosión del primer huevo hasta la salida del nido del último pollo. Estos dos parámetros se analizaron utilizando sólo los nidos en los que la fecha de puesta, la fecha de eclosión y la fecha de vuelo se registraron con un error máximo de un día. (3) Tamaño de pollada, definido como el número máximo de pollos observados en las inspecciones del nido después de la fecha en que todos los huevos deberían haber eclosionado. Cuando el tamaño de pollada estimado más los huevos no eclosionados no igualaban el tamaño de puesta, se consideró que los individuos desaparecidos habían eclosionado, muerto muy jóvenes y descompuesto en el nido. (4) Éxito de eclosión, definido como el tamaño de pollada dividido por el tamaño de puesta, en los nidos que sobrevivieron hasta el momento de eclosionar. (5) Éxito de vuelo, definido como el número de pollos que llegaron a volar dividido por el tamaño de pollada, en los nidos que sobrevivieron hasta el momento de la salida de los pollos del nido. (6) Éxito de la nidada, definido como el número de pollos volados dividido por el tamaño de puesta en los nidos que sobrevivieron hasta la salida de los pollos. En ninguno de estos índices de éxito reproductor se incluyeron las puestas o polladas que sufrieron pérdidas parciales a causa de la depredación o de interferencias con otras Abubillas. Por el contrario, (7) la proporción de huevos eclosionados y (8) la proporción de pollos que vuelan incluyen puestas y polladas que no sobrevivieron hasta el momento de la eclosión o la salida de los pollos del nido, o sufrieron depredaciones parciales. En ninguna de las estimaciones del éxito reproductor se incluyeron puestas o parejas en las que las pérdidas se debieron a nuestras manipulaciones (4 casos). Para las estimaciones del número de puestas realizadas en la estación, el número de polladas y la productividad, en los casos en que un miembro de la pareja desapareció y fue sustituido por un nuevo individuo para los siguientes intentos de la estación (6 casos), se consideró que las diferentes puestas pertenecían a una misma pareja, ya que siempre estuvieron asociadas al mismo nido o lugares de reproducción.

Además de abrir todos los nidos para el anillamiento de los pollos cuando éstos tenían entre 19 y 21 días (ver métodos generales), cinco nidos fueron abiertos antes de esta edad (con 8-13 días), y los pollos anillados y pesados para determinar la influencia de la posición en la jerarquía de tamaños en la probabilidad de muerte. La posición en la jerarquía de tamaños se asignó de acuerdo con la longitud del pico y el ala, ya que estas dos estructuras no se estabilizan ni sufren una regresión de tamaño a lo largo del período de crecimiento de los pollos. Además los que se encontraron muertos en el nido se incluyeron en una de tres categorías de edad (0-10 días, 10-20 días y 20-30 días) de acuerdo a su tamaño y al desarrollo del plumaje. Los huevos no nacidos se abrieron para comprobar si estaban fertilizados (presencia de embrión) o eran estériles.

Se consideró que un nido había sido depredado cuando (1) todos los huevos o pollos desaparecieron entre dos visitas, (2) algunos de ellos desaparecieron y el resto se encontraban esparcidos por el nido (huevos), (3) se encontró a los pollos parcialmente comidos o (4) había restos de sangre y plumas de la hembra. Se consideró que una puesta había sido abandonada cuando los huevos permanecieron agrupados en la posición de incubación sin ser incubados durante varios días.

Procedimientos estadísticos

Se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas, debido a que muchas variables no seguían una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$, Sokal y Rohlf 1995) y no eran normalizables. Se usaron el análisis de la varianza de una vía de Kruskal-Wallis, la prueba de la U de Mann-Whitney, la correlación de rangos de Kendall, correlación parcial de rangos de Kendall, prueba de la Chi-cuadrado y la prueba de la probabilidad exacta de Fisher (Siegel y Castellan 1988). Además, para el estudio del tipo de relaciones existentes entre la fecha de puesta y otros parámetros reproductores se usaron regresiones cuadráticas de mínimos cuadrados. Los estadísticos descriptivos son medias \pm desviaciones típicas. Cuando las correlaciones utilizadas para calcular los coeficientes de correlación parcial difirieron en tamaño de muestra, con idea de ser conservadores se empleó el más bajo para estimar el nivel de significación de la prueba. No hubo diferencias significativas entre años en ninguno de los parámetros reproductores (Kruskal-Wallis, todos n.s), por tanto se han analizado juntos los

datos de todos los años. Se han usado los datos de reproducción de todas las parejas en todos los años, por lo que algunos individuos han sido incluidos más de una vez. Creemos que no es un caso de pseudoreplicación, ya que medimos variables de parejas, y normalmente las Abubillas no repitieron pareja (solo en dos ocasiones los dos miembros de una pareja criaron juntos en dos años distintos), y además los parámetros reproductores que se describen en este estudio son muy dependientes de numerosas variables ambientales que cambian entre años y a lo largo de la vida de un individuo. No obstante cuando se analicen las relaciones entre el esfuerzo de cebas y la productividad, solo se utilizará un intento reproductor de cada individuo.

RESULTADOS

Variación de los parámetros reproductores

Las Abubillas produjeron una media de menos de una nidada por estación a pesar de que iniciaron entre uno y tres intentos reproductores (Tabla 1). Solo 17 de 94 parejas (18.1 %) iniciaron segundas puestas, y solo 7 de 91 (7.7 %) criaron dos nidadas. No hubo terceras puestas, y el resto de intentos reproductores fueron reposiciones de primeras puestas fracasadas y en un caso de una segunda puesta fallida.

No hubo diferencias significativas entre primeras, segundas y puestas de reposición ni en el tamaño de puesta ni el número de volantones (Tabla 1, Kruskal-Wallis, tamaño de puesta $H(g.l.=2, n=100) = 2.88$, n.s.; número de volantones, puestas exitosas $H(g.l.=2, n=71) = 0.34$, n.s.). los tamaños de puesta más frecuentes fueron de 6-7 huevos, aunque también fueron habituales las de 5 y 8 huevos (Tabla 1, Fig. 1). El único intento que tuvo un tamaño de puesta inusualmente grande (12 huevos) no llegó a eclosionar, y fue abandonado por la hembra después de la fecha en que los pollos deberían haber nacido, a pesar de que los huevos eran fértiles y en algunos había embriones en un avanzado estado de desarrollo. Es improbable que esta puesta fuera resultado de parasitismo de cría intraespecífico, ya que los huevos eran muy similares entre sí en forma y color, y los de hembras distintas suelen ser bastante diferentes (observación personal). El número medio de pollos volados de una puesta exitosa fue 3-4, con un máximo de 6 (Tabla 1), aunque el 50 % de las puestas tuvo más de 6 huevos (Fig. 1). La puesta más temprana de todos los años se inició un 22 de Febrero, y la más tardía (una segunda puesta) un

Tabla 1.- Parámetros reproductores para primeras puestas, reposiciones y segundas puestas en la Abubilla. El número de intentos reproductores y el número de polladas producidas se refieren a la estación reproductora completa. El número de intentos reproductores incluye tanto segundas puestas como reposiciones. Para la fecha de puesta el día 1 es el 1 de Febrero. Para la duración del periodo de incubación y de la duración de estancia en el nido de los pollos, sólo se incluyen los datos en los que se conocía la duración con un error máximo de un día. Los valores son medias \pm SD y los rangos. Los tamaños de muestra van entre paréntesis.

	Primeras puestas	Reposiciones	Segundas puestas	Todas las puestas
Número de intentos reproductores				1.33 \pm 0.54 (94) 1-3
Número de polladas producidas				0.78 \pm 0.57 (91) 0-2
Tamaño de puesta	6.64 \pm 1.23 (73) 4-12	6.75 \pm 1.29 (12) 4-9	6.13 \pm 1.19 (15) 5-8	6.58 \pm 1.23 (100) 4-12
Número de pollos que vuelan	1.98 \pm 1.89 (93) 0-6	1.15 \pm 1.57 (13) 0-4	1.27 \pm 1.71 (15) 0-5	1.80 \pm 1.86 (121) 0-6
Núm. de pollos que vuelan en puestas exitosas *	3.10 \pm 1.50 (58) 1-6	3.00 \pm 0.71 (5) 2-4	2.71 \pm 1.50 (7) 1-5	3.06 \pm 1.45 (70) 1-6
Fecha de puesta (días)	68.7 \pm 19.7 (90) 22-122	98.7 \pm 15.3 (11) 73-128	113.7 \pm 18.2 (17) 67-133	
Intervalo entre puestas (días)	11.2 \pm 6.9 (16) 1-25			
Duración de la incubación (días)				16.7 \pm 1.7 (14) 13-19
Estancia de los pollos en el nido (días)				27.1 \pm 2.0 (7) 24-30

* No se incluyen las puestas que sufrieron pérdidas parciales a causa de la depredación o interferencias intraespecíficas conocidas.

13 de Junio (Tabla 1), aunque la mayoría de las primeras puestas (67.7 %) se iniciaron entre el 15 de Marzo y el 15 de Abril. Los períodos de incubación variaron entre 13 y 19 días (Tabla 1), pero en la mayoría de los casos duraron 17 (41.7 %) ó 18 días (33.3 %). El período de estancia en el nido varió entre 24 y 30 días, con una media de 27.1 (Tabla 1). Así, el ciclo completo de una nidada dura alrededor de 44 días. Las segundas puestas se iniciaron entre 1 y 25 días después de que volaran los pollos de la primera puesta (Tabla 1), siendo el intervalo mayor cuantos más pollos habían volado en la nidada previa (Fig. 2).

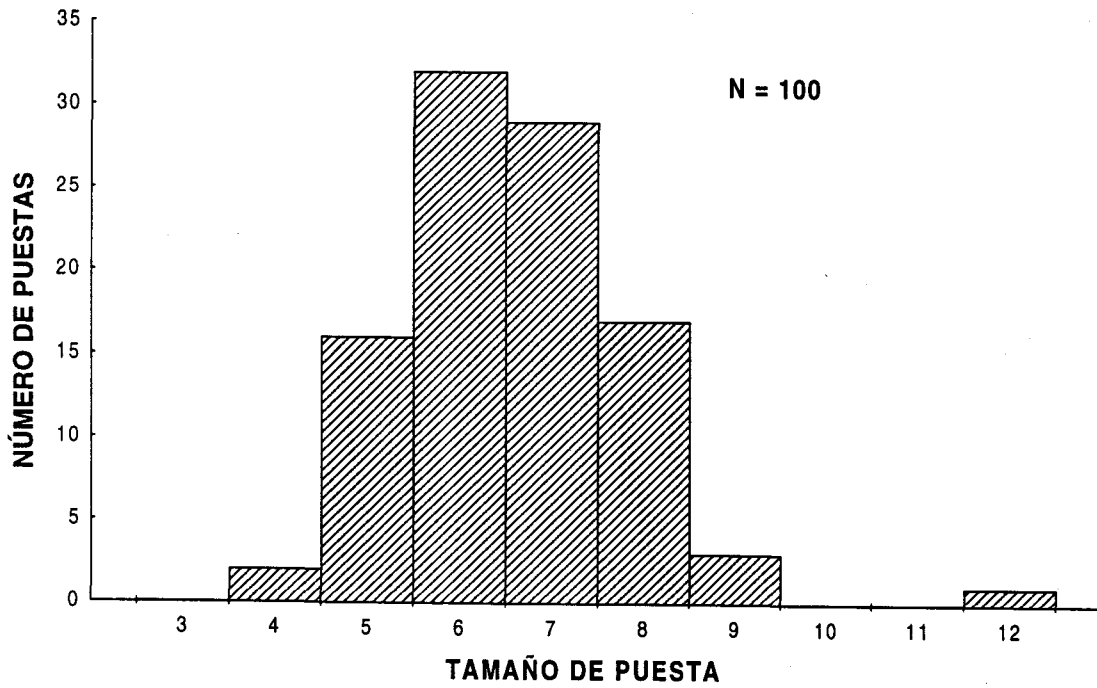


Fig. 1.- Frecuencia de los distintos tamaños de puesta.

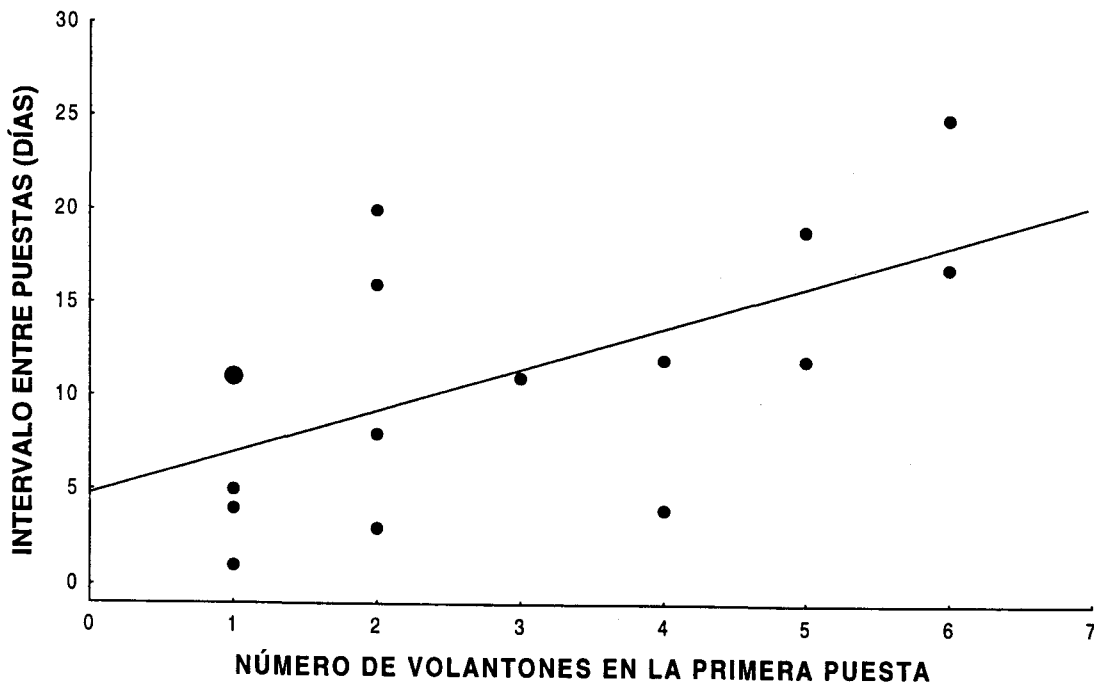


Fig. 2.- Relación entre el número de pollos que vuelan en la primera puesta y los días transcurridos entre la fecha de vuelo de la primera puesta y la fecha de puesta de la segunda. Los puntos de tamaño doble incluyen dos casos. Correlación de Kendall, $\tau_{15} = 0.49$, $p < 0.008$.

Determinantes del éxito reproductor

La media de la productividad estacional de las parejas fue de 2-3 pollos volados, aunque algunas parejas no produjeron ninguno y otras consiguieron un máximo de 8 (Tabla 2). La productividad anual dependió principalmente del número de pollos que volaron del primer intento reproductor (Fig. 3a), pero no del número de intentos iniciados (Fig. 3b).

Tabla 2.- Diferentes medidas de éxito reproductor para primeras puestas, puestas de reposición, segundas y todas las puestas. La productividad se refiere a la estación reproductora completa. La proporción de huevos nacidos y de pollos que vuelan incluyen tanto puestas que eclosionaron y volaron con éxito como las que no. El éxito de eclosión, éxito de vuelo y éxito de la puesta incluyen sólo las puestas que sobrevivieron hasta la eclosión (éxito de eclosión) y hasta volar (éxito de vuelo y de puesta). Los valores son medias \pm SD, más los rangos para todas las puestas. Los tamaños de muestra están entre paréntesis.

	Primeras puestas	Reposiciones	Segundas puestas	Todas las puestas
Proporción de huevos eclosionados	0.77 \pm 0.36 (67)	0.45 \pm 0.52 (11)	0.67 \pm 0.44 (11)	0.72 \pm 0.40 (89) 0-1
Éxito de eclosión	0.92 \pm 0.13 (56)	1.00 \pm 0.00 (5)	0.93 \pm 0.10 (8)	0.92 \pm 0.13 (69) 0.4-1
Proporción de pollos que vuelan	0.47 \pm 0.31 (54)	0.51 \pm 0.11 (5)	0.45 \pm 0.33 (8)	0.47 \pm 0.30 (67) 0-1
Éxito de vuelo	0.58 \pm 0.23 (42)	0.51 \pm 0.10 (5)	0.52 \pm 0.30 (7)	0.57 \pm 0.23 (54) 0.14-1
Éxito de puesta	0.53 \pm 0.23 (42)	0.51 \pm 0.10 (5)	0.48 \pm 0.26 (7)	0.52 \pm 0.22 (54) 0.13-1
Productividad				2.36 \pm 2.22 (91) 0-8

Las parejas que comenzaron la reproducción temprano en la estación obtuvieron mayor productividad que las que comenzaron más tarde (Fig. 4a). Sin embargo, aunque comenzar temprano aumentó las posibilidades de iniciar una segunda puesta (Fig. 4b), las parejas exitosas que realizaron dos puestas no obtuvieron más volantones que las que hicieron solo una (parejas con una puesta $X = 3.1 \pm 1.33$, $n = 49$; con dos puestas $X = 4.2 \pm 3.07$, $n = 15$; U de Mann-Whitney $z = -0.56$, n.s.). No obstante las parejas que tuvieron éxito en la segunda puesta

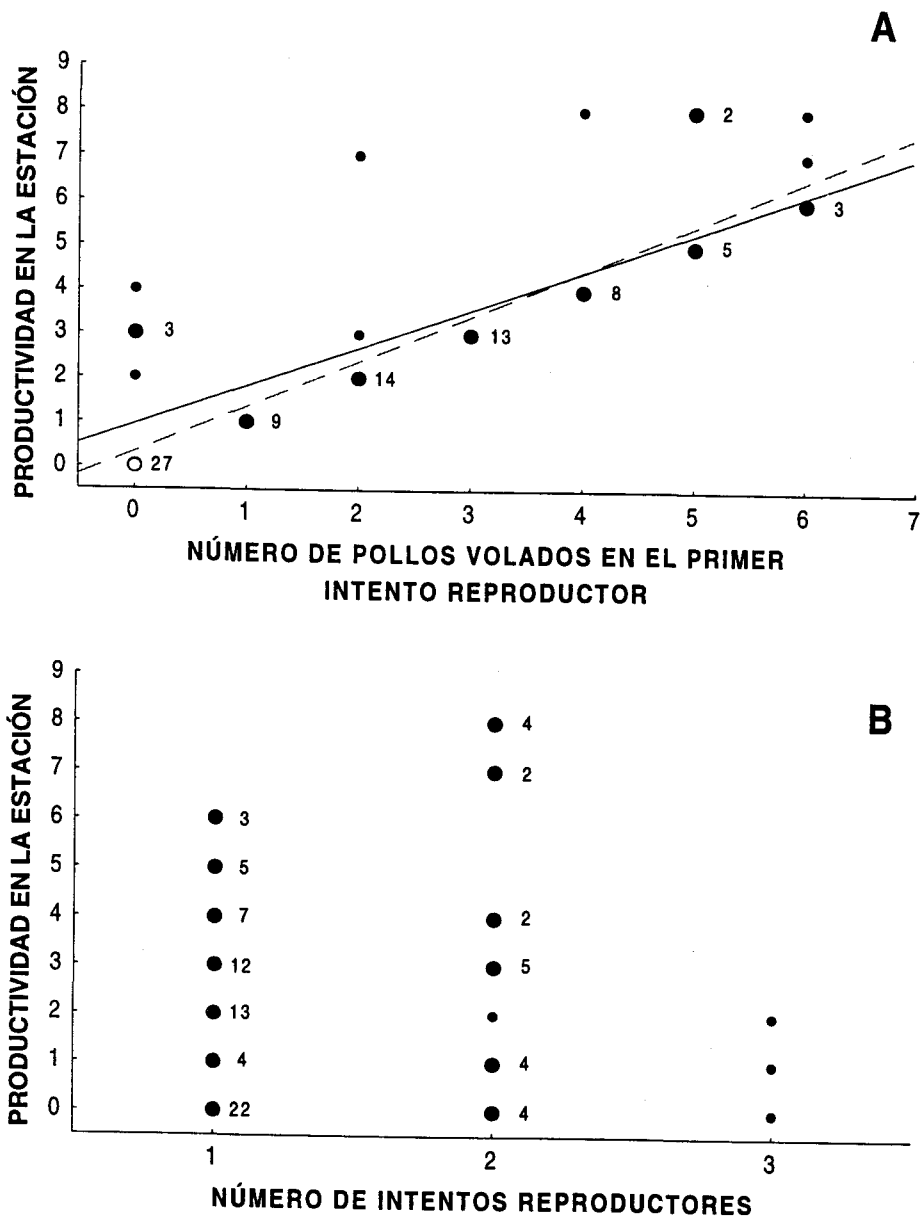


Fig. 3.- Relación entre el número de pollos volantones producidos en la estación (productividad en la estación) y: A) El número de pollos volados en el primer intento reproductor de la estación (todos los puntos y línea discontinua = todas las parejas, Kendall $\tau_{90} = 0.86$, $p < 0.00001$; puntos negros y línea continúa = parejas exitosas, Kendall $\tau_{60} = 0.76$, $p < 0.00001$). B) El número de intentos reproductores iniciados en la estación, todas las parejas Kendall $\tau_{90} = 0.11$, n.s.; parejas exitosas Kendall $\tau_{60} = 0.01$, n.s.

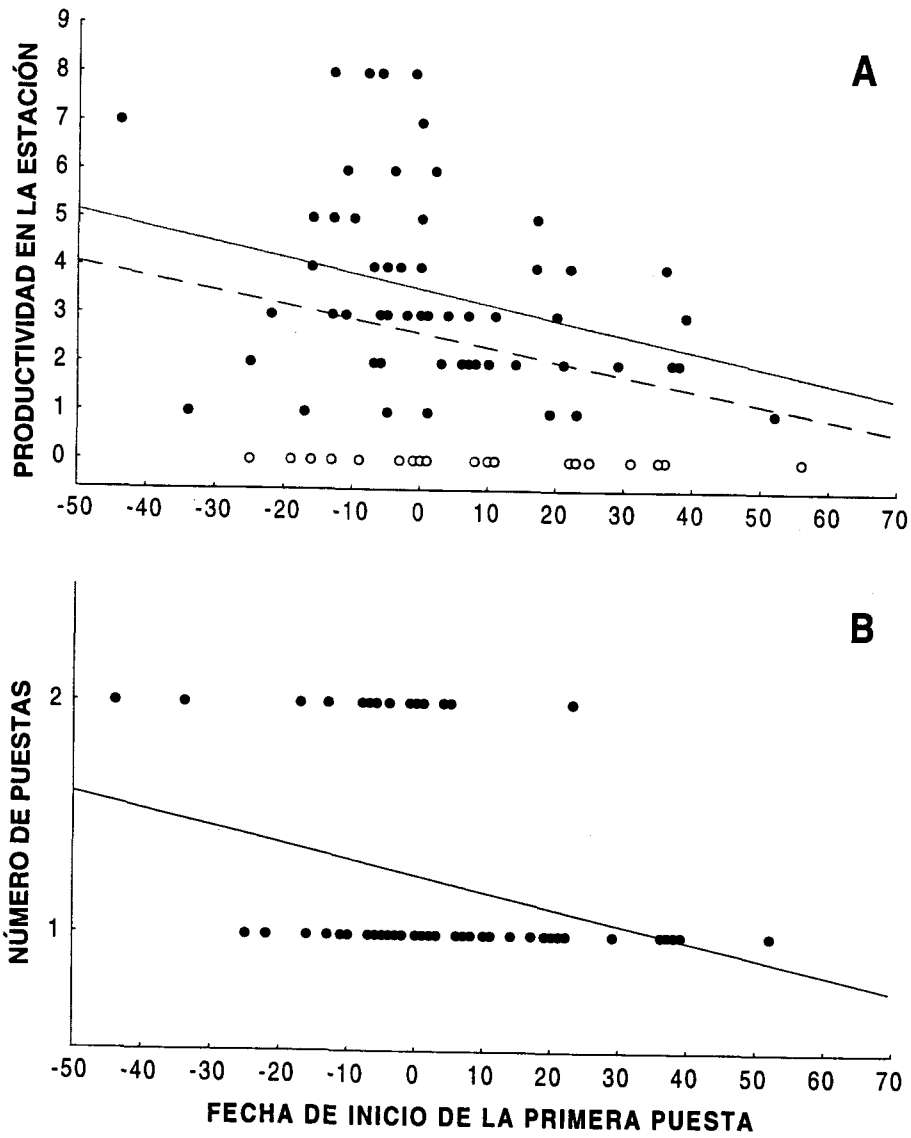


Fig. 4.- Relación entre la fecha de puesta del primer intento reproductor y: A) Número de pollos volados en la estación (productividad, todos los puntos y línea discontinua = todas las parejas, Kendall $\tau_{83} = -0.16$, $p < 0.03$; puntos negros y línea continua = parejas exitosas, Kendall $\tau_{60} = -0.23$, $p < 0.008$). B) Número de puestas realizadas en la estación (sólo parejas exitosas en el primer intento reproductor y sin incluir reposiciones), Kendall $\tau_{62} = -0.22$, $p < 0.02$.

lograron una producción de volantones mayor ($X = 7.00 \pm 1.83$, $n = 7$) que las parejas que solo obtuvieron una nidada ($X = 2.91 \pm 1.38$, $n = 57$) (U de Mann-Whitney, $z = -3.75$, $p < 0.0002$).

El tamaño de puesta no se correlacionó significativamente con el número de pollos volados de las puestas exitosas (Kendall $t_{53} = 0.17$, n.s.) debido a la baja proporción de huevos que produjeron volantones (éxito de nidada, Tabla 2). El éxito de eclosión fue muy alto fallando

Tabla 2.- Diferentes medidas de éxito reproductor para primeras puestas, puestas de reposición, segundas y todas las puestas. La productividad se refiere a la estación reproductora completa. La proporción de huevos nacidos y de pollos que vuelan incluyen tanto puestas que eclosionaron y volaron con éxito como las que no. El éxito de eclosión, éxito de vuelo y éxito de la puesta incluyen sólo las puestas que sobrevivieron hasta la eclosión (éxito de eclosión) y hasta volar (éxito de vuelo y de puesta). Los valores son medias \pm SD, más los rangos para todas las puestas. Los tamaños de muestra están entre paréntesis.

	Primeras puestas	Reposiciones	Segundas puestas	Todas las puestas
Proporción de huevos eclosionados	0.77 \pm 0.36 (67)	0.45 \pm 0.52 (11)	0.67 \pm 0.44 (11)	0.72 \pm 0.40 (89) 0-1
Éxito de eclosión	0.92 \pm 0.13 (56)	1.00 \pm 0.00 (5)	0.93 \pm 0.10 (8)	0.92 \pm 0.13 (69) 0.4-1
Proporción de pollos que vuelan	0.47 \pm 0.31 (54)	0.51 \pm 0.11 (5)	0.45 \pm 0.33 (8)	0.47 \pm 0.30 (67) 0-1
Éxito de vuelo	0.58 \pm 0.23 (42)	0.51 \pm 0.10 (5)	0.52 \pm 0.30 (7)	0.57 \pm 0.23 (54) 0.14-1
Éxito de puesta	0.53 \pm 0.23 (42)	0.51 \pm 0.10 (5)	0.48 \pm 0.26 (7)	0.52 \pm 0.22 (54) 0.13-1
Productividad				2.36 \pm 2.22 (91) 0-8

normalmente menos del 10 % de los huevos (Tabla 2). Sin embargo, más del 40 % de los pollos nacidos en nidos exitosos murieron (Tabla 2). Así, la proporción de huevos que resultó en volantones (éxito de nidada) en las puestas exitosas dependió más del éxito de vuelo (Fig. 5a) que del éxito de eclosión (Fig. 5b). de eclosión), Kendall $\tau_{53} = 0.14$, n.s.

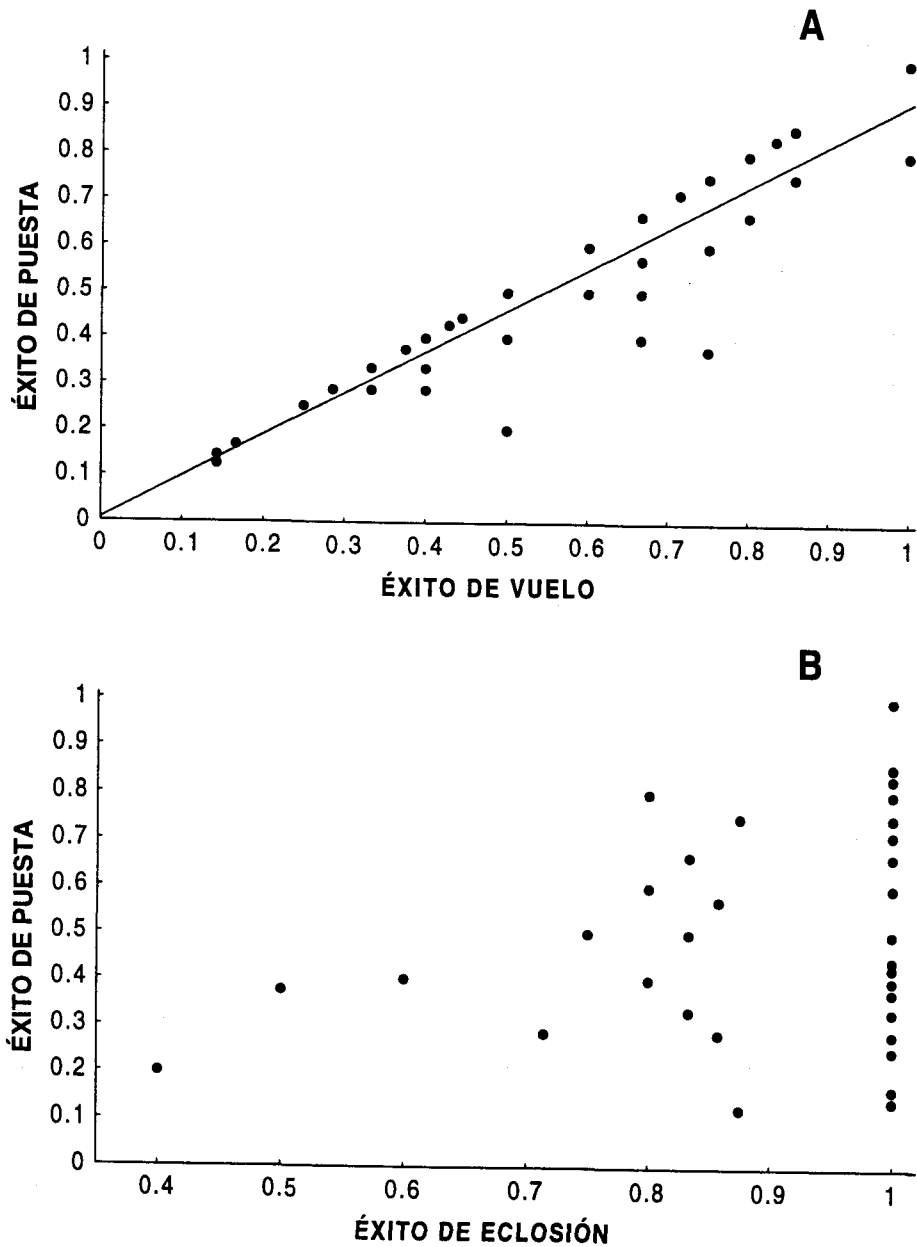


Fig. 5.- Relación entre la proporción de huevos que produjeron volantones en las puestas exitosas (éxito de nidada) y: A) Proporción de los pollos nacidos que llegó a volar (éxito de vuelo), Kendall $\tau_{53} = 0.84$, $p < 0.00001$. B) Proporción de huevos eclosionados (éxito de eclosión), Kendall $\tau_{53} = 0.14$, n.s.

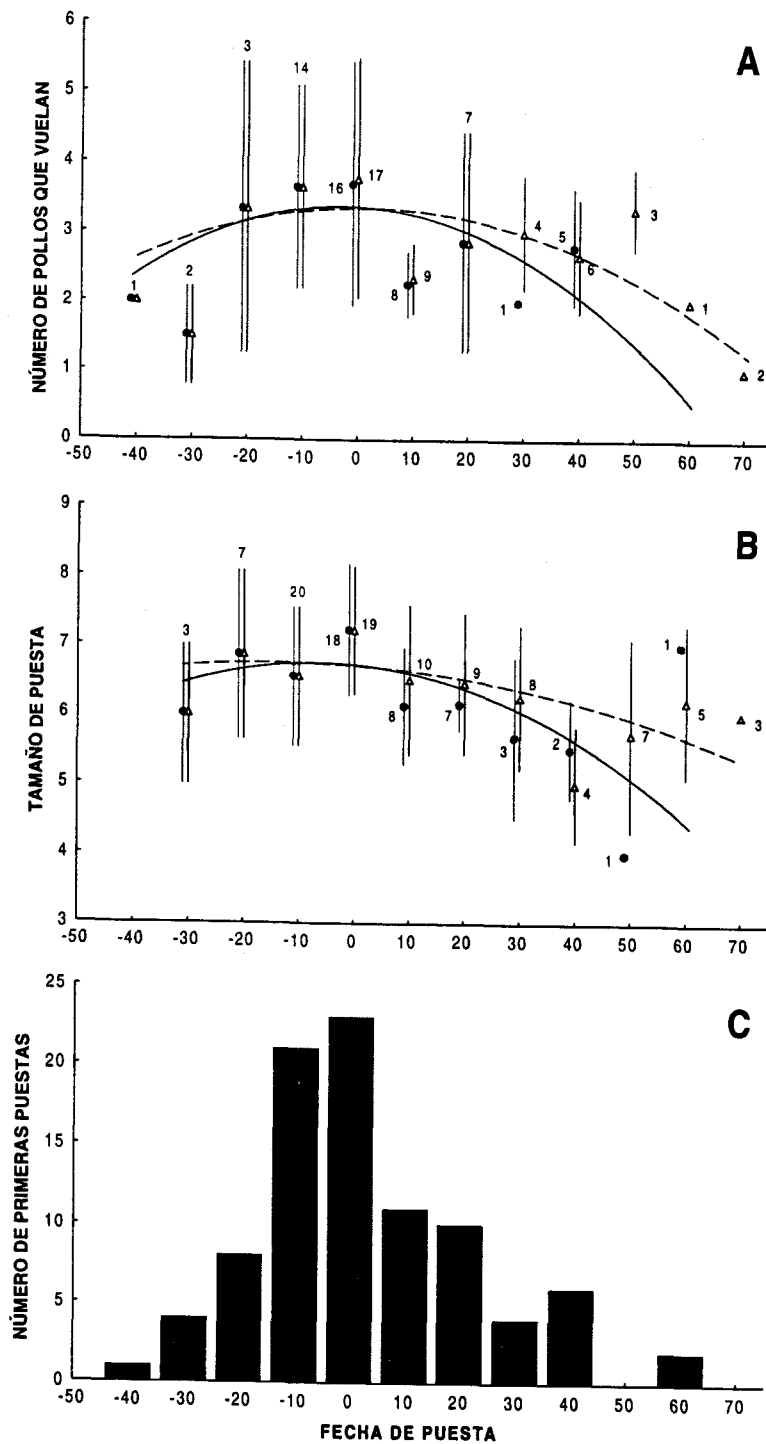


Fig. 6.- Número medio de volantones producidos por puesta exitosa (A), y tamaño medio de puesta (B), según la fecha de puesta, por periodos de 10 días a lo largo de la estación (medias \pm SD). Las líneas muestran las regresiones cuadráticas del número de volantones y el tamaño de puesta sobre la fecha de puesta. Los triángulos y las líneas discontinuas incluyen todas las puestas. Los círculos y las líneas continuas incluyen sólo las primeras puestas. Los números indican los tamaños de muestra. Las regresiones cuadráticas fueron: número de volantones: todas las puestas $y = 3.351362 + 0.000729(x) - 0.000436(x^2)$, $r_{68} = 0.31$, $p < 0.01$; primeras puestas $y = 3.36778 - 0.004043(x) - 0.00071(x^2)$, $r_{56} = 0.25$, $p = 0.06$; tamaño de puesta: todas las puestas $y = 6.703903 - 0.005613(x) - 0.000194(x^2)$, $r_{94} = 0.32$, $p < 0.002$; primeras puestas $y = 6.71527 - 0.006945(x) - 0.00051(x^2)$, $r_{69} = 0.36$, $p < 0.003$. C) Distribución de las fechas de puesta de las primeras puestas.

Tanto el número de pollos volados de puestas individuales como el tamaño de puesta decrecieron con la fecha de puesta (número de volantones, puestas exitosas: Kendall $\tau_{68} = -0.17$, $p < 0.04$; tamaño de puesta, todas las puestas: Kendall $\tau_{94} = -0.21$, $p < 0.003$). Sin embargo, una aproximación cuadrática se adecúa mejor a la relación entre estas variables y la fecha de puesta (Fig. 6a-b). Los máximos valores para el número de volantones y el número de puesta no se obtuvieron en el comienzo del período de puesta, ni al considerar todas las puestas (número máximo de volantones en fecha de inicio = 0.8; tamaño máximo de puesta en fecha de inicio = -14.5), ni incluyendo solo las primeras puestas (número máximo de volantones en fecha de inicio = -2.9; tamaño máximo de puesta en fecha de inicio = -6.8). La moda de la fecha de puesta estuvo en un intervalo entre diez días alrededor de la fecha 0 (Fig. 6c), y por tanto muy próxima a la fecha de máxima productividad de las primeras puestas.

Fracaso de nidos

Un gran porcentaje de las puestas (39.7 %, $n = 121$, Tabla 3) fracasó, siendo la depredación la principal causa (54.2 %, Tabla 3), aunque el abandono y la muerte de hembras en el interior del nido por causas distintas de la depredación también fueron importantes (16.7 % cada una, Tabla 3). No hubo diferencias en la proporción de segundas (46.7 %, Tabla 3) y puestas de reposición (46.2 %, Tabla 3) que fueron depredadas (prueba de la probabilidad exacta de Fisher, n.s.) pero ambas lo fueron más frecuentemente que las primeras puestas (16.1 %, Tabla 3), (segundas puestas, Chi-cuadrado con corrección de Yates $\chi^2_1 = 5.66$, $p < 0.02$; puestas de reposición, Chi-cuadrado con corrección de Yates $\chi^2_1 = 4.72$, $p < 0.03$). Las Abubillas suelen usar para las segundas puestas y las reposiciones nidos previamente usados en la estación por ellas mismas o una pareja distinta (segundas puestas 82.4 %, reposiciones 84.6 %), mientras que no sucede así con las primeras puestas (solo 5.2 %, pruebas de Chi-cuadrado con corrección de Yates, $p < 0.0001$). Al comparar las puestas depositadas en nidos usados previamente en la estación y las que lo fueron en nidos no utilizados, incluyendo todas las puestas, las diferencias en porcentaje de depredación fueron aún mayores (nidos ya utilizados 44.4 %, nidos no usados 15.4 %, Chi-cuadrado con corrección de Yates $\chi^2_1 = 8.61$, $p < 0.004$).

Tabla 3.- Número de puestas exitosas y causas de fracaso de puesta para primeras puestas, reposiciones, segundas y todas las puestas. En "otras" se incluyen una primera puesta inundada, dos en las que los pollos murieron simultáneamente quizás a causa de las bajas temperaturas, y una segunda puesta en la que los pollos estaban muertos fuera del nido sin heridas y ninguno había desaparecido.

	Primeras puestas	Reposiciones	Segundas puestas	Todas las puestas
Exitosas.....	61*	5	7	73*
Fallidas.....	32	8	8	48
Abandonadas.....	7	1	0	8
Depredadas.....	13(+2)	6	7	26(+2)
Con huevos.....	1	3	3	7
Con pollos.....	11(+2)	2	3	16(+2)
En fase desconocida.	1	1	1	3
Hembra muerta.....	7	1	0	8
Pollos muertos de hambre	2	0	0	2
Otras.....	3	0	1	4
Total.....	93	13	15	121

* Incluye dos puestas que sufrieron depredaciones parciales cuando tenían pollos (abajo entre paréntesis), y uno en el que un macho desconocido mató a dos pollos.

También hubo diferencias en el estadio del ciclo reproductor en que sucedieron las depredaciones. Las primeras puestas fueron depredadas casi exclusivamente con pollos en el nido, mientras que las segundas puestas y las reposiciones fueron depredadas con huevos más frecuentemente (Tabla 3, prueba de Fisher con las reposiciones y las segundas puestas combinadas, $p < 0.03$). Estas diferencias fueron significativas incluso considerando que las reposiciones y segundas puestas depredadas en estadio desconocido lo fueron con pollos en el nido (prueba de Fisher, $p < 0.04$).

Esfuerzo de cebas y éxito reproductor

El número de volantones producidos en las puestas exitosas estuvo relacionado con la cantidad total de alimento (índice de biomasa, ver Introducción), que los padres transportaron al nido tanto al comienzo como tarde en el período de estancia de los pollos en el nido (Fig. 7). Antes de que los pollos tuvieran 9 días, las hembras normalmente permanecieron en el nido empollando y no aportaron comida por lo que su contribución apenas tuvo efecto en el éxito de la nidada (Kendall $\tau_{21} = 0.19$, n.s.), mientras que la cantidad de biomasa aportada por el macho fue el principal determinante del éxito (Kendall $\tau_{21} = 0.36$, $p < 0.03$). A partir del noveno día el aporte de alimento al nido fue compartido por los dos miembros de la pareja, y la productividad de la nidada no dependió directamente de la contribución de uno de ellos en particular (macho: Kendall $\tau_{29} = 0.21$, n.s.; hembra Kendall $\tau_{29} = 0.10$, n.s.).

Por el contrario, ni la cantidad de comida aportada al nido ni el número de pollos que voló se correlacionó con el peso del pollo que ocupaba la primera posición en la jerarquía de tamaños de la nidada a la edad del anillamiento (biomasa aportada: pollos de 4-8 días, Kendall $\tau_{15} = -0.10$, n.s.; pollos de 15-22 días, Kendall $\tau_{20} = 0.04$, n.s.; número de volantones, Kendall $\tau_{33} = 0.10$, n.s.).

Mortalidad de huevos y pollos

En el 34.8 % de las 69 puestas que sobrevivieron hasta el nacimiento de los pollos hubo algún huevo que no eclosionó. En la mayoría de los casos (26.1 % de las 69 puestas), fue solo un huevo el que falló, y los casos con más de dos huevos no eclosionados fueron muy escasos (2.8 % de las puestas). Se abrieron 30 de los 33 huevos no nacidos, y se encontró embrión en el 33.3 % de ellos, mientras que en el 53.4 % no había embrión, y el restante 13.3 % no fue evaluable. Por lo tanto el motivo más importante del fracaso en la eclosión fue la infertilidad de los huevos. En el 60 % de los huevos fallidos con embrión, el pollo se encontraba en un estado de desarrollo muy avanzado, cerca de la eclosión.

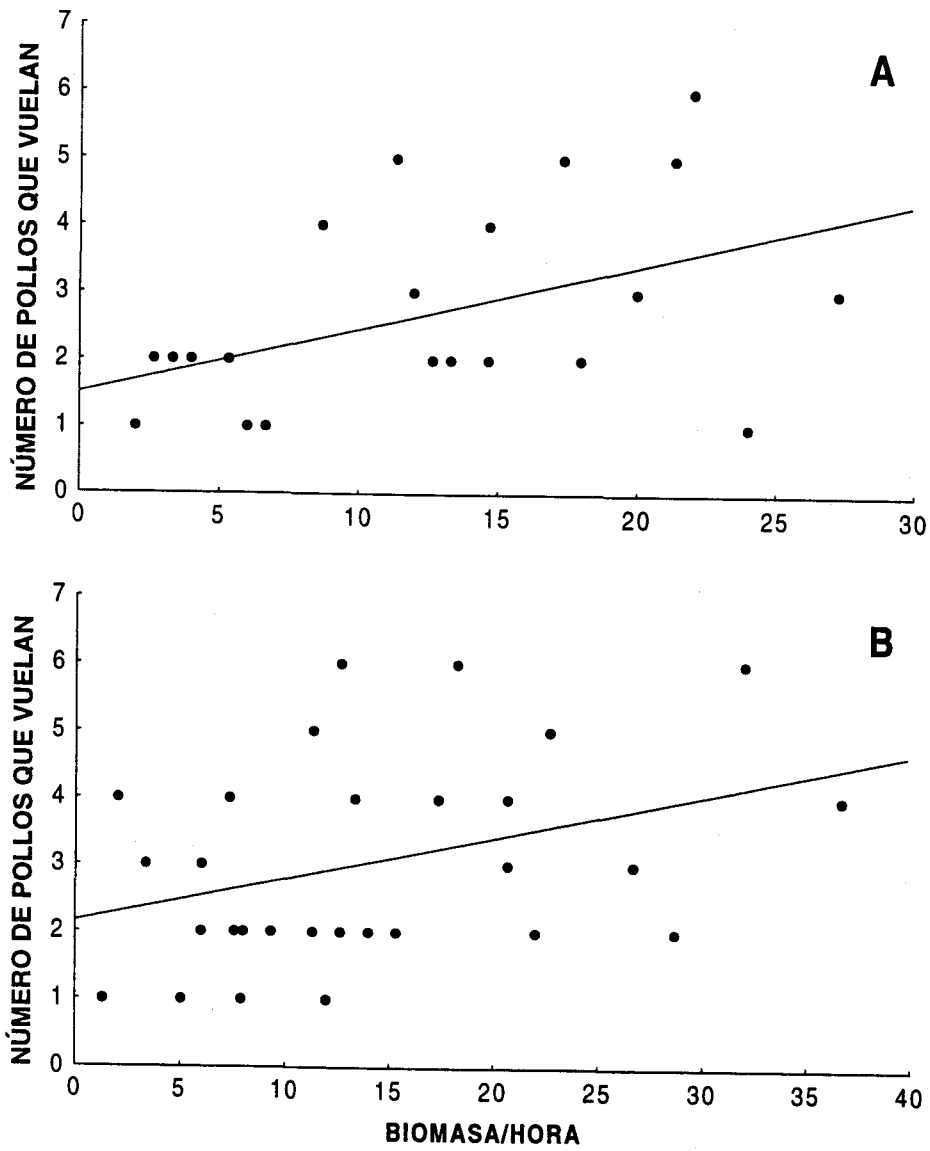


Fig. 7.- Relación entre la cantidad de alimento aportado por hora por los adultos (índice de biomasa por hora, ver Métodos) y el número de pollos que volaron de la nidada. A) Muestreo realizado con pollos pequeños (el mayor con 4-8 días), Kendall $\tau_{21} = 0.36$, $p < 0.02$. B) Muestreo realizado con pollos grandes (el mayor con 15-22 días), Kendall $\tau_{29} = 0.26$, $p < 0.05$.

En el 94.4 % de las puestas exitosas murió al menos un pollo, y en el 66.7 % de ellas más de uno (Fig. 8a). Más del 56 % de los pollos que se encontraron muertos en el nido tenían menos de diez días y menos del 15 % murieron en el último tercio del período de estancia en el nido (Fig. 8b). Posiblemente las proporciones reales de mortalidad estarán aún más sesgadas hacia el primer grupo de edad, ya que los pollos muertos muy pronto después de nacer son más difíciles de registrar y por tanto los pollos no encontrados murieron con menos de diez días.

Los pollos que ocupaban la última posición en la jerarquía de tamaños de la nidada cuando se anillaron, murieron a partir de ese momento más frecuentemente que los que ocupaban la penúltima posición (prueba de Fisher $p < 0.02$, $n = 31$), y que los que ocupaban el resto de posiciones en la jerarquía (prueba de Fisher $p < 0.0001$, $n = 57$), (Fig. 8c).

Patrón de reparto de alimento

Debido a que la entrada a los nidos es siempre muy estrecha, en esta especie es muy difícil observar el reparto de alimento en el nido. Sin embargo en 1992 fue posible observar la distribución de comida en un nido excavado durante la primera hora de una mañana. El pollo mayor tenía cinco días, y era apreciable una jerarquía de tamaños en la nidada. Durante la observación el macho entregó a la hembra siete presas. En la primera ocasión pidieron alimento tres pollos, uno claramente menor que el resto, y la hembra cebó a uno de los grandes. En la segunda el pollo pequeño y otro mayor pidieron, y la hembra cebó al mayor. En la tercera pidió solo el pequeño, y la hembra esperó con la presa en el pico hasta que empezó a pedir uno de los pollos grandes, cebándole a él. En la cuarta, solo pidió el pollo pequeño, y la hembra acercó la presa a la cabeza de los mayores moviéndola arriba y abajo, como de todas formas no abrieron el pico, terminó por alimentar al pollo pequeño que seguía pidiendo. La hembra se comió la quinta presa en la entrada del nido antes de aproximarse a los pollos, al igual que la sexta, ya que no pidió ningún pollo. En la séptima solo pidió un pollo de tamaño intermedio que fue alimentado.

En el 94.4 % de las puestas exitosas murió al menos un pollo, y en el 66.7 % de ellas más de uno (Fig. 8a). Más del 56 % de los pollos que se encontraron muertos en el nido tenían menos de diez días y menos del 15 % murieron en el último tercio del período de estancia en el nido (Fig. 8b). Posiblemente las proporciones reales de mortalidad estarán aún más sesgadas hacia el primer grupo de edad, ya que los pollos muertos muy pronto después de nacer son más difíciles de registrar y por tanto los pollos no encontrados murieron con menos de diez días.

Los pollos que ocupaban la última posición en la jerarquía de tamaños de la nidada cuando se anillaron, murieron a partir de ese momento más frecuentemente que los que ocupaban la penúltima posición (prueba de Fisher $p < 0.02$, $n = 31$), y que los que ocupaban el resto de posiciones en la jerarquía (prueba de Fisher $p < 0.0001$, $n = 57$), (Fig. 8c).

Patrón de reparto de alimento

Debido a que la entrada a los nidos es siempre muy estrecha, en esta especie es muy difícil observar el reparto de alimento en el nido. Sin embargo en 1992 fue posible observar la distribución de comida en un nido excavado durante la primera hora de una mañana. El pollo mayor tenía cinco días, y era apreciable una jerarquía de tamaños en la nidada. Durante la observación el macho entregó a la hembra siete presas. En la primera ocasión pidieron alimento tres pollos, uno claramente menor que el resto, y la hembra cebó a uno de los grandes. En la segunda el pollo pequeño y otro mayor pidieron, y la hembra cebó al mayor. En la tercera pidió solo el pequeño, y la hembra esperó con la presa en el pico hasta que empezó a pedir uno de los pollos grandes, cebándole a él. En la cuarta, solo pidió el pollo pequeño, y la hembra acercó la presa a la cabeza de los mayores moviéndola arriba y abajo, como de todas formas no abrieron el pico, terminó por alimentar al pollo pequeño que seguía pidiendo. La hembra se comió la quinta presa en la entrada del nido antes de aproximarse a los pollos, al igual que la sexta, ya que no pidió ningún pollo. En la séptima solo pidió un pollo de tamaño intermedio que fue alimentado.

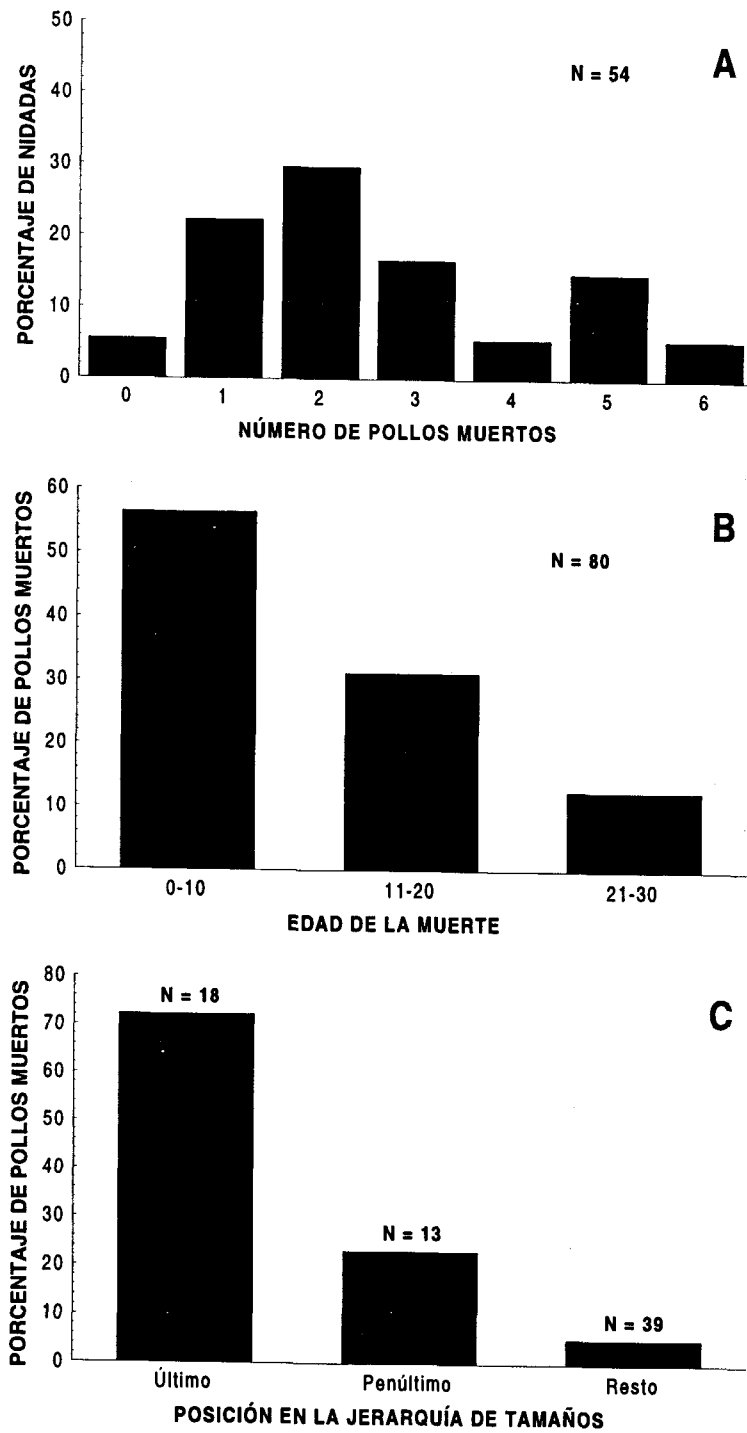


Fig. 8.- Patrones de mortalidad de pollos en el nido. A) Porcentaje de puestas exitosas en las que murieron entre 0 y 6 pollos . B) Porcentaje de los pollos encontrados muertos en nidos exitosos que pertenecían a tres clases de edad. C) Porcentaje de pollos que murió entre dos visitas consecutivas a los nidos, según la posición que ocupaban en la jerarquía de tamaños de su nidada .

DISCUSIÓN

Parámetros reproductores

En nuestro área de estudio las Abubillas realizaron segundas puestas con escasa frecuencia (18.1 % de las parejas), lo que coincide con otros estudios en Europa que sugieren que en esta especie las segundas puestas son raras y solo suceden en el sur de su área de distribución (Cramp 1985). El tamaño de puesta (6.6 huevos, rango 4-9 más una puesta de 12) fue intermedio entre el descrito para Europa Central (Hungría, media 7.0, rango 5-10, Kubik 1960, Cramp 1985) y el de las subespecies africanas y asiáticas (Sudáfrica, media 5.4, rango 4-7, Skead 1950; África Ecuatorial, media 5.0, Lack 1968; India, media 5.1, rango 3-10, Gupta y Ahmad 1993), como sería de esperar debido a la tendencia general de aumentar el tamaño de puesta con la latitud (Lack 1968). Previamente a este estudio han sido citados tamaños de puesta extremos de 12 huevos (Cramp 1985), aunque no se especifica si eclosionaron. La única puesta que nosotros encontramos con 12 huevos no llegó a eclosionar, aunque los huevos eran fértiles, lo que sugiere que las Abubillas no son capaces de incubar puestas tan grandes de manera eficiente. Esto podría deberse en parte a la ausencia en los nidos de Abubilla de una taza construida con materiales aislantes.

El número medio de pollos que volaron por puesta (3.06) es ligeramente inferior al encontrado en Europa Central (3.4, Kubik 1960), probablemente como consecuencia de la misma tendencia latitudinal que se da en el tamaño de puesta (Lack 1968).

En nuestro área de estudio las Abubillas comenzaron las puestas entre final de Febrero y mediados de Junio lo que es más parecido a las estaciones reproductoras descritas para el Norte de África que a las del Sur de Europa (Cramp 1985), probablemente a causa de que nuestra población se reproduce a una latitud más baja que ninguna otra estudiada en Europa. Las duraciones de la incubación y del período de estancia en el nido de la población estudiada son muy semejantes a los rangos descritos previamente (14-20 días y 26-29 días respectivamente, Cramp 1985.). Las diferencias en los períodos de incubación seguramente se deben a que nuestras estimaciones son de períodos de incubación "convencionales" (Soler 1989c), es decir, considerando que todas las puestas empiezan la incubación con el primer huevo, y podría existir variación entre individuos en este comportamiento como se ha mostrado en otras especies

(Magrath 1990). El intervalo entre primeras puestas exitosas y el inicio de segundas puestas aumentó conforme lo hizo el número de pollos que volaron de la primera, probablemente porque nidadas mayores necesitan más cuidados parentales después de salir del nido para poder sobrevivir hasta la independencia (pero véase Soler et al. 1995). Cuando las parejas de Abubillas realizan segunda puesta, normalmente solo el macho alimenta a los pollos los últimos días de estancia en el nido o de dependencia de los adultos (Cramp 1985, observación personal). Así los sorprendentemente cortos intervalos encontrados entre el vuelo de los pollos de la primera puesta y el inicio de la segunda puesta (en 31.3 % de los casos menor de 6 días, con un mínimo de 1 día), parecen indicar que cuando la primera nidada es pequeña el macho es capaz de cuidarla solo mientras que la hembra comienza la puesta e incubación de la segunda.

Determinantes del éxito reproductor

Productividad en la estación

La productividad en la estación estuvo más influenciada por el número de pollos que volaron en el primer intento reproductor que por el número de intentos iniciados, y no hubo diferencias significativas en el número de volantones obtenidos por las parejas que iniciaron una segunda puesta y las que no lo hicieron. Este hecho se debió al alto nivel de depredación sufrido por las segundas puestas, lo que redujo a cerca del 50 % la proporción de ellas que tuvo éxito. Las reposiciones fueron depredadas con igual frecuencia que las segundas puestas y en ambas estas pérdidas se produjeron en estadíos más tempranos que en las primeras puestas. Estas reposiciones y segundas puestas normalmente se realizaron en nidos ya usados en la estación. El nivel de depredación de las puestas realizadas en nidos ya usados fue mayor que el de las que no estaban en nidos ya usados. Estos resultados sugieren que las puestas realizadas en nidos previamente utilizados en la estación podrían ser localizados por los predadores más fácilmente lo que podría ocurrir porque: (1) la puesta anterior fue depredada y por tanto el mismo predador podría volver de nuevo, (2) un predador localizara el nido durante la gran actividad del final del período de estancia de los pollos en el nido pero no fuera capaz de depredarlo (debido al gran tamaño de los pollos, o a su comportamiento de defensa), o (3) los excrementos, restos de presas y pollos muertos que permanecen en el nido o son arrojados bajo la entrada después de limpiar el

agujero, puedan ser fácilmente detectados por depredadores con un buen sentido del olfato como culebras y pequeños mamíferos, los principales depredadores de los nidos de Abubilla (observación personal). Si estas son las razones de un nivel de depredación mayor de las reposiciones y segundas puestas, este coste podría añadirse al de la escasez de huecos para nidificar (Martin 1995) y seleccionar la inversión en una puesta grande en lugar de en varias pequeñas.

Productividad de la puesta

Está aceptado que en las especies con una única puesta anual la selección natural promueve el que las puestas se comiencen en una fecha óptima que permita emparejar el momento de máximos requerimientos de alimento de la nidada con el momento de máxima disponibilidad de alimento en la zona (Lack 1954, Crick et al. 1993). Esta fecha óptima de puesta podría variar entre diferentes poblaciones de la misma especie, en respuesta a picos de disponibilidad de comida distintos en hábitats diferentes (Blondel et al. 1993). Por tanto en estas especies que realizan una sola puesta ninguna pareja debería empezar a poner antes de esa fecha óptima (Crick et al. 1993). Por el contrario, las especies que realizan varias puestas normalmente comienzan a poner antes de la fecha óptima para la productividad de una puesta, ya que comenzar temprano aumenta las posibilidades de producir varias nidadas, el principal aspecto que afecta a su éxito en la estación (Crick et al. 1993, Soler et al. 1995). En la Abubilla se encontró una relación cuadrática entre la fecha de puesta y la productividad de las puestas por tanto, algunas se iniciaron antes de la fecha óptima para la productividad de las primeras puestas. Sin embargo la moda de la fecha de puesta de la población estuvo muy próxima a esa fecha óptima, lo que sugiere que en la Abubilla la selección natural favorece ajustar el comienzo de la reproducción en relación con la máxima productividad de la primera puesta. El hecho de que el éxito reproductor en la estación esté determinado por la productividad de la primera puesta (ver arriba) apunta en la misma dirección. La existencia de algunas parejas que inician la puesta antes de la fecha óptima podría estar relacionado con que las Abubillas algunas veces realizan dos puestas. De hecho la mayoría de las parejas que pusieron por segunda vez (60 % de ellas) iniciaron la reproducción antes de la fecha óptima para las primeras puestas. Algunas desviaciones en la misma dirección podrían deberse a que empezar temprano aumente las

posibilidades de reponer si la primera puesta fracasa (Crick et al. 1993). Sin embargo, la moda de la fecha de puesta está ajustada a la óptima para las primeras puestas, lo que indica que en la población estudiada los costes de comenzar temprano superan a los beneficios de obtener más de una nidada o aumentar las posibilidades de realizar reposiciones, probablemente a causa de los altos niveles de depredación que sufren las reposiciones y segundas puestas (ver arriba).

La primera variable que limita la posible productividad de una puesta es el número de huevos. Durante mucho tiempo se ha considerado que el tamaño de puesta refleja el número de pollos que los padres pueden cuidar adecuadamente (Lack 1947, 1954, Murphy y Haukioja 1986), en cuyo caso se esperaría una correlación entre el número de huevos puestos y el número de volantones producidos (Nur 1986). En la Abubilla, sin embargo, el número de pollos que voló en las puestas exitosas no estuvo relacionado con el tamaño de puesta. Además, el 50 % de las puestas tuvo más de 6 huevos, el número máximo de pollos volados en una nidada exitosa, y solo en 11.1 % de las puestas exitosas todos los huevos produjeron volantones. La mayoría de las pérdidas fueron por muerte de pollos y el número de supervivientes dependió de la cantidad de comida aportada al nido por los padres. Por tanto, las hembras aparentemente suelen poner más huevos que el número de pollos que la pareja es capaz de alimentar, es decir, el tamaño de puesta es optimista (Mock y Forbes 1995). Este hecho es común a la mayoría de las especies de aves con eclosión asincrónica, lo que condujo a Lack (1947, 1954) a formular su hipótesis de una estrategia de "reducción de nidada" en esas especies.

Desde la proposición de la hipótesis de reducción de nidada por Lack, han surgido otras numerosas hipótesis que han tratado de explicar la "paradoja" ("las hembras optan por una estrategia que parece ser un derroche maladaptativo de esfuerzo parental y recursos", Stoleson y Beissinger 1995) de la eclosión asincrónica (revisado en Clark y Wilson 1981, Magrath 1990, Stoleson y Beissinger 1995 y Stenning 1996). Para algunas de estas hipótesis, el proceso de reducción de nidada es una consecuencia no deseada de empezar la incubación pronto, que es adaptativo debido a otras causas distintas de promover la muerte selectiva de los pollos (Stoleson y Beissinger 1995). Puesto que en estos casos la muerte de los pollos pequeños es un suceso negativo, se esperaría que fuera minimizado por los padres por medio de una inversión compensada (en huevos o pollos en los últimos pollos nacidos (Clark y Wilson 1981, Magrath 1990). Estos tipos de inversión diferencial han sido descritos en algunas especies (inversión diferencial en los pollos por las hembras: Stamps et al. 1985, Gottlander 1987, Mondloch 1995;

inversión diferencial en huevos revisado en Clark y Wilson 1981, Slagsvold et al. 1984). Sin embargo, en la Abubilla la mayoría de las muertes ocurrieron cuando los pollos eran muy jóvenes (de entre 1 y 10 días), un período en el que la hembra permanece en el nido y siempre alimenta a los pollos allí (Cramp 1985, observación personal). En esta situación las hembras podrían distribuir el alimento entre los pollos evitando que sea monopolizado por los más grandes. Si este fuera el caso la mayoría de las muertes deberían ocurrir más tarde, cuando los pollos compiten por el acceso a la entrada del nido donde son alimentados. La observación del patrón de reparto de alimento por la hembra en un nido durante la primera semana de edad de los pollos confirma que las hembras no invierten de una manera compensada en todos los pollos, sino que por el contrario ceban prioritariamente a los más grandes. Además, la cantidad de alimento que recibieron los nidos estuvo correlacionada con el número de pollos que volaron, pero no con el peso del pollo de más edad, lo que también indica que cuando el alimento es escaso ellos no sufren la falta. Previamente se han descrito patrones de reparto del alimento sesgados hacia los pollos mayores en otras especies en las que la reducción de nidada por muerte por inanición es frecuente (Rydén y Bengtsson 1980, Price y Ydenberg 1995).

Las hipótesis más plausibles que pueden explicar esa inversión diferencial en los primeros pollos eclosionados, son aquellas que postulan que la función adaptativa de la eclosión asincrónica es facilitar la muerte selectiva de los pollos más jóvenes en determinadas circunstancias (hip. de Reducción de Nidada, Lack 1947, 1954; hip. del "Seguro", Cash y Evans 1986; hip. de la "Despensa", Alexander 1974). Para estas tres hipótesis, los padres no deberían alimentar a los pollos más jóvenes a menos que los mayores estén saciados. Sin embargo, la hipótesis de la despensa implica que los pollos mayores se alimenten de los pequeños, lo que aparentemente no ocurre en la Abubilla; y para la hipótesis del seguro la incubación debería comenzar después de completar un tamaño de puesta "base", facilitando así la eliminación de los últimos pollos nacidos si resultan redundantes (Forbes 1990), pero no es el caso (las Abubillas normalmente empiezan la incubación con el primer huevo (Bussman 1950, Cramp 1985, Gupta y Ahmad 1993). Además en el 66.7 % de las puestas exitosas murió más de un pollo, e incluso en nidos en los que hubo más de un huevo que no eclosionó también murieron pollos, lo que supone un número demasiado alto de huevos de repuesto. Por tanto, la hipótesis de reducción de nidada parece la explicación más válida para la asincronía de eclosión en la Abubilla.

Cuando Lack (1947, 1954) hipotetizó que la asincronía de eclosión podía ser una adaptación a disponibilidades de recursos alimenticios impredecibles, solo se refería a la abundancia de recursos en el medio. Sin embargo, la impredecibilidad de la cantidad de comida que estará disponible en el estadio de pollos, que las hembras deberían tener en cuenta al decidir con que huevo iniciar la incubación, no recae solo en la abundancia de alimento, sino también en el nivel de esfuerzo de cebas que realizará el macho. Esto es especialmente importante en la Abubilla, ya que todo el alimento que necesitan la hembra y la nidada durante la incubación y los primeros 8 días de vida de los pollos lo proporciona el macho. Por tanto las hembras podrían estar realizando puestas optimistas, que más tarde serían reducidas por la muerte selectiva de los pollos más pequeños y ajustadas al número de pollos que es posible alimentar con el alimento que aporta el macho.

**CAPÍTULO V. - ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DEL
CANTO: LA LONGITUD DE ESTROFA REFLEJA LA
CALIDAD DEL MACHO**

INTRODUCCIÓN

Las dos principales fuerzas selectivas que actúan sobre la complejidad y otros atributos variables del canto, son la atracción de pareja y la competencia por recursos con individuos del mismo sexo (territorios de alimentación, sitios de nidificación o parejas), (Searcy y Andersson 1986, Hasselquist 1990). Un método que se ha utilizado para evaluar cuál de estas dos funciones del canto es la principal en una especie, es analizar los cambios en la actividad de canto que se producen en relación a las distintas fases del ciclo reproductor. El descenso en actividad de canto que se produce en algunas especies después del emparejamiento o del período de puesta se ha considerado como una evidencia de la función intersexual por medio de la atracción o estimulación de la pareja (Catchpole 1973, 1983, Wasserman 1977, Johnson y Kermott 1991, Hanski y Laurila 1993, Albrecht y Oring 1995). Por el contrario cuando se mantiene el nivel de emisión de canto durante la incubación y la estancia de los pollos en el nido es generalmente aceptado que el canto tiene una función intrasexual de expulsar a los machos intrusos y mantener el territorio (Hanski y Laurila 1993, Slagsvold et al. 1994, Rodrigues 1996). Sin embargo, en este caso se han sugerido otras posibles funciones intersexuales como conocer si la hembra está aún presente en el territorio o ha sido depredada, y obtener nuevas hembras o cópulas fuera de la pareja (Johnson y Kermott 1991, Møller 1988, 1991, Pärt 1991, Hanski y Laurila 1993, Rodrigues 1996). Por último, cuando hay un pico de producción de canto durante el período fértil de la hembra, se ha hipotetizado que el canto podría funcionar como un anuncio del estatus de fertilidad de la pareja (Møller 1988, 1991). De acuerdo con esta hipótesis los machos anunciarían la fertilidad de su hembra y al mismo tiempo avisarían a otros machos de su propia calidad, previniendo así que los de calidad más baja intentaran conseguir cópulas fuera de la pareja con su hembra.

En muchas especies se ha mostrado que un aspecto del canto funciona tanto en comunicación entre sexos como dentro del mismo sexo (hipótesis de la "doble función", Searcy 1988, McDonald 1989, Hasselquist 1990, Albrecht y Oring 1995), lo que indica que proporciona información útil a los dos sexos ("canto anunciador", Albrecht y Oring 1995). Uno de los principales tipos de información útiles para los dos sexos es la calidad del macho, sobre todo su condición física, ya que probablemente puede influir en el resultado de una pelea entre machos, y podría reflejar en qué medida el individuo cumple con lo que una hembra esperaría de su

pareja (capacidad de cebas, ausencia de parásitos o buenos genes). Para que un aspecto del canto haya evolucionado y se mantenga como una señal honesta de calidad fenotípica del macho (al menos honesta "en promedio", Johnstone y Grafen 1993), debería ser costoso, y para un determinado nivel de señal más costoso para los individuos de baja calidad que para los de alta (Zahavi 1975, 1977, Grafen 1990a, 1990b, Iwasa et al. 1991, Lotem 1993; pero véase Dawkins y Guildford 1991, Maynard-Smith 1991, 1994). Además, esa característica debería ser fenotípicamente plástica (Zahavi 1977, Andersson 1986, Grafen 1990a, 1990b), dependiendo su expresión de la condición del individuo.

En este capítulo se determina, primero, cuál es la función principal del canto en la Abubilla, analizando el patrón de actividad de canto a lo largo del ciclo reproductor por medio de medidas directas de cantos espontáneos y un experimento de playback. Segundo, se estudia el significado de la característica del canto más conspicua en esta especie, la longitud de estrofa. Se examina la hipótesis de que la longitud de estrofa funciona como una señal honesta de la condición física de los machos analizando: 1) la variación de este aspecto del canto dentro del mismo individuo (plasticidad fenotípica), 2) la relación entre longitud de estrofa y condición física, y 3) evidencias que indican que la producción de estrofas largas es costosa.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se clasificó a los machos de acuerdo con su longitud de estrofa (número de frases por estrofa). Cada macho utilizó principalmente dos longitudes de estrofa, de entre 2 y 5 frases (ver Resultados), por lo que pueden incluirse en una de las siguientes categorías: machos de II-III, III-IV y IV-V. Durante cada visita a las áreas de estudio se registró el número de machos de cada categoría de longitud de estrofa que cantaba cada día en cada zona. En muchas ocasiones no era posible ver el color de las anillas de los machos cuando cantaban. En estos casos se consideró que dos machos escuchados en la misma zona eran diferentes si cantaron al mismo tiempo, o, si se escucharon en distintos momentos del día, cuando lo hicieron en lugares a más de un kilómetro de distancia. Nunca se observó a un macho anillado en dos zonas diferentes durante la misma estación reproductora, por tanto la probabilidad de que un macho fuera escuchado y contado en más de una zona es baja. Para estimar el número de machos que cantó en toda el área de estudio cada semana se sumaron los números más altos registrados para cada zona en un día

de esa semana. Al ser los machos de IV-V muy escasos (máximo de 2 individuos cantando en una semana), se juntaron los machos de III-IV y IV-V en una única categoría de machos de estrofas largas para el análisis de la variación en el número de machos que cantaba a lo largo de la estación reproductora.

Para el análisis de los cambios en la actividad de canto en los machos reproductores entre distintas fases del ciclo, se ha considerado si cada macho cantaba o no el primer día de cada fase que se permaneció al menos una hora de la mañana observando su área de campeo. Se han considerado las siguientes fases del ciclo reproductor: (1) pre-fértil, desde la detección del macho (o desde el 28 de Febrero si fue detectado antes de esta fecha) hasta 6 días antes del comienzo de la puesta; (2) fértil, que se divide en dos subfases distintas: (a) pre-puesta (desde 5 hasta 1 días antes del comienzo de la puesta), y (b) puesta; (3) incubación (después de completar la puesta); (4) pollos pequeños (pollo mayor de 1-8 días de edad); (5) pollos grandes (desde 9 días de edad hasta la salida del nido); y (6) intento reproductor terminado (después del vuelo de los pollos o del fracaso de la puesta). Aunque la duración media del almacenaje de esperma en las aves es mayor de 5 días, por muchas razones las posibilidades de que un espermatozoide fertilice un huevo disminuyen conforme aumenta el tiempo transcurrido entre la cópula y la fertilización (Birkhead y Møller 1992), por tanto se ha considerado que el período fértil empieza cinco días antes del comienzo de la puesta para asegurar que la única medida realizada coincida con una fase de alta fertilidad. Se han distinguido dos subfases dentro del período fértil: pre-puesta y puesta, ya que las hembras normalmente comienzan la incubación entre el primer y tercer huevo (Bussman 1950, Cramp 1985, Gupta y Ahmad 1993, observación personal), por lo que permanecen en el nido durante la puesta, lo que condiciona la forma en que el macho puede realizar la guarda de la hembra.

Además de anotar los cantos de los machos anillados (ver métodos generales), se grabaron cantos espontáneos de 16 machos, utilizando un radio casete SONY WM-GX90 conectado a un micrófono Sennheiser K3-U (3 machos), o una cámara de vídeo SONY CCD-TRO5E PAL (13 machos). De estos cantos se tomaron medidas de la duración en tiempo real de la longitud de estrofa y la pausa entre estrofas. Las mediciones se realizaron sobre los cantos editados en gráficos de intensidad-tiempo en un ordenador PowerMacintosh por medio de la aplicación SoundEdit 2.0.5. Para estas mediciones se seleccionaron sectores del canto que no

mostraban interrupciones aparentes en el ritmo normal. Se midieron entre 2 y 12 estrofas y pausas de cada tipo de estrofa para cada macho.

Como medida de condición física de los machos se utilizó el peso dividido por el tarso.

La longitud de estrofa, estrofas/min, frases/min, y condición física de los machos mostraron distribuciones normales (pruebas de Kolmogorov-Smirnov todas n.s., Sokal y Rohlf 1995).

No hubo diferencias significativas entre años en ninguno de los tres atributos del canto (ANOVA de una vía: Longitud de estrofa: $F_{3,39} = 0.65$, n.s.; Estrofas/min.: $F_{3,38} = 0.46$, n.s.; y Frases/min.: $F_{3,38} = 0.68$, n.s.), ni en la condición física ($F_{3,100} = 1.15$, n.s.), por lo que se analizaron juntos datos de varios años. Para los machos que fueron controlados en más de un año, solo se usaron datos de un año.

Para los análisis se utilizaron las pruebas: correlación de Pearson, correlación de Spearman, de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon y de la probabilidad exacta de Fisher (Sokal y Rohlf 1995). Todos los análisis son de dos colas.

Procedimiento experimental

Se diseñó un experimento de playback para estudiar si los machos normalmente responden a los intrusos cantando (lo que indicaría que el canto es utilizado en las disputas intrasexuales), y si cambian el nivel de respuesta a lo largo del ciclo reproductor (lo que indicaría el tipo de recurso que están defendiendo). Se expuso a los machos a un canto grabado de 5 minutos de duración en cinco estadios diferentes: pre-puesta (estando las parejas formadas pero antes de iniciar la puesta), puesta, incubación, pollos pequeños (el pollo mayor de 4-8 días de edad) y pollos grandes (el pollo mayor de 15-20 días). Los experimentos se realizaron entre el amanecer y las 13:00 h (hora solar), cuando los dos miembros de la pareja estaban juntos alimentándose en el suelo o posados cerca del nido (periodo de pre-puesta), o cuando el macho volaba hacia el nido para alimentar (resto de las fases). El canto se emitió desde dos altavoces preamplificados Elega CD-205 situados juntos, conectados a un radiocasete SONY WM-EX39 por un cable de 30 m. Los altavoces se colocaron en el suelo cerca de algún pequeño árbol o estructura elevada donde los machos pudieran posarse, a unos 50-80 m. de la pareja (pre-puesta), ó 50 m. del nido (resto de las fases).

Se prepararon dos cintas experimentales, cada una con el canto de un macho diferente grabados en 1993 en áreas distintas a aquellas en las que se realizaron los experimentos. Las dos grabaciones experimentales se construyeron repitiendo cinco veces una estrofa de longitud IV y a continuación otras cinco veces una estrofa de longitud III, repitiendo esta serie sucesivas veces hasta conseguir un canto de 5 min. Las pausas entre estrofas se introdujeron en la secuencia de manera que cada estrofa tuviera una duración del 30 % de la de pausa previa. De esta manera las dos cintas tenían la misma longitud media de estrofa, estrofas/min. y frases/min. se utilizó solo una de las cintas para cada ensayo, seleccionada al azar en cada ocasión. No hubo diferencias en la proporción de machos que respondió a cada una de las cintas durante el período pre-puesta (89.9 % y 85.7 %, prueba de Fisher n.s.) y el uso de ambas estuvo equilibrado dentro de cada estadio, por lo que para los análisis se agruparon los ensayos realizados con las dos cintas. En los casos en los que se realizó el experimento a un mismo macho en dos períodos diferentes de su ciclo reproductor se utilizó en cada uno una cinta experimental diferente, para evitar su habituación.

El comportamiento de los machos durante el experimento se observó desde detrás de algún árbol o arbusto a una distancia de 30-40 m. de los altavoces con un telescopio KOWA TSN-4 con un zoom de 20-60x. Se distinguieron tres tipos de respuesta: aproximación del macho a los altavoces, canto del macho, o ataques del macho a la hembra (cuando el macho persiguió agresivamente a la hembra). Los ensayos del estadio pre-puesta se realizaron en 1994, y los del resto de estadios en 1995. No hay razones para pensar que el nivel de respuesta sea afectado por efectos del año, ya que 1994 y 1995 tuvieron climatologías muy similares, y no hubo diferencias entre años en los atributos del canto ni en la condición física de los machos (ver arriba), por lo que se considerará que las diferencias observadas en la respuesta se debieron al efecto de las fases reproductoras distintas.

RESULTADOS

Estructura del canto

La duración media tanto de las estrofas como de la pausa previa a ellas aumentó con el número de frases por estrofa (duración de la estrofa: $r_{s27} = 0.92$, $p < 0.0001$; duración de la

pausa: $r_{s24} = 0.38$, $p = 0.06$, Tabla 1). La duración media de las pausas situadas antes del tipo de estrofa más largo en cada macho fue mayor que la de las situadas antes de su tipo de estrofa más corto (prueba de Wilcoxon: $z = 2.98$, $p < 0.003$, $n = 12$), y estrofas/min. fue menor cuanto mayor fue la longitud de estrofa en los machos ($r_{35} = -0.55$, $p < 0.002$).

Tabla 1.- Estadísticos descriptivos para la población, de la duración media de cada tipo de estrofa y de la pausa previa (en segundos) en los diferentes machos. N = número de machos.

Tipo de estrofa	Duración de la estrofa					Duración de la pausa				
	Media	SD	MIN	MAX	N	Media	SD	MIN	MAX	N
II.....	0.30	0.04	0.26	0.38	10	1.57	0.21	1.21	1.70	6
III....	0.49	0.04	0.44	0.58	15	2.15	0.42	1.34	2.97	13
IV.....	0.66	0.05	0.60	0.73	5	1.89	0.39	1.31	2.21	4
V.....	0.80	0.00	0.80	0.80	2	2.26	—	—	—	1

Parámetros del canto

Se registraron cantos espontáneos producidos antes de la puesta y con 20 ó más estrofas de 37 machos (Tabla 2), y más de un canto por macho en 25 de ellos. Hubo diferencias significativas entre individuos (analizado solo para los machos con más de un canto) en los tres parámetros del canto medidos (ANOVA de una vía: Longitud de estrofa: $F_{24,69} = 19.51$, $p < 0.0001$; Estrofas/min: $F_{24,64} = 3.05$, $p < 0.001$; y Frases/min: $F_{24,64} = 3.93$, $p < 0.0001$).

Tabla 2.- Estadísticos descriptivos de las tres variables de canto en la población estudiada. N = número de machos.

	MEDIA	SD	N	MIN	MAX
Longitud de estrofa	3.24	0.60	37	2.06	5.02
Estrofas por minuto	21.24	4.18	36	14.67	33.17
Frases por minuto	67.40	11.46	36	43.56	90.66

La longitud media de estrofa de los machos de los que se obtuvieron cantos con al menos 20 estrofas varió entre 2.06 y 5.02 frases por estrofa (Tabla 2). La longitud de las estrofas

utilizadas por los machos en sus cantos varió entre 2 y 6 frases por estrofa. La mayoría de los machos (76.7 %) produjo estrofas de solo una o dos longitudes, y el resto 23.3 % estrofas de tres longitudes (Tabla 3). Todos los machos que cantaron estrofas de más de una longitud usaron

Tabla 3.- Número y porcentaje de machos que cantó los distintos rangos de longitud de estrofa antes de iniciar la puesta.

	Rango de estrofas								
	1 ó 2 Tipos de estrofa					3 Tipos de estrofa			
	II-III	III	III-IV	IV-V	TOT	II-IV	III-V	IV-VI	TOT
N machos...	16	1	14	2	33	3	5	2	10
% machos...	37.2	2.3	32.6	4.6	76.7	7.0	11.6	4.7	23.3

estrofas de tamaños consecutivos (Tabla 3). En todos los casos en que un macho utilizó tres tipos de estrofa dominaron uno o dos de los tamaños, constituyendo más del 90 % del total de estrofas (Tabla 4).

Tabla 4.- Porcentaje de utilización de las distintas longitudes de estrofa por los machos que cantaron estrofas de tres tipos diferentes.

Macho	Longitud de estrofa					N Estrofas
	II	III	IV	V	VI	
1.....	20.0	79.7	0.3	-	-	814
2.....	3.5	94.0	2.5	-	-	318
3.....	1.3	94.8	3.9	-	-	77
4.....	-	53.3	42.4	4.3	-	852
5.....	-	33.2	66.6	0.2	-	374
6.....	-	6.3	93.3	0.4	-	463
7.....	-	3.9	69.2	26.9	-	26
8.....	-	1.5	95.5	3.0	-	67
9.....	-	-	96.4	3.3	0.3	338
10.....	-	-	5.0	91.0	4.0	101

Distribución temporal de la actividad de canto

Patrón diario

La actividad del canto de las Abubillas se concentró principalmente durante la mañana, aunque los niveles máximos se alcanzaron más de una hora después de la salida del sol (Fig. 1).

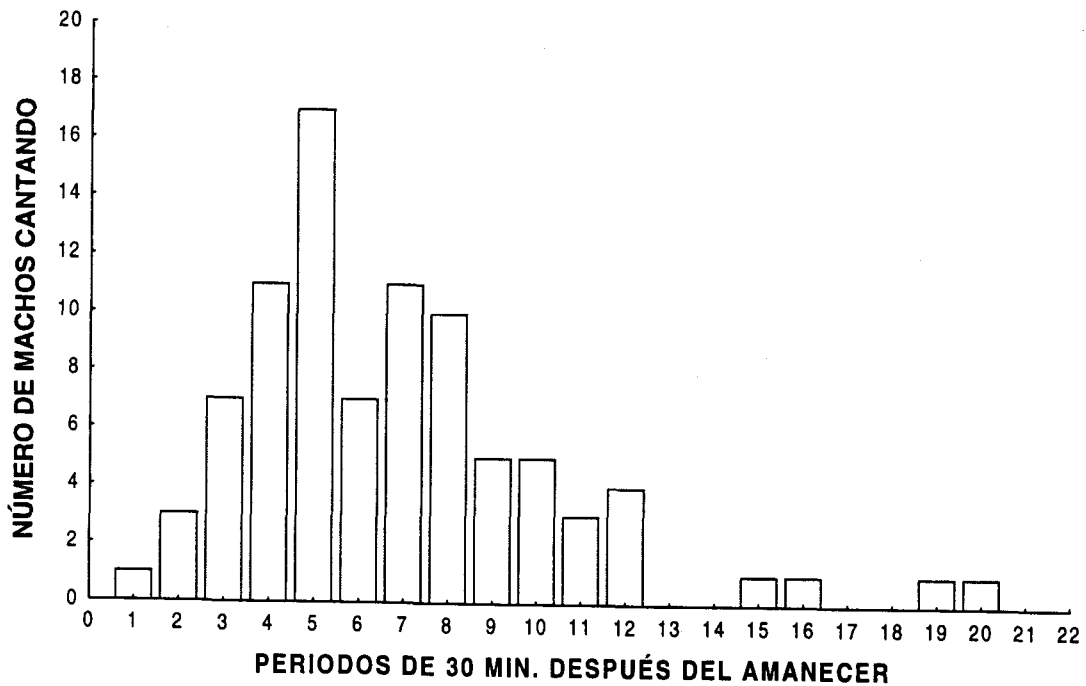


Fig. 1.- Número total de machos que se escuchó cantar en periodos sucesivos de 30 minutos después del amanecer. Los datos son la suma de los machos escuchados en 20 días diferentes de 1995 en los que se permaneció en el área de estudio desde el amanecer hasta el anochecer.

Variaciones en el ciclo reproductor

La actividad del canto fue muy alta en la fase pre-puesta, tanto antes de como durante el período fértil (Fig. 2). Sin embargo hubo un marcado descenso después del comienzo de la puesta, y mantuvieron niveles muy bajos desde finalización de la puesta hasta el vuelo de los pollos (comparaciones con el período pre-fértil, pruebas de Fisher $p < 0.002$ para puesta,

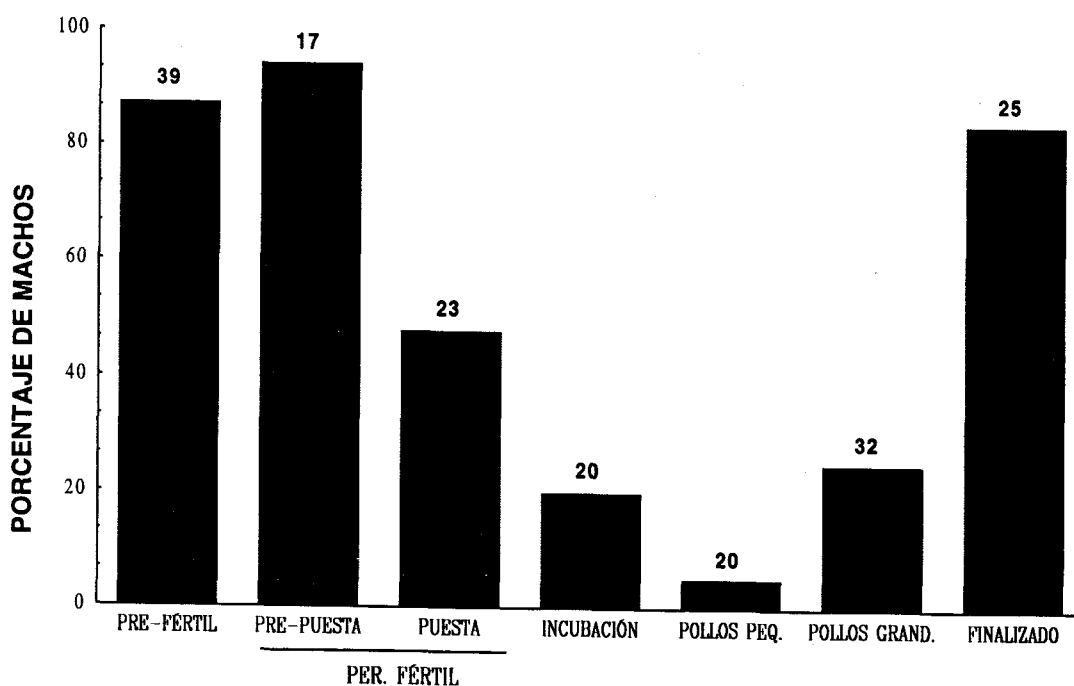


Fig. 2.- Número de machos reproductores que cantó durante una visita de más de una hora por la mañana en diferentes fases del ciclo reproductivo. En la fase de pollos pequeños el mayor tenía entre 1 y 8 días, y en la de pollos grandes más de 8 días. Se indica el número de machos visitados en cada fase.

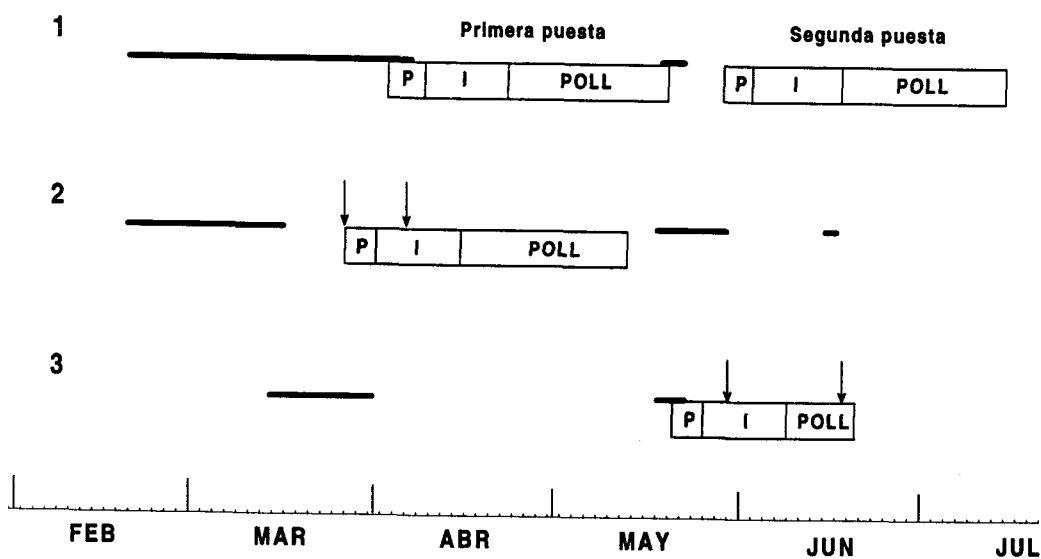


Fig. 3.- Periodos de actividad de canto de tres machos en relación con su fenología reproductora en 1992. La línea negra indica el periodo durante el que el macho cantó en todas las ocasiones en las que fue visitada el área de estudio. Las flechas marcan los días aislados en los que se escuchó cantar al macho en respuesta a otros machos que cantaron. P = puesta, I = incubación, POLL = pollos en el nido.

UNIVERSIDAD DE CALDAS
 18 JUN 1997
 COMISION DE ECOLOGIA
 60

incubación, pollos pequeños y pollos grandes). La actividad del canto aumentó de nuevo después de terminar el intento reproductor, mostrando entonces valores similares a los del período pre-fértil (prueba de Fisher n.s.), (Fig. 2). Este patrón de cambios en la actividad de canto a lo largo del ciclo reproductor es corroborado por el encontrado en tres parejas controladas más intensamente (Fig. 3). Incluso durante el período pre-puesta la actividad fue menor después de la formación de las parejas (observación personal). Desde este momento hasta la puesta, el macho y la hembra normalmente se movieron juntos, y el macho solo cantaba cuando la hembra no estaba con él o un macho diferente cantó cerca.

Los resultados del experimento de playback mostraron que no solo el canto espontáneo, sino también la respuesta a los machos intrusos es menor después de la puesta del primer huevo. Durante el período de pre-puesta el 87.5 % de los machos respondió al canto experimental, en la mayoría de los casos cantando (81.25 %, Fig. 4). En el resto de estadios la respuesta fue mucho menor (Fig. 4). Las frecuencias de respuesta durante la puesta, incubación y pollos grandes

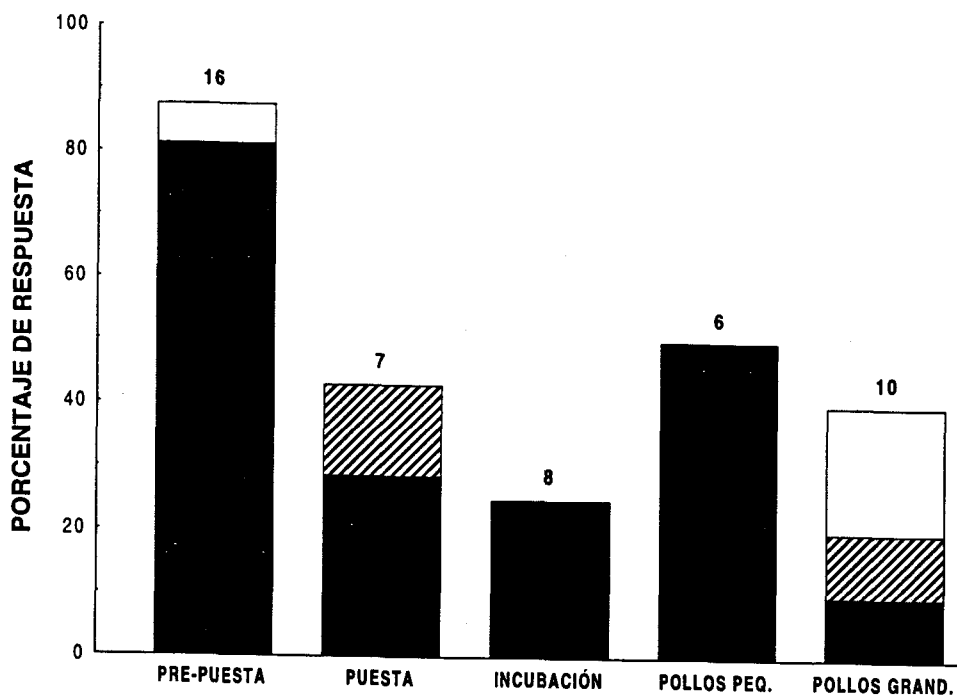


Fig. 4.- Porcentaje de machos que respondió al canto experimental en diferentes fases del período reproductor. En la fase de pollos pequeños el mayor tenía entre 4 y 8 días, y en la fase de pollos grandes entre 15 y 20 días. Negro = responde cantando, trama rayada = sólo se aproxima, blanco = ataca a la hembra. Se indica el número de machos a los que se les realizó el experimento en cada fase.

difirieron significativamente de la del período pre-puesta (pruebas de Fisher, todas $p < 0.05$), y la frecuencia de respuesta en la fase de pollos pequeños se aproximó a la significación (prueba de Fisher $p = 0.10$). Algunos machos que respondieron cantando lo hicieron después de aproximarse a los altavoces (6 en pre-puesta, 2 en incubación, y 1 en cada una del resto de las fases), por tanto, al menos en estos casos, el canto parecía ser dirigido principalmente hacia el intruso.

Asociación espacial entre la actividad de canto y los recursos

No hay evidencias de que las Abubillas defiendan territorios de alimentación. Por el contrario los lugares de alimentación suelen estar situados lejos del nido (hasta 800 m. según nuestros datos no publicados, hasta 2 km. según Cramp 1985), y más de un macho pueden usar el mismo área por lo que el canto no se utiliza con ese fin. Respecto a los nidos, durante la fase pre-puesta los machos cantaron desde una gran variedad de posaderos, con frecuencia bastante distantes del nido posteriormente utilizado. Sin embargo en ocasiones cantaron desde posaderos cercanos a nidos disponibles. De 16 registros de machos cantando en el nido, solo en un caso los dos miembros de la pareja estaban juntos y en este caso, el canto comenzó cuando un intruso se aproximó a ellos. En las restantes 15 ocasiones el macho estaba solo. De las 15, en 8 casos en los que fue atraída una hembra el macho dejó de cantar cuando ella llegó. De los 7 restantes, en un caso el macho cantaba con una presa en el pico y por tanto probablemente llamaba a su hembra, en 2 el macho había atraído a una hembra a otro posadero un momento antes, y en 4 los machos estaban aún emparejados. Por tanto, los cantos desde posibles nidos son usados principalmente para atraer hembras.

Avanzada la estación reproductora los machos no emparejados normalmente cantaron desde posaderos elevados situados en la periferia de las áreas principales de reproducción (principalmente en lo alto de los acantilados de arcilla que rodean las vegas, o en árboles en las lomas más altas de la zona), lejos de recursos como los lugares de alimentación y huecos útiles para la nidificación. Sin embargo, cuando una hembra emparejada perdió a su pareja, su puesta, o iba a comenzar la segunda puesta, con frecuencia se congregaron varios de estos machos

alrededor de su nido. Se registraron estas congregaciones en 15 ocasiones (incluyendo cada nido sólo una vez), en las que estuvieron involucrados 29 machos sin contar al dueño del nido (1.9 ± 0.9 , min = 1, max = 4).

Cambios en el tipo de machos que cantó a lo largo de la estación

Los machos comenzaron a cantar la primera semana de Febrero, y desde ese momento su número aumentó rápidamente (Fig. 5). Los machos de estrofas largas (III-IV ó IV-V) comenzaron a ser abundantes muy pronto (en la sexta semana en 1992, en la tercera en 1993). A partir de ese momento su número tendió a descender a medida que aumentaba el número de puestas iniciadas (correlación entre el número de machos cantando y número acumulado de puestas iniciadas, 1992: entre la 6ª y 14ª semanas, $r_{s8} = -0.73$, $p < 0.04$; 1993: entre la 3ª y 14ª semanas, $r_{s11} = -0.90$, $p < 0.001$). La actividad de canto de este grupo aumentó de nuevo justo antes del inicio de las segundas puestas (Fig. 5). Por tanto, el canto de los machos de estrofas largas estuvo asociado a las diferentes fases del ciclo reproductor. Los machos reproductores tienden a disminuir su actividad de canto después de que sus hembras comiencen la puesta (Fig. 2 y 3), por lo que aparentemente la mayoría estos machos de estrofas largas eran individuos reproductores.

El número de machos de II-III que cantó fue muy bajo hasta la 10ª semana (1992) o la 8ª (1993), aumentando rápidamente desde ese momento, y manteniendo niveles altos hasta la 18ª, cuando la actividad general de canto en el área comenzó a disminuir (Fig. 5). Por tanto no descendió su número al aumentar el de puestas iniciadas, sino que por el contrario aumentó (1992: $r_{s8} = 0.77$, $p < 0.03$; 1993: $r_{s11} = 0.78$, $p < 0.01$). Así, los machos de II-III cantaron en mayor número en el periodo de la estación en el que las parejas reproductoras se encontraban en la fase de incubación o con pollos en el nido (cuando los machos reproductores rara vez cantan, Fig. 2 y 3), y por tanto una gran parte de esos machos de II-III serían individuos no reproductores.

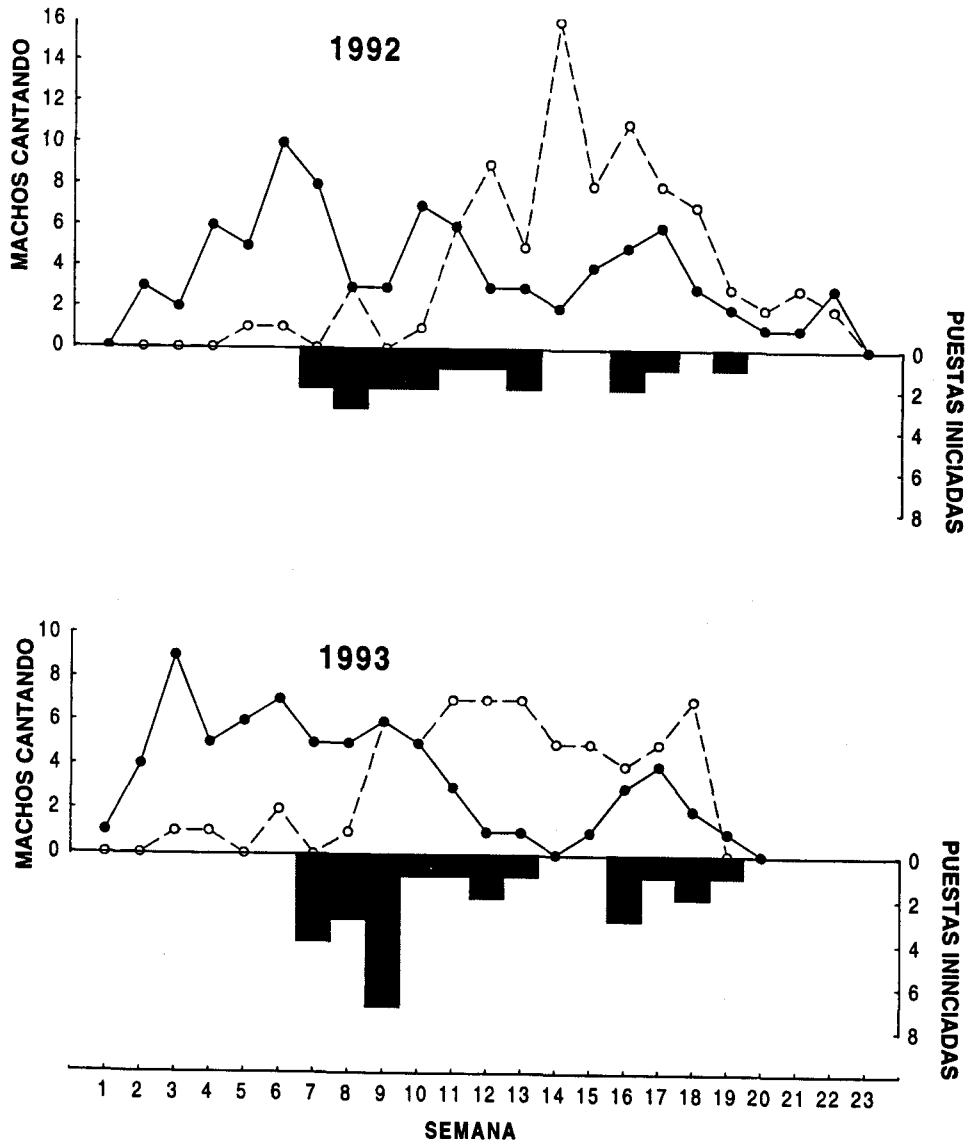


Fig. 5.- Variación del número de machos de cada categoría de longitud de estrofa que cantó a lo largo de dos estaciones reproductoras. Las barras negras muestran el número de puestas iniciadas en cada semana. Los puntos negros son machos de estrofas largas (machos de III-IV o de IV-V). Los puntos blancos son machos de II-III. La semana 1 es la primera de Febrero .

Cambios individuales en la longitud de estrofa

Cambios en la estación

Aunque los machos fueron constantes en el rango de longitudes de estrofa utilizados antes de la puesta (ver arriba), en ocasiones hubo cambios drásticos en el canto de un macho concreto a lo largo de la estación. Los cantos registrados de machos reproductores después del vuelo de sus pollos (machos 2 y 3, Fig. 6), o después de que el nido fuera depredado (macho 1), por tanto cantando para una nueva puesta, mostraron un gran descenso de la longitud de estrofa en comparación con los cantos producidos antes del inicio de la primera puesta. Un descenso similar se produjo en dos de 4 machos no reproductores (individuos 5 y 6, Fig. 6) y en el reproductor número 4 (cuyo nido fue depredado con el primer huevo, y que perdió la hembra) después de pasar un largo periodo cantando continuamente. Esta tendencia a disminuir la longitud de estrofa del canto después de atender un nido o pasar largos periodos cantando resultó

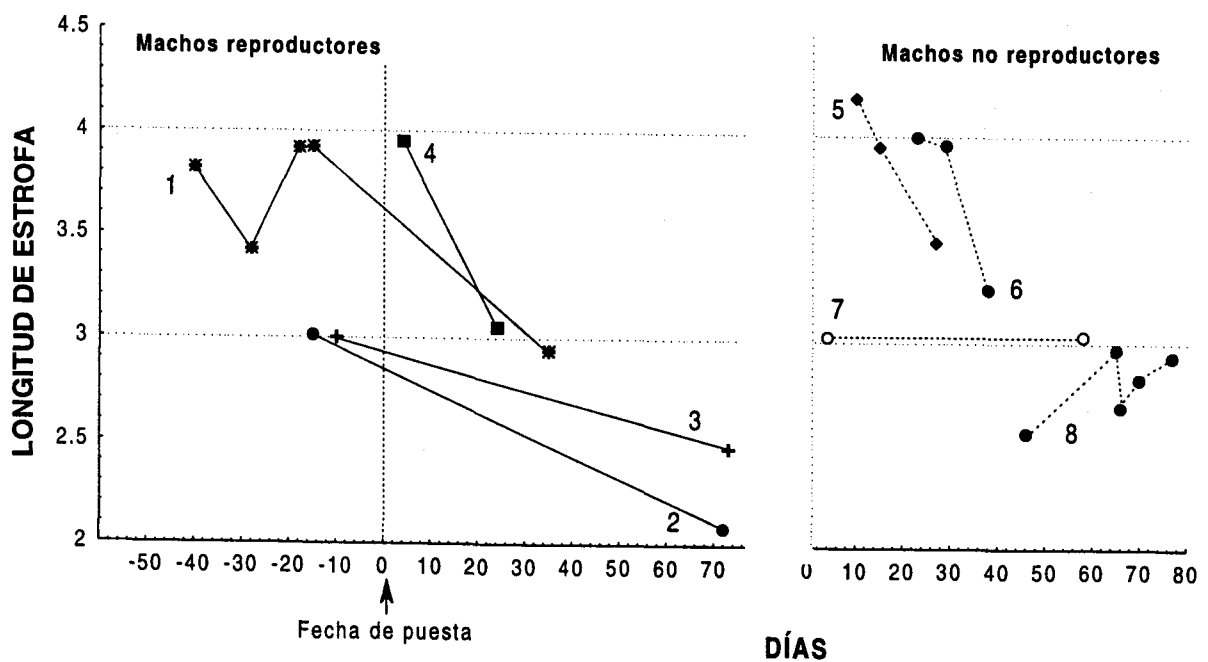


Fig. 6.- Variación de la longitud de estrofa de ocho machos diferentes a lo largo de la estación. Cada individuo queda identificado por un número y una marca diferente. También se indica la fecha de puesta de los machos que criaron.

significativa para los ocho machos de los que obtuvimos registros adecuados, al comparara sus primeros cantos con los últimos (prueba de Wilcoxon, $n = 8$, $z = 2.1$, $p < 0.04$).

En tres de estos machos, (los números 1, 2 y 5), esta reducción supuso un cambio en el tipo de estrofas utilizadas, desde estrofas solo de III y IV, a estrofas de II y III (individuos 1 y 2); o de estrofas solo de IV y V a estrofas de 3 y 4 (macho 5).

Cambios con la edad

Los machos para los que se obtuvieron registros de cantos antes de la puesta en más de un año, no mostraron una tendencia común a aumentar o disminuir la longitud de la estrofa al aumentar la edad (Fig. 7, prueba de Wilcoxon entre el primer y el último año: $z = 0.13$, $n = 5$, n.s.), por lo que este atributo del canto no refleja la edad o experiencia. No obstante algunos machos cambiaron su longitud media de estrofa e incluso los tipos de estrofas utilizadas entre años (por ejemplo los machos A y B en la Fig. 7).

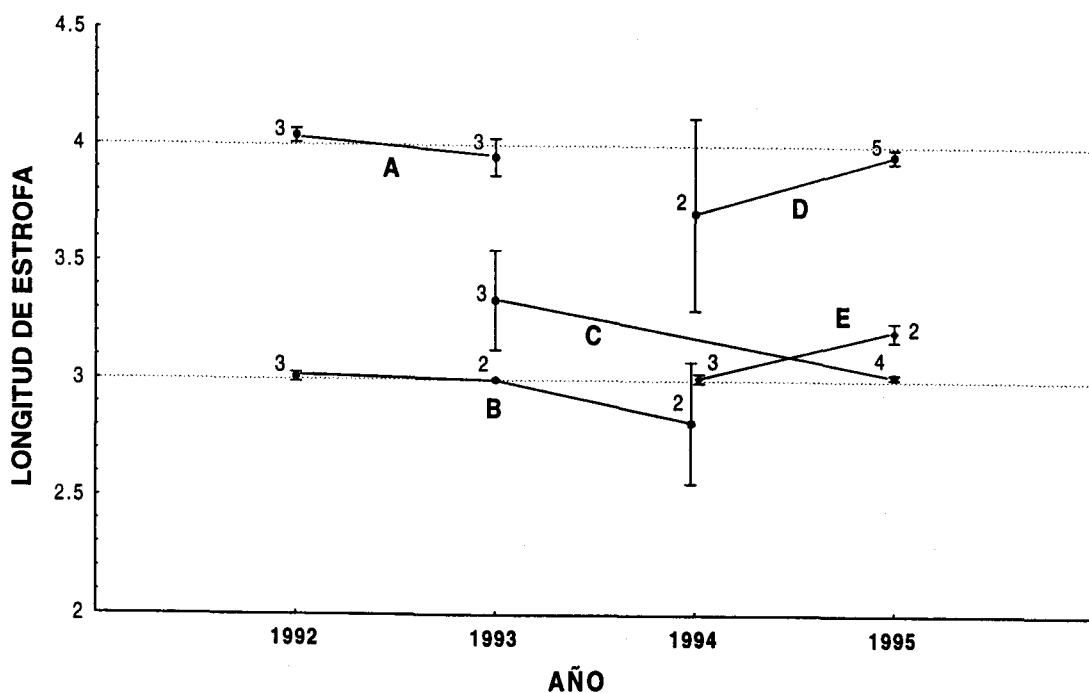


Fig. 7.- Variación en la longitud de estrofa entre años de cinco machos diferentes. Cada macho se identifica con una letra. Se indica el número de cantos que fue registrado de cada uno en cada año .

Anomalías en el canto

En algunas ocasiones, todas o algunas de las frases en una estrofa sonaron afónicas. En otras, aunque los machos realizaron el movimiento de canto (la cabeza hacia abajo, el pico sobre el pecho y el cuello hinchado durante toda la estrofa, con evidente pulsos en cada frase, Cramp 1985), solo algunas de las frases movidas en una estrofa sonaron. De 15 cantos registrados con estos tipos de defectos, solo 2 tuvieron anomalías en todas las estrofas. En los restantes 13 las estrofas anómalas alternaron con las correctas. En los tres machos anillados de los que se obtuvieron registros de cantos con estos fallos, también se registraron cantos normales, tanto antes como después de los defectuosos.

Relaciones entre los atributos del canto y la condición física

La condición física de los machos medida antes de que empezaran a cebar pollos estuvo significativamente correlacionada con la longitud de estrofa de los cantos del período pre-puesta ($r_{18} = 0.50$, $p < 0.04$), pero no con estrofas/min. ($r_{17} = -0.42$, n.s.), frases/min. ($r_{17} = 0.09$, n.s.), ni duración media de los cantos ($r_{17} = -0.36$, n.s.).

DISCUSIÓN

Función del canto

Función intrasexual

Una función intrasexual del canto puede ser la defensa de territorios de alimentación o de sitios para nidificar. Nuestros resultados de que las Abubillas reducen la actividad de canto después de que las hembras comiencen a poner, que el canto de los machos no reproductores no esté asociado a ningún recurso material, y que los cantos desde los nidos se detengan cuando llega una hembra sugiere que en esta especie el canto no se utiliza con ese fin.

Otra posible función intrasexual del canto sería defender la hembra de los machos intrusos (guarda de la hembra). El canto podría cumplir esta función a través del "anuncio de la

fertilidad de la pareja" (Møller 1988, 1991), o produciéndose en respuesta a intrusos que se encuentren cerca. En este estudio no se ha medido la cantidad de canto producido por los machos, por lo que no podemos evaluar en detalle la hipótesis del "anuncio". Sin embargo, nuestras observaciones no apoyan esta hipótesis de la función del canto, ya que después de emparejar, los machos dejaron de producir cantos espontáneos cuando su hembra se encontraba con ellos (observación personal), y la actividad de canto decreció drásticamente durante la puesta, cuando las hembras eran aún fértiles. La ausencia de anuncio de la fertilidad en esta especie podría estar relacionado con el hecho de que después de emparejar, los machos ceban a la hembra con frecuencia, y siempre antes de cada cópula. Las cópulas normalmente tienen lugar cerca del nido, y el macho normalmente captura presas grandes para la hembra lejos del nido, dejando mientras sola a la hembra. Anunciar la fertilidad de la hembra en estas condiciones sería claramente desventajoso (Møller 1991) ya que es imposible defenderla en los momentos más críticos.

Nuestras observaciones de los comportamientos de los machos, y los resultados del experimento de playback muestran que suelen responder a los intrusos cantando. Algunos de los cantos de respuesta al playback probablemente eran dirigidos sobre todo hacia el intruso, puesto que el canto se produjo después de acercarse al altavoz. El resultado de que el nivel de respuesta decreciera de forma acusada después comenzar la puesta (cuando las hembras empiezan a permanecer en el nido) indica que las respuestas durante el periodo pre-puesta son principalmente una manera de defender la hembra.

Función intersexual

Los resultados de que (1) los machos reproductores reducen la actividad de canto después de que las hembras comiencen a poner, (2) después de emparejar no cantan espontáneamente, (3) los machos no emparejados continúan cantando durante toda la estación reproductora, y (4) los machos se concentran cantando alrededor de hembras disponibles, apoyan la hipótesis de que la principal función del canto del macho en la Abubilla es atraer hembras.

En conclusión, el canto de la Abubilla parece tener una doble función de atracción de hembras y defensa de la hembra.

Longitud de estrofa y calidad del macho

Significado de la longitud de estrofa

Se ha mostrado que en una especie de ave migradora, los individuos que llegan pronto a las áreas de cría en primavera son de mejor calidad fenotípica que los que llegan más tarde (Møller 1994). Las primeras Abubillas que cantaron en el área de estudio eran machos de estrofas largas. Este resultado, junto con la relación significativa encontrada entre la longitud de estrofa y la condición física de los machos, confirma que este atributo del canto proporciona información acerca de la calidad fenotípica del macho. No hubo una tendencia a aumentar o disminuir la longitud de estrofa de machos concretos en años sucesivos, por lo que este aspecto del canto no proporciona información acerca de la edad o experiencia del individuo.

Variabilidad fenotípica

La variación fenotípica de la longitud de estrofa en la Abubilla se ha mostrado en este estudio a través de los cambios producidos en el canto de individuos concretos a lo largo de la estación reproductora y entre estaciones reproductoras diferentes. Estos cambios no fueron solo en la proporción de uso de las diferentes longitudes de estrofa, sino también en los tipos de estrofa utilizados. Por tanto es claro que los factores ambientales pueden afectar a la longitud de estrofa de un macho.

Costes de la longitud de estrofa

Durante el periodo pre-puesta las Abubillas cantaron usando solo dos o tres tipos de estrofa, siempre de tamaños consecutivos, mientras que el rango de longitudes encontrados en la población incluye cinco tipos (desde longitud II a longitud VI). Este hecho sugiere que existe alguna restricción que impide a los machos usar un rango de longitudes mas amplio. Los machos que utilizan una determinada longitud de estrofa pueden usar estrofas más cortas (como muestran los cambios encontrados en algunos machos a lo largo de la estación), pero parecen incapaces de cantar con estrofas más largas. Los machos de Abubilla deberían producir estrofas

de al menos longitudes III y IV, ya que los cantos con estos tipos de estrofa son más efectivos atrayendo hembras que los de II y III (Capítulo VI), por lo que debe existir algún tipo de coste que limita la producción de estrofas largas.

Se han propuesto distintos tipos de coste que podrían afectar al canto y otras señales vocales: disminuir el tiempo disponible para la alimentación (Reid 1987, Hutchinson et al. 1993), aumentar el riesgo de depredación (Ryan et al. 1982, Yasukawa 1989, Horn et al. 1995), costes sociales (es decir, riesgo de continuos enfrentamientos con los rivales, Horn et al. 1995), costes energéticos (Gottlander 1987, Ryan 1988, Hutchinson et al. 1993, Eberhardt 1994, Horn et al. 1995), y otras limitaciones fisiológicas (Lambrechts y Dhondt 1988, Ryan 1988).

Nuestros resultados sugieren que son costes energéticos u otros fisiológicos los que limitan la producción de estrofas largas en la Abubilla:

1) Las anomalías del canto redujeron la longitud de estrofa efectiva (audible) del canto de los machos, por tanto, la limitación fisiológica que cause esos defectos podría implicar un coste del canto que se reflejaría en la longitud de estrofa. El hecho de que los machos con cantos anómalos también fueron capaces de producir cantos normales descarta que los defectos se debieran a alguna deficiencia anatómica o fisiológica de los individuos, y muestra que se trataba de un cambio temporal en su capacidad.

2) Los machos redujeron su longitud media de estrofa avanzada la estación reproductora. Esta reducción podría deberse en un cambio en la motivación o en la capacidad. Creemos que la motivación es una causa improbable, principalmente en los machos 1, 4, 5, y 6 (Fig. 6), ya que no habían conseguido reproducirse con éxito. Hemos registrado seis casos en los que machos que perdieron su hembra (4 casos) o aún estaban sin emparejar (2 casos), consiguieron una hembra tarde en la estación, en fechas similares a aquellas en las que los machos de la Fig. 6 redujeron su longitud de estrofa (entre mediados de Abril y finales de Mayo). Por tanto parece que los machos de la Fig. 7 aún tenían oportunidades de emparejar y no deberían disminuir su motivación, y en consecuencia que la reducción de la longitud de estrofa estuvo motivada por cambios en la capacidad de producir estrofas largas debido a ser costosas. De entre los posibles costes asociados a las señales, solo es esperable un aumento a lo largo de la estación en los fisiológicos y energéticos (los relacionados con la condición física de los individuos), y por tanto estos deben ser los que expliquen esos cambios en la longitud de estrofa. En los machos 1, 2 y 3, la reducción se produjo después de haber realizado actividades de gran coste energético

cuidando de un nido. El cambio podría ser atribuido al hecho de que después del esfuerzo reproductor los machos estuvieran en peor condición física que cuando cantaron antes de la primera puesta. Los machos 4, 5 y 6 no habían alimentado pollos siendo sus principales actividades comer y cantar, lo que sugiere que en estos machos el descenso se debió a la gran cantidad de tiempo que habían cantado.

Incluso si una de las razones de la reducción de la longitud de estrofa fuera un descenso en la motivación, sólo un mayor coste asociado a las estrofas largas podría explicar que los machos usen estrofas cortas cuando están menos motivados.

3) Las pausas previas a las estrofas largas fueron más largas que las previas a las estrofas cortas para el mismo macho. Este hecho podría deberse a restricciones energéticas si, como sugirieron Wells y Taigen (1986) para el anuro *Hyla versicolor*, hay un límite en gasto energético por minuto que no puede ser superado en un esfuerzo de canto continuado, por lo que un aumento en la duración de la llamada (longitud de estrofa en este caso) requeriría una disminución paralela de la velocidad de canto (llamadas o estrofas por minuto), como ha mostrado la relación negativa encontrada entre la longitud de estrofa y estrofas/min.

Estos resultados sugieren que la longitud de estrofa en la Abubilla es costosa, aunque parece difícil de entender por qué las estrofas largas, que se diferencian de las cortas solo en una o dos frases, podrían ser tan costosas de producir para los machos en peor condición.

Los costes energéticos del canto en las aves se relacionan con la cantidad de canto producido (tiempo cantando o cantos/minuto) (Eberhardt 1994, Horn et al. 1995). En el paseriforme *Thryothorus ludovicianus*, este coste es mayor que el de otras actividades comunes en pájaros excepto el vuelo (Eberhardt 1994; pero véase Gaunt et al. 1996 y Eberhardt 1996), sin embargo en los gallos *Gallus gallus*, el coste fue bajo (Chappell et al. 1995, Horn et al. 1995). Por tanto, no se pueden hacer generalizaciones acerca del coste energético del canto en relación a otras actividades en las aves, aunque está claro que aumenta con la cantidad y velocidad de canto producido. En cualquier caso, si el canto supusiera costes energéticos importantes en la Abubilla, estos costes aumentarían con el tiempo dedicado a cantar en un día y frases/minuto, es decir la cantidad de canto producida en un período de tiempo determinado, pero serían los mismos al producir la misma cantidad de canto (frases/min.) con diferentes longitudes de estrofa. Sin embargo, solo la longitud de estrofa se correlacionó significativamente con la condición física. Por tanto, las limitaciones no parecen estar asociadas con la cantidad de sonido

producido, sino con la producción de ese sonido en estrofas largas. Wells y Taigen (1986) sugirieron que la producción de una cantidad de sonido en llamadas largas incrementaría el coste debido a que éstas conducirían a una reducción más rápida del glucógeno almacenado en los músculos utilizados para el canto, produciendo así fatiga muscular. Los machos que utilizan llamadas cortas (un ejercicio "intermitente") podrían estar usando oxidación de ácidos grasos, posponiendo así la reducción de glucógeno muscular y aumentando la resistencia (Wells y Taigen 1986).

En este capítulo hemos mostrado que el canto en la Abubilla funciona tanto en el contexto intrasexual como en el intersexual, y que la longitud de estrofa está sujeta a variaciones fenotípicas y refleja la condición física. Además, varios resultados sugieren que aumentar la longitud de estrofa es costoso energética o fisiológicamente. Todos estos hallazgos apoyan la hipótesis de que la longitud de estrofa en la Abubilla es una señal honesta de la calidad fenotípica del macho, aunque sigue siendo una incógnita cuál es el coste real asociado a la producción de estrofas largas.

**CAPÍTULO VI. - LOS CANTOS CON ESTROFAS
LARGAS ATRAEN MÁS HEMBRAS QUE LOS DE
ESTROFAS CORTAS. UN EXPERIMENTO DE
PLAYBACK**

INTRODUCCIÓN

Es ampliamente aceptado que en las aves el canto afecta al éxito de emparejamiento de los machos, ya sea a través de la competencia intrasexual (los ganadores obtendrían recursos en los que las hembras basan su elección), o directamente atrayendo hembras (Searcy y Andersson 1986, Catchpole y Slater 1995). Esta segunda posibilidad implica que el canto debería ser capaz de atraer hembras en ausencia de otros atributos del macho, y también que las hembras basarían su elección de un macho particular en características del canto. El sonido se transmite a grandes distancias desde la fuente, y obviamente el escuchar el canto de una especie indica la presencia de un macho. Por tanto, sería ventajoso para las hembras reconocer los cantos de los coespecíficos y utilizarlo para detectar parejas potenciales, evitando así tener que realizar numerosos viajes para buscarla, lo que supondría importantes costes en consumo de tiempo y energía y riesgo de depredación. Además, si algún atributo del canto proporciona información importante para la elección por la hembra (como calidad del macho del territorio), la hembra podría utilizar directamente ese atributo para elegir un macho, evitando de nuevo los costes de visitar a cada uno de los machos detectados. Estos dos usos del canto del macho por la hembra es probable que se produzcan incluso si el canto tiene una importante función en la competencia intrasexual, ya que en este caso proporciona información al menos acerca de la posición del macho y su calidad, ambos aspectos de importancia para una hembra que busca pareja. Aunque es ampliamente aceptado que las hembras utilizan el canto de esta manera (Searcy y Andersson 1986, Searcy 1992, Catchpole y Slater 1995, Searcy y Yasukawa 1996), hay pocos estudios que hayan demostrado que el canto o alguna de sus características es la variable responsable de la atracción de las hembras. Una demostración clara de que el canto atrae hembras se ha obtenido en cinco especies: Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), Papamoscas Collarino (*F. albicollis*), (Eriksson y Wallin 1986); el tetraónido americano *Centrocercus urophasianus*, (Gibson 1989); Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*, Mountjoy y Lemon 1991); y el chochín americano *Troglodytes aedon*, (Johnson y Searcy 1996). En estos casos la demostración se obtuvo por medio de experimentos de playback en los que fueron atraídas más hembras hacia cajas anidaderas o lugares de un lek (en el estudio del tetraónido) donde se reproducía un canto grabado.

Las evidencias de que los valores altos de un atributo del canto son usados por las hembras para elegir pareja provienen de estudios correlacionales que comparan los valores del atributo en los machos con su éxito de emparejamiento o en la consecución de cópulas fuera de la pareja en poblaciones naturales (por ejemplo Catchpole 1980, Catchpole et al. 1985, Eens et al. 1991, Hasselquist et al. 1996, Mountjoy y Lemon 1996, revisado en Searcy y Yasukawa 1996), y de experimentos con hembras cautivas que se aproximaron, realizaron comportamientos de construcción de nidos o solicitudes de cópula preferentemente hacia uno de dos estímulos reproducidos simultánea o alternativamente (revisado en Searcy 1992, y Searcy y Yasukawa 1996). En la mayoría de estos estudios con individuos en cautividad la respuesta de las hembras fue inducida artificialmente inyectándoles estradiol. El encontrar los dos tipos de resultados para un atributo del canto en una especie se considera como evidencias fuertes de que el canto influencia la elección por la hembra (Searcy y Andersson 1986), aunque se ha sugerido que estos experimentos con estradiol y hembras en cautividad podrían tener algunos problemas de interpretación (Lambrechts 1992, Chilton y Lein 1996, Mountjoy y Lemon 1996). Por tanto sería preferible mostrar las preferencias de la hembra en el campo, cuando buscan pareja de una forma natural. Sin embargo hasta ahora el único estudio disponible que ha realizado experimentos similares con individuos en libertad no obtuvo resultados concluyentes debido al bajo número de hembras que respondieron (Mountjoy y Lemon 1991). Probablemente estos experimentos no se han realizado más frecuentemente porque en estudios sobre la respuesta de los machos hacia cantos experimentales, no se ha encontrado apenas respuesta de las hembras, por lo que los experimentos con individuos en cautividad parecen el método más útil para la mayoría de las especies (Catchpole 1987, Searcy 1992).

En la Abubilla hay varias evidencias de que las hembras prefieren emparejar con machos que cantan usando estrofas largas: (1) existe una correlación entre la longitud de estrofa y la condición física de los machos (Capítulo V), (2) la mayoría de los machos no emparejados que cantaban después del comienzo de las puestas lo hacían con estrofas cortas (Capítulo V), y (3) la longitud de estrofa estuvo correlacionada con la producción de volantones en la estación (Capítulo VII). En este capítulo se evalúa la hipótesis de que los cantos con estrofas largas (con estrofas de longitudes III y IV) son más efectivos atrayendo hembras que los de estrofas más cortas (de longitudes II y III), por medio de un experimento de playback en el que se

reprodujeron simultáneamente en el campo, durante el comienzo de la estación reproductora, dos cantos que diferían en la longitud de estrofa.

MATERIAL Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en 1995 y 1996 en olivares y vegas de la provincia de Granada. Los ensayos se realizaron entre los días 8 y 18 de Marzo (1995), y 12 de Marzo y 9 de Abril (1996), entre las 07:00 h. y las 11:00 h. (hora solar).

Se prepararon dos cantos de distinta longitud de estrofa, uno con estrofa de longitudes III y IV, y el otro con estrofas de longitudes II y III, utilizando el programa SoundEdit para Macintosh (Farallon Computing Inc.) y SoundDesigner II para Macintosh (Digidesign Inc.). Para la elaboración se usó una estrofa de cada longitud seleccionada al azar de entre nueve cantos grabados disponibles de nueve machos distintos de Granada. Se normalizó el volumen máximo de las tres estrofas y se usaron las envolventes naturales (incluidos los intervalos entre frases) para moldear un sonido sintético de tono constante de 0.58 KHz (el valor medio para los nueve machos grabados) por medio del programa SoundEdit. El canto de longitudes 2-3 se construyó con SoundDesigner II repitiendo cinco veces la estrofa de longitud III y a continuación otras cinco veces la estrofa de longitud II. Esta serie se repitió hasta conseguir un canto de 5 minutos de duración. La cinta completa se construyó con cuatro repeticiones de esos 5 minutos de canto separadas por períodos de silencio de 1 minuto. El canto alternativo se construyó de la misma manera, utilizando primero la estrofa de longitud III y a continuación la de longitud IV. Los intervalos entre estrofas se ajustaron a las medias mínimas para las pausas de cada tipo (anteriores a cada tipo de estrofa) encontradas en los 9 machos grabados (1.1 seg. para estrofas de longitud II, 1.3 seg. para estrofas de longitud III, y 1.6 seg. para estrofas de longitud IV). Cada uno de los cantos experimentales se grabó con el mismo volumen en un canal diferente de una cinta magnetofónica, de manera que al reproducirla en un casete estereofónico cada canto sonaba a través de un altavoz diferente.

Al construir los cantos de esta manera se ha controlado por diferencias entre ellos en tono, volumen y calidad del sonido. Al utilizar las pausas medias más cortas para los machos disponibles se han construido cantos con altos niveles de energía dentro de los rangos cantados de forma natural por las Abubillas, y por tanto dos cantos potencialmente atractivos.

Los cantos se hicieron sonar desde dos altavoces D.A.S. Factor 5, conectados con un amplificador con un cable de 50 m. La cinta experimental se reprodujo en un casete SONY WM-GX90 conectado al amplificador. El volumen máximo se estandarizó a 88 dba a 1.5 m. Los altavoces se situaron en el suelo separados por 80-100 m., cada uno cerca de un árbol u otra estructura elevada donde los individuos pudieran posarse, y orientados cada uno hacia el otro. Para cada ensayo, la conexión de cada altavoz a un canal concreto se asignó al azar. La reproducción se iniciaba cuando no habían ningún macho cantando en la proximidad ni ningún individuo detectable en los alrededores. Los distintos ensayos se realizaron en lugares situados al menos a 1 km. de distancia entre sí.

Cada altavoz fue controlado por un observador distinto desde detrás de algún árbol o arbusto situado a unos 50 m., utilizando un telescopio Kowa TSN-4 con un zoom 20-60x. Se registró el tiempo transcurrido desde el comienzo del experimento hasta la llegada de cada individuo, su sexo, la distancia hasta el altavoz más cercano en cada momento y su comportamiento. Además, para los machos se anotó el tipo de estrofas que produjo, en el caso de que cantara durante el experimento. Se sexó a los individuos por el diseño del plumaje: los machos tienen la garganta y el pecho rosado con un tinte anaranjado, y éste color se extiende por el vientre, donde tienen pocas estrías oscuras. Las hembras tienen un babero blanquecino, un tono del pecho más marrón y este color termina antes del vientre y muestra numerosas líneas negras en él (Cramp 1985, observación personal). Se consideró que (1) un individuo había sido atraído a la zona a causa del playback cuando se situó a menos de 50 m de uno de los altavoces o del cable que los unía, (2) un individuo se había aproximado a un altavoz concreto cuando se situó a menos de 20 m de él, y (3) una hembra había seleccionado el canto que sonaba por un altavoz cuando se aproximó a él sin seguir a un macho y cuando no había ningún macho cerca del altavoz. Algunas veces las hembras realizaron su elección después de haber estado cerca de un altavoz con un macho. Se han realizado los análisis tanto incluyendo como excluyendo estos casos ya que la experiencia previa con un altavoz podría influir la elección realizada a continuación. También se han analizado las respuestas excluyendo los casos en los que un macho volaba detrás de la hembra, para evitar la posibilidad de que este comportamiento del macho influenciara la elección de la hembra.

Se han analizado las posibles diferencias en el número y tipo de machos (en relación al tipo de estrofas que cantaron) atraídos por los dos cantos experimentales.

Para los análisis se han usado pruebas binomiales. Al analizar la elección de la hembra se empleó la prueba binomial de una cola, ya que nuestra predicción es que las hembras prefieren cantos con estrofas largas. Para comparar la cantidad de machos atraídos a cada uno de los altavoces, se utilizó la prueba binomial de dos colas, puesto que no había ninguna predicción acerca de su respuesta.

RESULTADOS

Se realizaron 50 experimentos distintos y se atrajo a Abubillas en 36 de ellos. En total se atrajeron 87 individuos (52 machos y 35 hembras), con un máximo de 5 individuos por experimento, 3 machos y 2 hembras (Fig. 1). En 13 de las ocasiones fueron atraídos más de un macho y en 7 más de una hembra (Fig. 1).

Selección por las hembras

Un total de 15 hembras cumplieron los requisitos para considerar que habían seleccionado el altavoz al que se aproximaron (ver métodos). Una de ellas fue primero al altavoz de III-IV y a continuación al de II-III, por lo que no ha sido incluida en el análisis del número total de hembras que seleccionaron un altavoz, pero sí en el que consideró solo la elección en la primera aproximación de las hembras a un altavoz. Hubo significativamente más hembras que seleccionaron el canto de III-IV, al considerar (1) todas las hembras que eligieron (2) las que seleccionaron en su primera aproximación a un altavoz, o (3) las que seleccionaron en su primera aproximación y no eran perseguidas por un macho (Tabla 1). No hubo diferencias en el tiempo que pasaron cerca del altavoz seleccionado ni en la distancia mínima a que se situaron entre las hembras que seleccionaron cada uno de los dos cantos (prueba de la U de Mann-Whitney, $n_1 = 3$, $n_2 = 11$, Tiempo (seg.): $X_1 = 592 \pm 236$, $X_2 = 343 \pm 295$, $z = -1.48$, $p = 0.14$; Distancia mínima (m): $X_1 = 1.17 \pm 0.76$, $X_2 = 4.93 \pm 4.12$, $z = -1.32$, $p = 0.19$). Por tanto, cuando la elección ocurrió, tuvo siempre una intensidad similar, cualquiera que fuera el canto seleccionado.

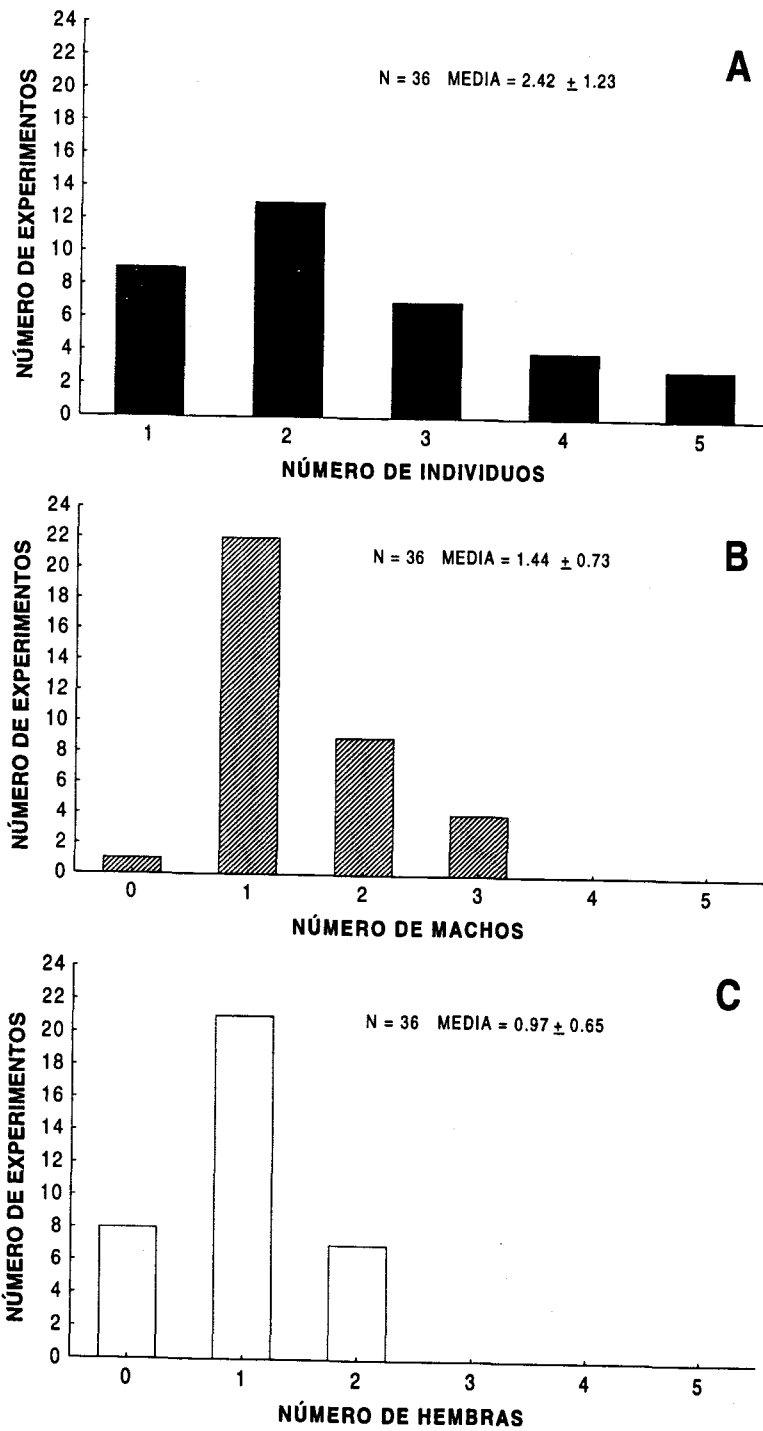


Fig. 1.- Número de individuos (A), machos (B) y hembras (C), que fueron atraídos en los 36 experimentos en los que se aproximó alguna Abubilla. Se muestra el número medio de individuos atraídos por experimento (media ± SD).

Tabla 1.- Número de hembras que seleccionó cada uno de los cantos experimentales (uno con estrofas de II-III frases frente a uno de III-IV frases). Los análisis se han realizado a) usando todas las hembras que se aproximaron sólo a uno de los altavoces, b) utilizando sólo las que seleccionaron un altavoz en su primera aproximación a uno de ellos, y c) incluyendo sólo las hembras que seleccionaron en su primera aproximación y no eran perseguidas por un macho mientras se acercaban. Las probabilidades están basadas en pruebas binomiales de una cola.

	CANTO EXPERIMENTAL		P
	II-III	III-IV	
Todas las hembras.....	3	11	< 0.03
Selección en la primera aproximación.....	2	10	< 0.02
Selección en la primera aproximación y no perseguida.....	2	9	< 0.04

Selección por los machos

No hubo diferencias en el número de machos atraídos por los dos cantos experimentales, ni al considerarlos todos juntos (prueba binomial de dos colas, $p = 0.87$), ni al distinguir los que se aproximaron al altavoz solos ($p = 0.57$) y los que se aproximaron con una hembra ($p = 0.73$, Tabla 2). Se obtuvieron resultados similares para estos tres conjuntos de datos al realizar el análisis solo con los machos que se aproximaron cuando no había ningún otro individuo cerca del altavoz ($p = 0.71$, $p = 0.83$, $p = 1.00$, respectivamente), (Tabla 2). No hubo diferencias en el tipo de respuesta entre los machos de II-III y los de III-IV en ninguno de los análisis (prueba de Fisher, todos los $p > 0.5$), (Tabla 2). Tampoco hubo diferencias en el tiempo que los machos pasaron junto a los altavoces ni en la distancia mínima a la que se situaron, al considerar los que se aproximaron solos por primera vez y sin que hubiera ningún individuo fuera del altavoz (U de Mann-Whitney, $n_1 = 10$, $n_2 = 12$; Tiempo (seg.): $X_1 = 724 \pm 440$, $X_2 = 679 \pm 383$, $z = -0.20$, $p = 0.84$; Distancia mínima (m): $X_1 = 5.75 \pm 6.03$, $X_2 = 2.35 \pm 2.15$, $z = -1.42$, $p = 0.16$).

Tabla 2.- Número de machos que se aproximó a cada canto experimental a) en su primera aproximación, y b) en su primera aproximación sin que hubiera otro individuo cerca del altavoz. Se diferencia si los machos estaban sólo o con una hembra cuando volaron hacia el altavoz, y cuando se obtuvo el dato, el tipo de estrofas usadas por cada macho en su canto.

	MACHO SOLO		CON UNA HEMBRA		TOTAL	
	II-III	III-IV	II-III	III-IV	II-III	III-IV
(a) Primera aproximación.....	12	16	5	3	17	19
Machos de II-III..	4	6	0	0	4	6
Machos de III-IV..	7	6	1	1	8	7
Machos de III....	1	0	0	1	1	1
Canto desconocido.	0	4	4	1	4	5
(b) Primera aproximación sin ningún individuo en el altavoz.....	12	10	4	3	16	13
Machos de II-III..	4	5	0	0	4	5
Machos de III-IV..	7	5	1	1	8	6
Machos de III.....	1	0	0	1	1	1
Canto desconocido.	0	0	3	1	3	1

En varias ocasiones los cantos experimentales atrajeron a más de un macho a la vez. Estas congregaciones fueron similares a otras espontáneas observadas en el campo entre 1992 y 1995:

1) Varias veces se observaron congregaciones naturales en lugares de alimentación o con numerosos posaderos durante la primavera temprana. Los individuos congregados se vieron envueltos en peleas, persecuciones, cantos, y comportamientos de cortejo, después de lo cual cada individuo regresó a su lugar de origen. Estos sucesos normalmente comenzaron cuando más de un macho cantaba cerca, llegando nuevos individuos incluso desde grandes distancias. En algunas de estas congregaciones se observó una hembra aproximarse alternativamente a distintos machos, aunque en otras ocasiones los machos persiguieron a las hembras. Se registraron situaciones de este tipo en 27 ocasiones, siendo 2.8 ± 0.8 el número medio de machos involucrados (mínimo = 2, máximo = 4).

2) Avanzada la estación reproductora, los machos sin pareja con frecuencia se congregaron cantando en los lugares donde había una hembra que había perdido a su macho, su puesta, o iba a iniciar la segunda puesta. Se registró este comportamiento en 15 ocasiones (cada

nido considerado solo una vez) en las que estuvieron involucrados 29 machos, sin contar a los dueños de los nidos (1.9 ± 0.9 , mínimo = 1, máximo = 4), (ver Capítulo 5).

DISCUSIÓN

Respuesta de las hembras

El experimento ha demostrado que el canto de la Abubilla es capaz de atraer hembras en el campo por sí mismo, sin la ayuda de ningún otro atributo del macho. Este resultado en una especie del orden Coraciformes concuerda con los obtenidos en experimentos similares con cuatro especies de Paseriformes (Eriksson y Wallin 1986, Mountjoy y Lemon 1991, y Johnson y Searcy 1996), y una especie de Galliforme (Gibson 1989), y proporciona nuevo apoyo experimental a la generalización de la hipótesis de la función de atracción de hembras del canto de las aves, sugerida hace tiempo (Howard 1920), pero comprobada en pocas ocasiones.

Las hembras de Abubilla seleccionaron preferentemente el altavoz con el canto de estrofas de III y IV. Este resultado apoya nuestra hipótesis de que las estrofas largas son más efectivas en la atracción de hembras que las cortas. Los dos cantos se reprodujeron simultáneamente por tanto las hembras estaban escuchando ambos cuando se aproximaron. Esto implica que cuando dos machos, uno cantando estrofas de longitudes III y IV y el otro con estrofas de II y III, están disponibles en el campo, las hembras utilizan la longitud de estrofa para establecer la preferencia inicial, la mayoría prefiriendo machos con estrofas de longitudes III y IV. Este es un resultado importante, ya que es la primera vez que se demuestra experimentalmente en el campo la preferencia de las hembras por un tipo de canto, en ausencia de otras variables que podrían influir en la elección y confundir la interpretación, como las características del macho o del territorio (revisión de estudios sobre la elección de la hembra basada en el canto en Searcy y Yasukawa 1996). Además, la mayoría de los estudios sobre la elección de la hembra de cantos se han centrado en determinar la influencia del tamaño de repertorio (Searcy y Yasukawa 1996), quizás porque se ha propuesto que la función de atracción de hembras del canto debería predominar en especies con cantos complejos (Catchpole 1980). Sin embargo, es lógico esperar que cualquier atributo que refleje la calidad del macho pueda ser utilizado por las hembras para seleccionar a las mejores parejas (Zahavi 1975), y varios estudios

han proporcionado apoyo a la hipótesis de una elección por la hembra basada en atributos del canto como la longitud del canto, su velocidad o la cantidad producida en el día (revisado en Searcy y Yasukawa 1996). Sin embargo, la posible influencia de la longitud de estrofa en la elección de pareja por las hembras ha sido estudiada muy raramente (Lambrechts 1992), a pesar de que es probablemente el atributo del canto más conspicuo que varía entre distintos machos en especies sin repertorio. En el Carbonero Común (*Parus major*), la única especie en la que se ha estudiado en detalle el significado de la longitud de estrofa, se ha mostrado que ésta refleja la calidad de los machos (Lambrechts y Dhondt 1986). A pesar de esto, al analizar las preferencias de la hembra basadas en la longitud de estrofa, Lambrechts (1992) no encontró diferencias en la respuesta hacia los cantos experimentales, e incluso contrario a lo esperado, una respuesta algo mayor al canto con las estrofas cortas. Este estudio se realizó con hembras en cautividad e implantadas con estradiol, y el autor señaló que el resultado es confuso debido a que no está claro el significado biológico del comportamiento de vibración de las alas por parte de las hembras, utilizado para medir la respuesta (Lambrechts 1992). Por tanto, nuestro estudio parece ser el primero que demuestra la preferencia de las hembras por estrofas largas.

Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que en la Abubilla, las preferencias de la hembra actúan como una fuerza selectiva sobre la longitud de estrofa, al menos favoreciendo a los cantos con estrofas de III-IV sobre los de estrofas de II y III.

Uno de los costes más importantes asociados a la elección de pareja por las hembras es el tiempo consumido en la evaluación de los candidatos (Janetos 1980), y en los enfrentamientos intrasexuales los machos también deberían tratar de evaluar la calidad de los contendientes lo más pronto posible para evitar grandes esfuerzos de canto si no son necesarios. Por lo tanto, se espera que se usen preferentemente las señales fidedignas de calidad que puedan evaluarse más rápidamente. La longitud de estrofa es uno de los atributos del canto más fáciles de evaluar por un receptor que escuche una sección corta de canto, mientras que otros como el tamaño de repertorio o la cantidad de canto producido necesitan períodos de audición más largos. Por tanto, creemos que si la relación entre la longitud de estrofa y la calidad del macho es general en las aves, podría ser una importante señal seleccionada sexualmente en especies con cantos estereotipados que repiten el mismo tipo de canto muchas veces, tanto en los que cantan con variedad "eventual" (Lambrechts 1996) como en las especies sin repertorio. Debido a que la longitud de estrofa está muy influenciada por el tipo de canto producido (Lambrechts y Dhondt

1987), una evaluación correcta de las diferencias entre individuos en la longitud de estrofa solo puede llevarse a cabo cuando los dos cantores utilizan el mismo tipo de canto (Lambrechts y Dhondt 1987). Las especies con variedad eventual como el Carbonero Común, y las que no tienen repertorio como la Abubilla tienen en común que los distintos machos pueden cantar (especies con variedad eventual) o siempre cantan (especies sin repertorio) el mismo tipo de canto, y por tanto un receptor (macho o hembra) puede evaluar fácilmente las diferencias en la longitud de estrofa de distintos machos. En especies con variedad "inmediata" (Lambrechts 1996), los distintos machos raramente producen un mismo canto en una secuencia repetida, y por tanto los receptores no podrían comparar fácilmente la longitud de estrofa de varios individuos.

Respuesta de los machos

La mayoría de los experimentos de playback han sido diseñados para estudiar la respuesta de machos propietarios de un territorio. En esos estudios, realizados con numerosas especies, el macho dueño del territorio, pero no otro macho, respondió aproximándose al altavoz (por ejemplo Dabelsteen y Pedersen 1990, Falls et al. 1990, Weary et al. 1990, Brindley 1991, Albrecht y Oring 1995, Nielsen y Vehrencamp 1995, Smith y Smith 1996). Por el contrario, en los experimentos de playback dirigidos a las hembras que se han realizado en el campo hasta el momento, que siempre tuvieron lugar fuera de territorios ocupados por machos, no se registró atracción de machos (Eriksson y Wallin 1986, Gibson 1989, Johnson y Searcy 1996), excepto en el experimento con Estorninos de Mountjoy y Lemon (1991). Nuestros cantos experimentales atrajeron tanto a machos como a hembras. Las aproximaciones de los machos probablemente no fueron respuestas territoriales, ya que las Abubillas no defienden territorios de alimentación en el Paleártico Occidental, y la defensa del nido solo afecta al propio nido y un pequeño espacio a su alrededor (Cramp 1985, observación personal). Debido a que los Estorninos defienden los nidos y normalmente cantan desde ellos, Mountjoy y Lemon (1991) interpretaron que los machos fueron atraídos hacia lo que consideraron territorios defendidos, como un medio de localizar huecos para la nidificación y conseguir uno arrebatándoselo a su dueño. Aunque las Abubillas en ocasiones cantan desde los nidos, normalmente cantan en otros posaderos alejados de ellos, y por tanto el canto no parece un buen indicador de la presencia de un nido. Además, las

congregaciones espontáneas de machos que hemos observado en el campo en la primavera temprana (ver arriba), nunca tuvieron lugar alrededor de nidos controlados por machos, por lo que no pueden explicarse de la misma manera que en los Estorninos. En el caso de machos emparejados, la aproximación a los altavoces podría ser un método de defender a las hembras. Sin embargo, ninguna de estas posibilidades puede explicar la congregación de hasta tres machos distintos en un área reducida donde ya había dos machos cantando (los cantos experimentales).

Nosotros sugerimos que tanto las congregaciones provocadas por el experimento como las espontáneas observadas en el campo tienen la misma causa, que es que los machos sin pareja se aproximan porque esperan encontrar hembras donde hay varios machos cantando.

Debido a que los machos emparejados responden a los intrusos cantando (ver Capítulo 5), cuando un macho sin pareja canta próximo a una pareja terminan cantando los dos machos cerca. Por el contrario cuando un macho canta solo en un lugar, es probable que sea un macho sin pareja, ya que los machos emparejados no cantan espontáneamente, y por tanto no atraería la atención de otros machos sin pareja. En consecuencia, cuando dos machos cantan cerca uno de otro hay grandes posibilidades de encontrar también una hembra alrededor. Además, como el canto atrae a las hembras (este estudio), es probable que cuantos más machos canten en un lugar más hembras sean atraídas. Todos estos factores podrían estar actuando en un proceso acumulativo para promover la congregación de varios machos que buscan hembras en lugares donde hay varios machos cantando cerca, y podrían explicar las congregaciones que se produjeron alrededor de los altavoces. Estas congregaciones tienen alguna semejanza con los leks (Höglund y Alatalo 1995), ya que tanto los machos como las hembras acuden a ellas aparentemente para conseguir emparejamientos. Los leks se han definido como "un sistema de emparejamiento en el que los machos están más agregados en el hábitat de exhibición disponible de lo que se esperaría de una distribución al azar, y en el que las hembras visitan las congregaciones para obtener cópulas, y no porque haya alimento o sitios para la reproducción en la agregación" (Höglund y Alatalo 1995). Los machos de Abubilla que cantaron en las agrupaciones no estaban defendiendo ningún recurso sino exhibiéndose cerca de otros machos por medio de un comportamiento sexual formado principalmente por el canto. Aunque las congregaciones observadas en la primavera temprana sucedieron en lugares con abundancia de alimento, las provocadas por los experimentos claramente fueron el resultado de los playbacks y

en estos casos las hembras no se acercaron para alimentarse. Además, los leks algunas veces están situados cerca de recursos utilizados por las hembras (Höglund y Alatalo 1995), y estos casos no deberían ser excluidos de los leks a no ser que los machos regulen el acceso a los recursos para conseguir las cópulas (Bradbury 1985, Höglund y Alatalo 1995). Sin embargo, el uso del término lek se ha restringido a los casos en que las hembras visitan la agregación de los machos principalmente para la cópula (Höglund y Alatalo 1995), y en la Abubilla probablemente lo hace para seleccionar un macho para toda la estación reproductora. Se han descrito casos similares de elección de pareja en agregaciones en Gaviotas y Cigüeñas (Bradbury 1981) y debido a los criterios mencionados no se han considerado leks, sino en su lugar un sistema diferente llamado "clubs" (Bradbury 1981). No podemos excluir que las hembras acudan a estas agregaciones de machos para conseguir cópulas fuera de la pareja (que en ocasiones ocurren en las Abubillas, Capítulo IX). Si fuera así, las semejanzas con los leks serían mayores.

Los machos no mostraron preferencia por ninguno de los cantos experimentales. No sería de esperar que se aproximaran más frecuentemente al canto de menor calidad, como sucede en el Estornino (Mountjoy y Lemon 1991). En nuestro caso, (1) si el macho que respondía estaba emparejado y trataba de defender a su hembra, probablemente atacaría primero al contrincante más peligroso que sería el más cercano a la hembra (determinado por el azar en este caso), o el de más calidad. (2) Si el macho que respondía no tenía pareja, probablemente no atacaría ninguno de los altavoces a menos que hubiera comprobado que uno de ellos estaba emparejado con una hembra (lo que no sucede en este caso). Sin embargo, no podemos estar seguros de si los machos que se aproximaron tenían intenciones agresivas porque no les proporcionamos un modelo de macho al que pudieran atacar.

**CAPÍTULO VII.- INFLUENCIA DE LA LONGITUD DE
ESTROFA EN LOS ENFRENTAMIENTOS ENTRE
MACHOS**

INTRODUCCIÓN

El canto de las aves cumple un papel importante en la competencia entre machos por los recursos, como territorios o hembras, y en muchos estudios se ha probado que las características del canto como el tamaño de repertorio o la cantidad de canto producida afectan al desenlace de los enfrentamientos (Weeden y Falls 1959, Falls 1969, 1987, Peek 1972, Göransson et al. 1974, Krebs 1977, Smith 1979, Yasukawa et al. 1980, Mace 1987, Stoddard et al. 1988, McDonald 1989, Westcott 1992, Langmore 1996, Luschi y del Seppia 1996). La influencia de estas características del canto en los enfrentamientos se debe a que reflejan la calidad de los machos o sus intenciones y por tanto sirven a los rivales para evaluar el peligro potencial de una pelea. El método más utilizado para comprobar si los machos utilizan un atributo del canto en contextos de competencia intrasexual, consiste en presentarles en el interior de sus territorios grabaciones de distintos cantos que difieren en ese atributo, y comparar el tipo y nivel de respuesta generado por las distintas cintas (por ejemplo Adhikerana y Slater 1993), o presentarles un solo canto y relacionar la respuesta con características del canto de los individuos experimentales (por ejemplo McGregor 1987). En todas las especies en las que se han realizado estos experimentos los machos defienden territorios, por lo que la respuesta se ha considerado como defensa del territorio, y el único requisito para que un macho pueda ser usado como experimental es que posea un territorio.

En la Abubilla no hay defensa de territorios de alimentación (Cramp 1985, observación personal), y sólo con baja frecuencia se utilizan los cantos para defender el nido (Capítulo V). Sin embargo, los machos emparejados utilizan el canto para responder a los machos intrusos, aparentemente para defender a la hembra (Capítulo V). En este capítulo se evalúa la influencia que tiene la longitud de estrofa del canto (tanto de los machos que defienden a la hembra como de los intrusos) en el comportamiento de los machos emparejados al defender a su hembra. Para ello se le presentaron a cada macho emparejado dos cantos experimentales de distinta longitud de estrofa en días sucesivos, y se comparó el nivel de respuesta generado por estos dos cantos, en general en el conjunto de los individuos experimentales, y en referencia a la longitud de estrofa de los cantos de cada uno de ellos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Procedimiento experimental

El experimento se realizó en la primavera de 1994. Se utilizaron machos de los que previamente se habían obtenido registros de cantos espontáneos durante el periodo pre-puesta y que habían emparejado. Cada macho fue expuesto a dos cantos experimentales de distinta longitud de estrofa y cinco minutos de duración en días sucesivos, antes de la puesta del primer huevo en su nido. Los ensayos se realizaron entre el amanecer y las 13:00 h (hora solar), cuando los dos miembros de la pareja estaban juntos alimentándose en el suelo o posados cerca del nido. El canto se emitió con un volumen siempre igual desde dos altavoces preamplificados Elega CD-205 situados juntos, conectados a un radiocasete SONY WM-EX39 por un cable de 30 m. Los altavoces se colocaron en el suelo cerca de algún pequeño árbol o estructura elevada donde los machos pudieran posarse, a unos 50-80 m. de la pareja.

Se prepararon dos parejas de cintas experimentales, cada una formada por un canto con estrofas de II-III y otro con estrofas de III-IV. Cada cinta se preparó con el canto de un macho distinto grabados en 1993 en áreas distintas a aquellas en las que se realizaron los experimentos. Las dos grabaciones experimentales de cantos de III-IV se construyeron repitiendo cinco veces una estrofa de longitud IV y a continuación otras cinco veces una estrofa de longitud III, repitiendo esta serie sucesivas veces hasta conseguir un canto de 5 min. Los cantos experimentales de II-III se prepararon de la misma manera, pero situando en primer lugar las estrofas de longitud II y a continuación las de longitud III. En todos los casos las pausas entre estrofas se introdujeron en la secuencia de manera que cada estrofa tuviera una duración del 30 % de la de pausa previa. De esta manera todas las cintas tenían el mismo número de frases/min, y diferían principalmente en longitud media de estrofa y estrofas/min. El número de estrofas por minuto no ha resultado un parámetro importante en relación a la condición física de los machos (Capítulo V), ni a su éxito reproductor (Capítulo VIII), y su variación depende en gran medida de la longitud de estrofa en los cantos naturales (Capítulo V). Por estas razones, consideraremos que el atributo de los cantos experimentales que provocó las diferencias observadas en las respuestas de los machos fue la longitud de estrofa. A cada macho se le asignó al azar una de las

parejas de cintas, y el orden de utilización de cada cinta de la pareja en cada individuo se determinó también al azar.

El comportamiento de los machos durante el experimento se observó desde detrás de algún árbol o arbusto a una distancia de 30-40 m. de los altavoces con un telescopio KOWA TSN-4 con un zoom de 20-60x. Se distinguieron tres tipos de respuesta: aproximación del macho a los altavoces, canto del macho, o ataques del macho a la hembra (cuando el macho persiguió agresivamente a la hembra). Se anotó el tiempo desde el comienzo del playback hasta que se produjo cada tipo de respuesta (latencia), la distancia del altavoz a la que se situaba cada individuo en cada momento, y si el macho cantaba se anotaban las estrofas producidas y la duración del canto por el procedimiento descrito en el capítulo de métodos generales. Las Abubillas producen en momentos de excitación un sonido áspero al que hemos denominado "crujido". Estos crujidos son emitidos por los dos miembros de la pareja cuando se encuentran, por los machos cuando consiguen atraer a una hembra y con frecuencia por los machos cuando se enfrentan a un intruso (observación personal). También se ha anotado el número de estos crujidos emitidos por los machos experimentales durante el playback para comprobar si cumplen una función importante en los enfrentamientos intrasexuales.

En total se usaron 17 machos experimentales, aunque a uno de ellos solo se le pudo realizar uno de los ensayos (con la cinta de II-III), ya que al día siguiente su hembra puso el primer huevo.

Procedimientos estadísticos

Cada individuo fue expuesto a los dos cantos experimentales, por lo que al comparar las respuestas hacia las dos cintas hemos utilizado pruebas estadísticas para datos emparejados. Para analizar las diferencias en la frecuencia de respuesta a los dos cantos en el conjunto de la población experimental se ha usado la prueba de la significación de los cambios de McNemar (Siegel y Castellán 1988). Para analizar las diferencias en las variables de intensidad de la respuesta a las dos cintas (latencia de respuesta, máxima distancia de acercamiento, duración del canto, longitud de estrofa, frases/min, número de crujidos), se usó la prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon (Siegel y Castellán 1988). Aunque los análisis correctos son emparejados, para evaluar también los resultados incluyendo los machos que sólo respondieron

a una de las cintas, además se han realizado análisis no emparejados de la intensidad de respuesta, para lo que hemos utilizado la prueba de la U de Mann-Whitney (Siegel y Castellán 1988).

Para analizar la influencia de la longitud media de estrofa de los machos en su probabilidad de respuesta a cada uno de los cantos experimentales se utilizaron regresiones logísticas (Sokal y Rohlf 1995), ajustando los modelos por el método de la máxima probabilidad. Para comprobar si la longitud de estrofa afecta de forma diferente a la respuesta dependiendo del tipo de canto experimental, se compararon los coeficientes de regresión de los dos modelos estimados con el método de mínimos cuadrados (uno con cada cinta) para cada variable de respuesta (Sokal y Rohlf 1995). Para analizar la influencia de la longitud de estrofa del macho en la intensidad de la respuesta a cada canto experimental, se utilizaron correlaciones de rangos de Spearman (Siegel y Castellán 1988), y para comprobar si influye en los cambios en la intensidad de respuesta entre los dos cantos experimentales, se correlacionó la longitud de estrofa del macho con la diferencia de los valores de las variables de intensidad de respuesta entre los dos ensayos (respuesta a la cinta de III-IV - respuesta a la cinta de II-III).

Por último, para comprobar si la longitud de estrofa de los machos influye en la del canto producido en respuesta a los experimentos, se correlacionó la longitud de estrofa con el incremento producido en longitud media de estrofa entre los cantos espontáneos registrados para cada individuo y los producidos en respuesta al canto experimental (longitud media de estrofa en cantos espontáneos - longitud media de estrofa en cantos durante el playback).

RESULTADOS

Nivel de respuesta

Ni el tipo de cinta usada en cada experimento ni el orden de presentación de los cantos experimentales influyeron en la respuesta de los machos (Fig. 1).

Tendió a haber una respuesta mayor y cantando a las cintas de III-IV, aunque las diferencias no resultaron significativas (Fig. 2). La respuesta acercándose al altavoz fue igual de frecuente para las cintas de II-III y de III-IV (Fig. 2).

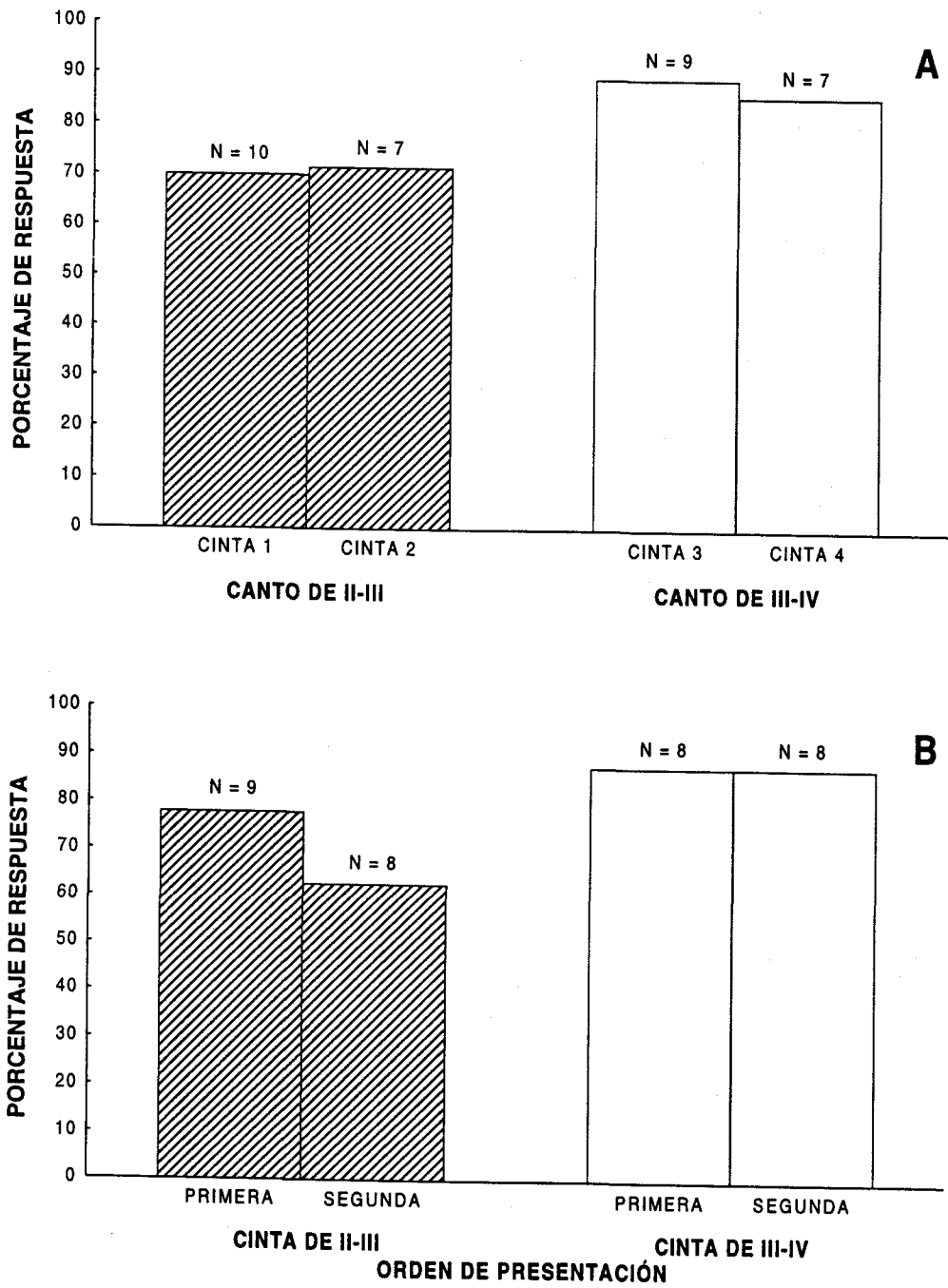


Fig. 1.- Diferencias en el porcentaje de respuesta entre: A) las dos cintas preparadas con cada longitud de estrofa (cintas de II-III, prueba de la probabilidad exacta de Fisher, $p = 1.00$; cintas de III-IV, Fisher, $p = 1.00$). B) los ensayos realizados con cada tipo de cinta presentándola en primer lugar y en segundo lugar (cintas de II-III, Fisher, $p = 0.62$; cintas de III-IV, Fisher, $p = 1.00$).

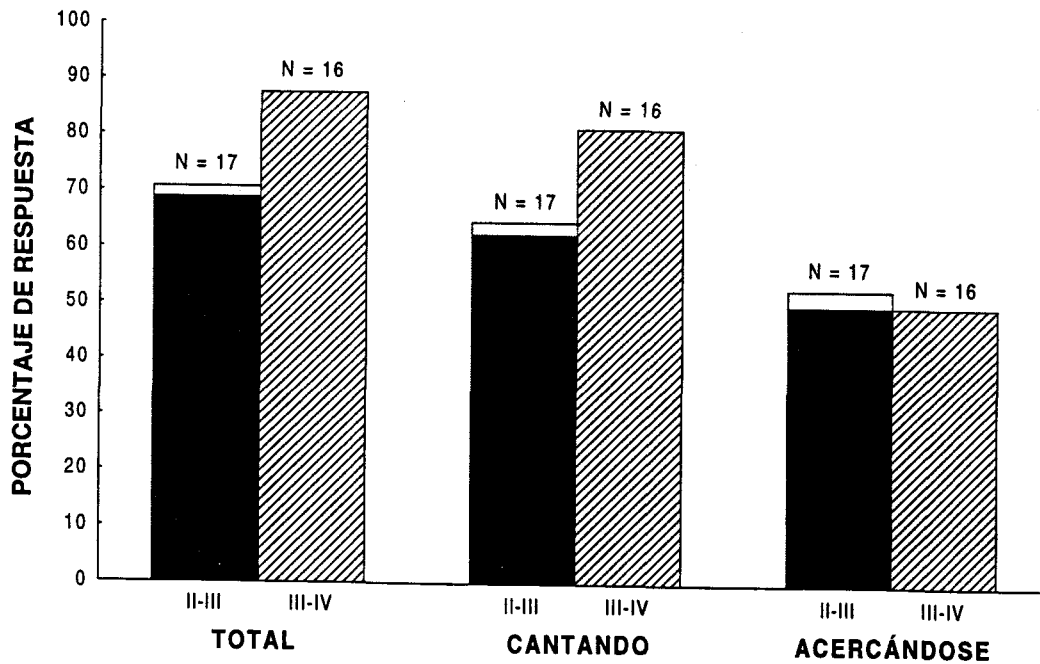


Fig. 2.- Diferencias en el porcentaje de respuesta a los dos cantos experimentales en total (prueba de McNemar, $p = 0.25$), cantando (McNemar, $p = 0.37$), y acercándose (McNemar, $p = 1.00$). Se muestran los porcentajes tanto incluyendo sólo los machos a los que se les hizo las dos partes del experimento (barras negras y rayadas, $N=16$), como incluyendo un individuo al que sólo se le hizo el ensayo con la cinta de II-III (barras blancas).

No hubo diferencias significativas entre los dos cantos experimentales en el tiempo que los machos tardaron en responder, o en el tiempo que tardaron en comenzar a cantar durante el playback, considerando los machos que respondieron a las dos cintas (Fig. 3). Sólo tres machos se acercaron al altavoz durante los dos experimentos, por lo que no podemos comparar la latencia del acercamiento, aunque las medias son similares (Fig. 3). Sí hubo diferencias significativas en el tiempo que los machos estuvieron cantando durante el playback, siendo mayor en el experimento con la cinta de II-III (Fig. 3). No hubo diferencias entre las dos cintas experimentales en la longitud media de estrofa de los cantos que los machos produjeron en respuesta, ni en el número de frases por minuto, ni en el número de crujidos, y no se puede analizar para la distancia mínima a la que se acercaron (Fig. 4).

Al analizar las diferencias en esas mismas variables de respuesta, pero incluyendo todos los machos que respondieron a alguna de las cintas, y realizando pruebas estadísticas no pareadas, los resultados fueron similares, siendo la duración del canto producido en respuesta al experimento la única variable que mostró diferencias significativas (Tabla 1).

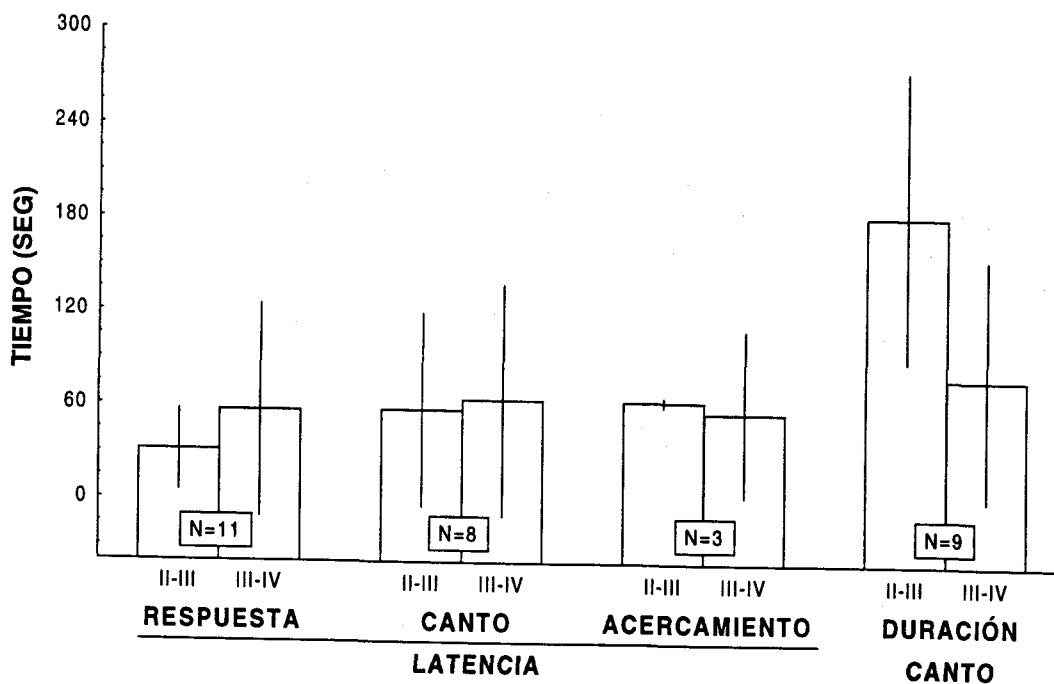


Fig. 3.- Diferencias entre los dos cantos experimentales en el tiempo transcurrido (latencia) desde el comienzo del experimento hasta que se produjo algún tipo de respuesta (prueba de Wilcoxon, $z = 0.27$, $p = 0.79$), la respuesta cantando (Wilcoxon, $z = 0.17$, $p = 0.86$) y el acercamiento hacia el altavoz; y la duración del canto producido mientras sonaba el cassette (Wilcoxon, $z = 2.67$, $p < 0.01$) para los machos que respondieron de estas maneras a las dos cintas. Se muestra la media, la desviación típica y el tamaño de muestra para cada variable.

Tabla 1.- Diferencias entre las dos cintas experimentales en varias medidas del nivel de respuesta de los machos, incluyendo tanto los que respondieron a las dos cintas como los que lo hicieron sólo a una. Se presentan las medias \pm SD, el tamaño de muestra entre paréntesis, y los parámetros "z" y "p" resultantes de la comparación con una prueba de la U de Mann-Whitney. No se analizan la longitud media de estrofa ni el número de frases por minuto porque son parámetros de canto que presentan grandes variaciones entre machos independientemente del experimento, y su análisis no pareado no tiene un significado claro.

	Canto experimental		z	p
	II-III	III-IV		
Latencia de la respuesta (seg)	30.0 \pm 25.1 (12)	51.7 \pm 61.5 (14)	-0.10	0.92
Latencia del canto (seg)	70.5 \pm 73.9 (11)	69.9 \pm 66.4 (11)	0.00	1.00
Latencia del acercamiento (seg)	66.1 \pm 61.7 (9)	65.0 \pm 65.3 (7)	-0.37	0.71
Duración del canto	170.2 \pm 88.3 (11)	82.9 \pm 78.4 (13)	-2.26	0.02
Número de crujidos	2.33 \pm 2.74 (12)	2.57 \pm 3.34 (14)	-0.18	0.86
Distancia mínima (m)	22.6 \pm 22.4 (9)	20.6 \pm 21.6 (7)	-0.21	0.83

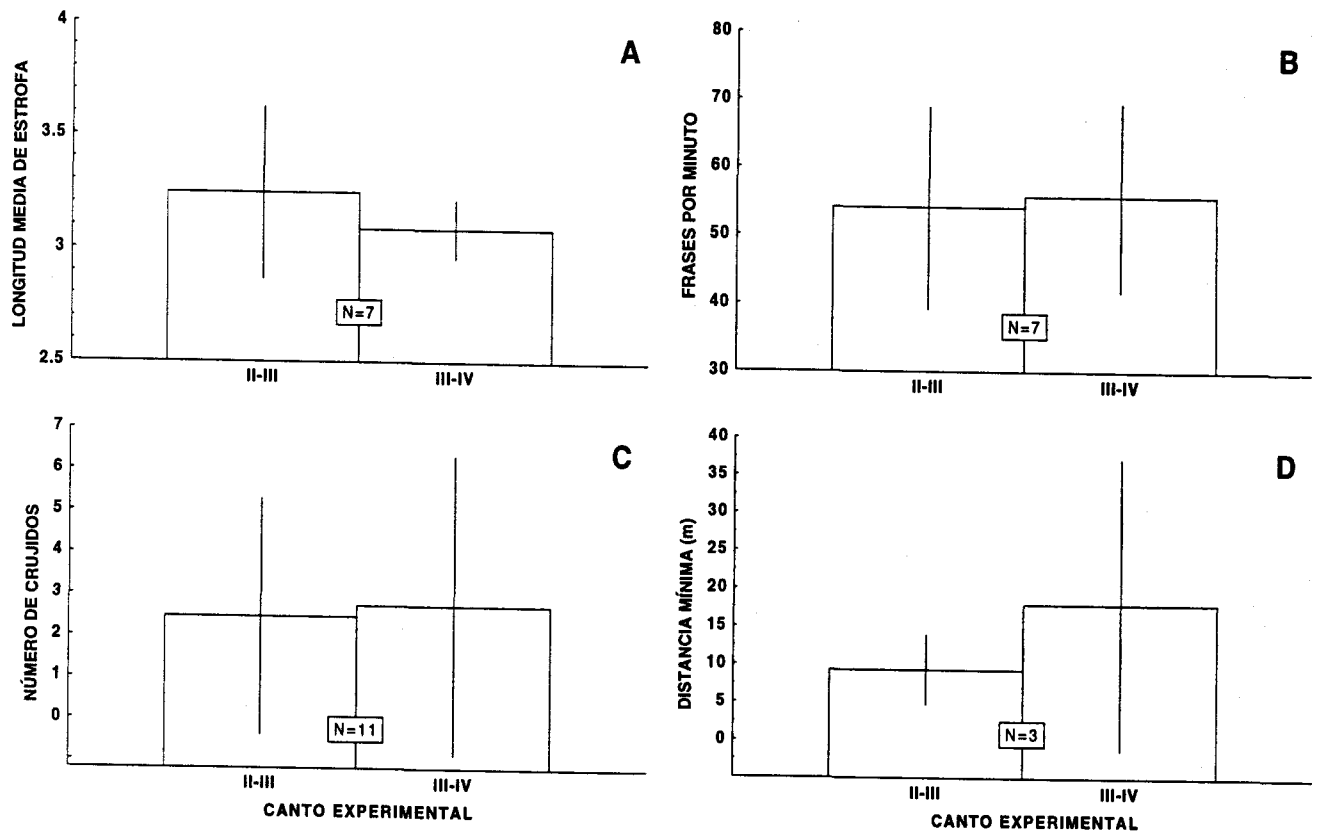


Fig. 4.- Diferencias entre los dos cantos experimentales en varias medidas de la respuesta de los machos, para los individuos que respondieron de estas maneras a las dos cintas. Se reflejan la media, la desviación típica y el tamaño de muestra para cada variable. A) Longitud media de estrofa del canto producido durante el playback (prueba de Wilcoxon, $z = 0.85$, $p = 0.40$). B) Frases por minuto del canto producido durante el playback (Wilcoxon, $z = 0.51$, $p = 0.58$). C) Número de crujidos producidos durante el playback (Wilcoxon, $z = 0.31$, $p = 0.75$). D) Distancia mínima del altavoz a la que se situó el macho (el bajo tamaño de muestra no permite realizar el análisis).

Influencia de la longitud de estrofa de los machos en su respuesta

Las probabilidades de responder, de responder cantando, y de acercarse al altavoz durante el playback del canto con estrofas de II-III, tendieron a disminuir al aumentar la longitud de estrofa de canto de los machos, aunque estas tendencias no resultaron significativas (Fig. 5). Las probabilidades de responder a la cinta de III-IV por el contrario tendieron a aumentar conforme los machos tenían un canto de longitud de estrofa mayor, siendo la tendencia significativa para la probabilidad de acercarse al altavoz (Fig. 5). Por tanto, en todos los tipos de respuesta las tendencias fueron contrarias entre la cinta de II-III y a la de III-IV, aunque al

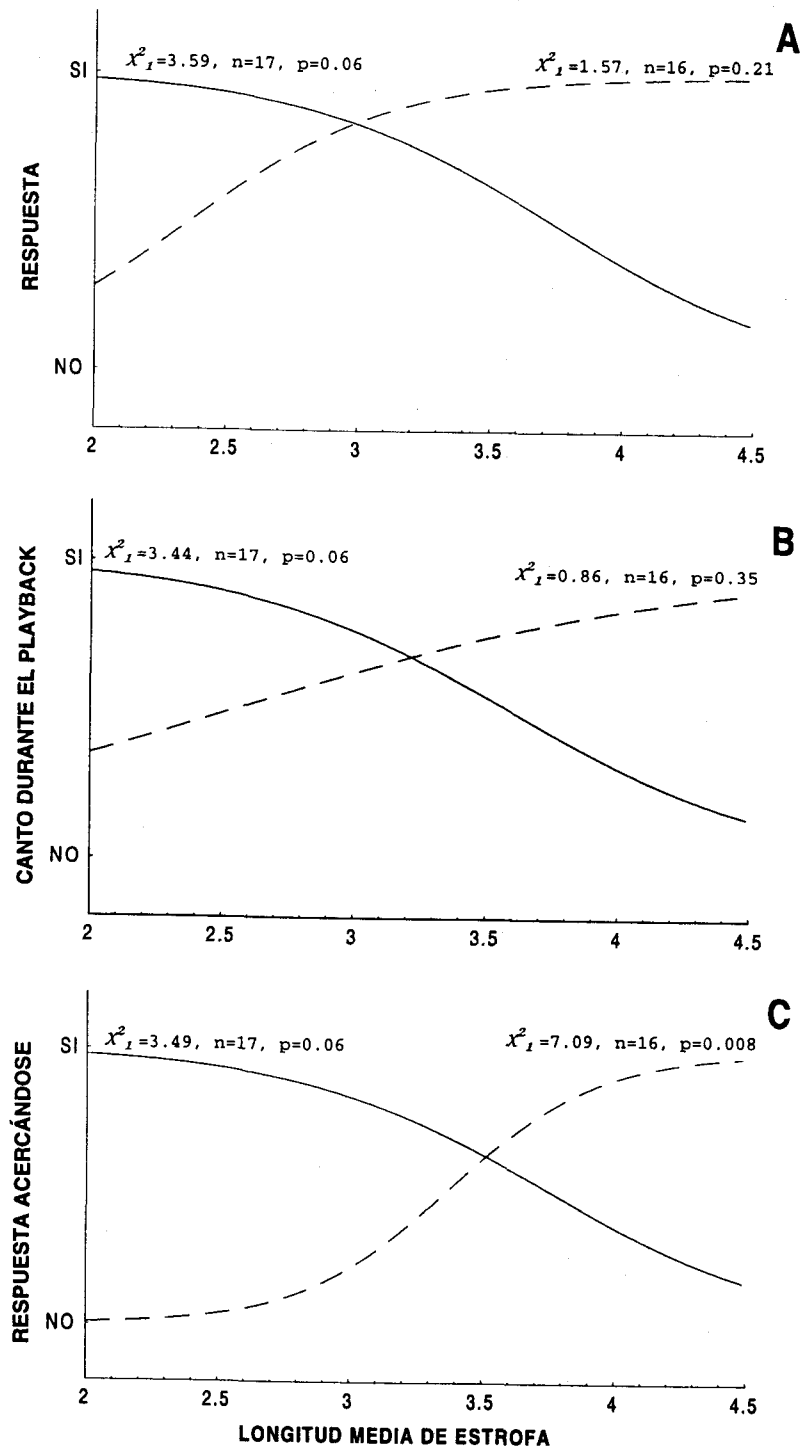


Fig. 5.- Influencia de la longitud de estrofa del macho en la probabilidad de responder a las cintas experimentales. Se presentan las líneas de regresión logística entre la longitud media de estrofa de los machos y la respuesta a la cinta de II-III (líneas continuas) y a la cinta de III-IV (líneas discontinuas). Para cada línea de regresión se indica el nivel de significación del modelo y el tamaño de muestra. A) Respuesta de algún tipo (cinta de II-III, $R = -0.66$; cinta de III-IV, $R = 0.25$; comparación de coeficientes de regresión $p = 0.011$). B) Respuesta cantando durante el playback (cinta de II-III, $R = -0.43$; cinta de III-IV, $R = 0.24$; comparación de coeficientes de regresión $p = 0.08$). C) Respuesta acercándose durante el playback (cinta de II-III, $R = -0.42$; cinta de III-IV, $R = 0.68$; comparación de coeficientes de regresión $p = 0.0025$).

comparar los coeficientes de regresión sólo hubo diferencias significativas en cuanto a la probabilidad de respuesta en general y en cuanto a la probabilidad de acercarse al altavoz (Fig. 5).

La longitud media de estrofa de los machos no se correlacionó significativamente con ninguna de las medidas de intensidad de respuesta a los cantos experimentales, ni con la diferencia en intensidad de respuesta a los dos cantos (Tabla 2). Sin embargo, el cambio

Tabla 2.- Relación (correlaciones de rangos de Spearman) entre la longitud media de estrofa de los machos y las distintas variables de intensidad de su respuesta a cada uno de los cantos experimentales, así como con la diferencia de la intensidad de respuesta a los dos cantos (cinta de III-IV menos cinta de II-III). Se presentan los coeficientes de correlación y entre paréntesis el tamaño de muestra.

	Canto experimental		Diferencia
	II-III	III-IV	
Latencia de la respuesta	-0.01 (12)	0.26 (14)	0.53 (11)
Latencia del canto	-0.19 (11)	0.55 (11)	0.48 (8)
Latencia del acercamiento	-0.32 (9)	-0.25 (7)	-0.50 (3)
Duración del canto	-0.40 (12)	-0.09 (13)	0.23 (9)
Frases por minuto	-0.17 (11)	0.27 (10)	-0.18 (7)
Número de crujidos	-0.21 (12)	-0.22 (14)	-0.27 (11)
Distancia mínima (m)	-0.11 (9)	0.16 (7)	-1.00 (3)

en la longitud de estrofa entre los cantos espontáneos registrados para los machos y los cantos producidos en respuesta a la cinta de III-IV, estuvo influenciado por la longitud media de estrofa de los machos, de manera que los de valores bajos tendieron a aumentar su longitud media de estrofa mientras que los de valores altos tendieron a disminuirla (Fig. 6b). Existió la misma tendencia en la respuesta a la cinta de II-III, aunque en este caso la relación no resultó significativa (Fig. 6a).

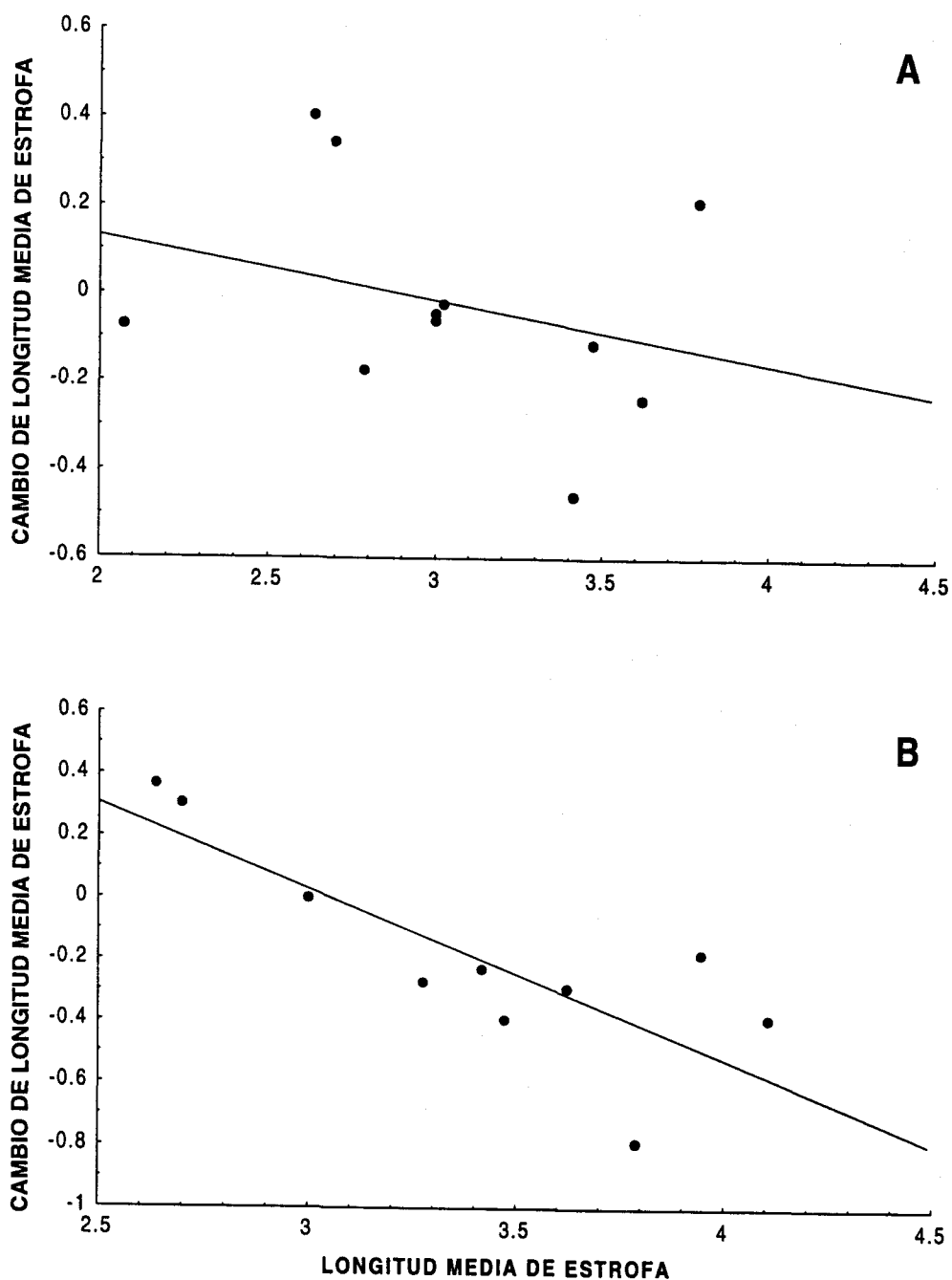


Fig. 6.- Relación (correlaciones de rangos de Spearman) entre la longitud media de estrofa de los machos y el cambio en longitud de estrofa entre sus cantos espontáneos y los de respuesta a los cantos experimentales. A) Cambio en respuesta a la cinta de II-III ($r_{s10} = -0.33$, $p = 0.32$). B) Cambio en respuesta a la cinta de III-IV ($r_{s9} = -0.72$, $p = 0.02$).

DISCUSIÓN

En un contexto de competencia intrasexual, la estrategia que adopten los machos enfrentados resultará de un balance entre los costes y los beneficios de las posibles alternativas de actuación. Ante la llegada de un intruso que puede resultar una amenaza para el mantenimiento de la posesión sobre un recurso, caben variaciones de la estrategia en dos sentidos. Por un lado se puede decidir si responder o no al intruso. En segundo lugar hay que decidir el tipo y la intensidad de la respuesta a realizar. En cuanto al primer aspecto, la necesidad de responder o no, cuando se es el propietario del recurso, depende fundamentalmente del riesgo real de perder el recurso si no se responde. Si el riesgo es importante el macho debería responder, pues la pérdida de no hacerlo sería grande. Cuando el recurso en juego es activo y tiene capacidad de decisión (como lo son las hembras en el caso de la Abubilla), la decisión del macho debe tener en cuenta este aspecto: si decide no responder puede arriesgarse a que la hembra decida irse con el intruso, independientemente de que éste se mantenga a distancia o se acerque. Por tanto esperaríamos que los machos respondieran siempre que el intruso pudiera ser una amenaza importante, y no lo hicieran si consideraran que no hay riesgo de perder el recurso. Por otra parte, en cuanto al tipo e intensidad de respuesta, los machos deben valorar el coste que están dispuestos a soportar con tal de no perder el recurso. Perder la posesión de una hembra es una pérdida grande, y más aún cuando son escasas y los machos pueden quedar sin oportunidades para reproducirse en la temporada, como sucede en la Abubilla. Por tanto los machos de Abubilla emparejados deberían afrontar un cierto riesgo en su respuesta con tal de evitar la pérdida. Sin embargo, determinados riesgos pueden resultar excesivos, si pueden suponer daños físicos graves para el macho que le impidan reproducirse en lo sucesivo si finalmente perdiera la hembra. En la Abubilla, cuando hay enfrentamientos entre los machos y ninguno cede, se puede llegar a peleas de gran intensidad, en las que los machos tratan de golpearse entre sí con los picos en vuelo, normalmente traban los picos, y se han descrito casos en que uno de los machos ha quedado ciego como resultado de la pelea (Cramp 1985). Ante esta posibilidad los machos sólo deberían arriesgarse a llegar al cuerpo a cuerpo en el caso de que se sepan superiores en fuerza al rival. De entre los tipos de respuesta posibles, el canto parece un método de contestar al intruso con poco riesgo, pues si éste no decide acercarse, el duelo puede resolverse sin enfrentamiento. Para que el canto pueda ser efectivo a la hora de rechazar al

intruso, debería reflejar que el cantante es un individuo de gran poderío físico, y por tanto, decididos a responder de este modo, los machos deberían esforzarse en producir cantos lo más poderosos posible dada su condición física. El otro tipo de respuesta posible, que es el de acercarse al rival para expulsarlo, supone un riesgo mayor, pues puede conducir a un enfrentamiento cuerpo a cuerpo. Esta estrategia por tanto solo deberían realizarla los machos en el caso de saberse superiores al intruso en capacidad física.

El canto experimental con estrofas de III-IV tendió a generar más respuestas que el canto experimental de II-III, aunque las diferencias no resultaron significativas. Este resultado parece indicar que los intrusos que cantan con estrofas largas son considerados por los propietarios de las hembras como una amenaza mayor que los intrusos de estrofas cortas. Las diferencias en respuesta a las dos cintas considerando a los machos en su conjunto no fueron mayores debido a que los individuos utilizaron estrategias diferentes según su propia longitud de estrofa (Fig. 5). Los machos de estrofas largas respondieron a la cinta II-III en menor medida que los machos de estrofas cortas, tanto en cuanto a la respuesta en general, como cantando o acercándose (Fig. 5). Por el contrario la cinta de III-IV produjo un nivel alto de respuesta en todos los machos en cuanto a la respuesta en general y el canto, mientras que los machos de estrofas largas se acercaron significativamente con más frecuencia al altavoz que los de estrofas cortas. Además, la intensidad del canto producido en respuesta al playback también dependió de las propias características del canto de los machos. Los de estrofas cortas tendieron a aumentar la longitud media de estrofa de sus cantos al enfrentarse a machos intrusos, mientras que los de estrofas largas tendieron a disminuirla. Esta tendencia no fue significativa en el caso de la cinta experimental de II-III pero sí en la de III-IV.

Todos estos resultados muestran que los machos de estrofas largas fundamentan su respuesta más en el ataque a los intrusos que en el canto, y que responden preferentemente a los machos de estrofas largas e ignoran con más frecuencia a los de estrofas cortas. Estos individuos por tanto no ven una amenaza importante para conservar su hembra en los machos de estrofas cortas, y se consideran capacitados para vencer en una pelea a los intrusos de estrofas largas.

Los machos de estrofas cortas, por el contrario, tendieron a responder con una frecuencia alta a los dos tipos de canto experimental, por lo que parecen considerar una amenaza también a los intrusos de II-III, y mientras que la respuesta realizada a la cinta de II-III consistió tanto en acercarse como en cantar, al enfrentarse a un intruso de estrofas largas prefirieron esforzarse en

cantar con estrofas lo más largas posibles y no se acercaron al altavoz. Por tanto estos machos no se consideraron capaces de vencer al intruso de III-IV en una pelea, y trataron de evitar su intrusión aparentando ser lo mejores posible.

El hecho de que la duración de los cantos fuera mayor en respuesta a la cinta de II-III se relaciona con dos aspectos. Por una parte, los machos de estrofas largas respondieron más a la cinta de III-IV y preferentemente acercándose, por lo que sus cantos se produjeron sobre todo a la cinta de III-IV pero fueron cortos. Por otra parte, al producir cantos de longitud media de estrofa mayor en respuesta a la cinta de III-IV los machos de estrofas cortas seguramente estaban forzando su canto más de lo que eran capaces de mantener durante un tiempo largo, por lo que habrían reducido su duración.

Todos estos resultados muestran que la longitud de estrofa de los machos cumple un papel importante en la evaluación de la capacidad física de los rivales en la Abubilla. Los machos de estrofas largas son valorados y se valoran a sí mismos como poseedores de una mayor capacidad, mientras que por el contrario los machos de estrofas cortas son valorados y se valoran a sí mismos como menos capaces para la pelea. En conclusión, el canto, y en concreto la longitud de estrofa como carácter sexual secundario, es usada en los contextos intrasexuales de competencia por las hembras, y los machos basan su decisión de la estrategia de competencia a adoptar en la comparación de la longitud de estrofa del rival con la propia.

**CAPÍTULO VIII.- RELACIONES ENTRE LAS
CARACTERÍSTICAS DE LOS MACHOS Y SU ÉXITO
REPRODUCTOR**

INTRODUCCIÓN

Los caracteres sexuales secundarios evolucionan porque los individuos que los poseen, o los tienen más desarrollados, obtienen ventajas en relación con la reproducción sobre los individuos sin esos caracteres o que los tienen menos desarrollados (Darwin 1871). Esas ventajas existen si los individuos (normalmente machos) con el carácter tienen mayores posibilidades de conseguir una pareja o más parejas que el resto (Darwin 1871), pero también si consiguen parejas de mejor calidad, emparejan antes en la estación, consiguen más cópulas fuera de la pareja, un esfuerzo reproductor mayor por la pareja o son favorecidos por fertilización selectiva o desarrollo de embriones selectivo (Møller 1994). Estos beneficios pueden ser adquiridos porque el carácter proporciona ventajas en la competencia entre machos por recursos necesitados para la reproducción (selección intrasexual), o porque las hembras basan su elección de pareja o la cantidad de esfuerzo reproductor a realizar en el carácter seleccionado (selección intersexual). En el segundo caso, es necesaria la obtención de beneficios para la hembra en forma de un aumento de su éxito para la evolución y mantenimiento de su preferencia por el carácter seleccionado (Andersson 1994, Møller 1994). Se han propuesto dos tipos de beneficios que pueden mantener esas preferencias (revisado en Kirkpatrick y Ryan 1991, Andersson 1994 y Møller 1994): a) beneficios directos como buenos territorios (por ejemplo Searcy y Yasukawa 1983, Catchpole 1986), un elevado esfuerzo parental parte del macho (por ejemplo Heywood 1989, Hoelzer 1989, Hill 1991, Palokangas et al. 1994), evitar la infección por parásitos (Clayton 1990, Hamilton 1990, Møller 1990, Møller et al. 1993) o esperma de alta calidad (Møller 1994); y b) beneficios indirectos como genes de alta viabilidad o fertilidad para los pollos (por ejemplo Zahavi 1975, 1977, Hamilton y Zuk 1982, Andersson 1986, revisado en Pomiankowski 1988), o simplemente que los pollos hereden el atractivo del macho (Darwin 1871, Fisher 1930, Weatherhead y Robertson 1979). Los tipos de caracteres seleccionados sexualmente en los machos de las aves son variados e incluyen tamaño corporal, armas, coloración del plumaje o la piel, plumas de tamaño exagerado y canto. Un especie concreta puede desarrollar más de un carácter sexual secundario con significados distintos o redundantes (Møller y Pomiankowski 1993), y en aves es común que los machos utilicen al menos el canto y alguna característica del plumaje como señales sexuales (por ejemplo *Agelaius phoeniceus*: Searcy y Yasukawa 1995; *Ficedula hypoleuca*: Alatalo et al. 1990, Sætre et al. 1994; *Hirundo*

rustica, Møller 1994). Puesto que los caracteres sexuales secundarios deberían proporcionar ventajas reproductivas a sus portadores para ser seleccionados sexualmente, en estudios sobre selección sexual es importante comprobar si existe una relación entre el nivel de desarrollo de los atributos del macho considerado y el éxito reproductor de los individuos.

En la Abubilla el dimorfismo sexual no es muy marcado, pues ambos sexos tienen una estructura y diseño de color similar, con un pico largo y curvado, una cresta desplegable con manchas blancas y negras en el extremo de las plumas, una coloración del cuerpo rosado-anaranjada, y alas y cola negras con una conspicua línea blanca (Cramp 1985). Sin embargo, los machos son de mayor tamaño que las hembras (Cramp 1985, datos propios sin publicar), tienen el pecho de un tono rosado-anaranjado vivo mientras que es de un tono canela en las hembras (Cramp 1985, observación personal), y las partes negras son más brillantes que en las hembras (observación personal). Estas diferencias, aunque pequeñas, sugieren que las características de color y el tamaño corporal, además del canto, podrían estar sujetas a selección sexual en esta especie. Además, algunos comportamientos también indican que las características del plumaje podrían ser importantes en la elección de pareja por las hembras. Durante el período de emparejamiento, cuando una hembra llega cerca de un macho sin emparejar, éste comienza a perseguirla con vuelos cortos en un árbol o en el suelo (Cramp 1985, observación personal). Durante estas persecuciones, en las cebras de cortejo, y cada vez que la hembra se aproxima al macho, éste suele abrir la cola y desplegar la cresta (Cramp 1985, observación personal), de manera que se hace más aparente el tamaño de la cresta y el diseño de color tanto de la cresta como de la cola. En este capítulo se trata de determinar si las características del canto, el tamaño corporal, el tamaño de la cresta y varias características de color influyen al éxito reproductor de los machos, y si una elección basada en estos atributos proporciona a las hembras beneficios directos (mayor esfuerzo parental por parte de los machos).

MÉTODOS

Todas las variables utilizadas para los análisis de este capítulo han sido definidas en el Capítulo III, de métodos generales, por lo que no se describen aquí. Al utilizar la variable de categoría de longitud de estrofa en las correlaciones, se les asignarán los valores 1, 1.5, 2, 2.5 y 3 a las categorías II-III, III, III-IV, IV y IV-V frases por estrofa respectivamente.

Procedimientos estadísticos

Las variables de canto, índices de cebas y medidas biométricas siguieron distribuciones normales (prueba de Kolmogorov-Smirnov n.s., Sokal y Rohlf 1995), no así los parámetros reproductores (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$). Debido a que en los análisis se relacionaron las variables reproductoras con el resto, se utilizaron correlaciones no paramétricas (correlación de rangos de Kendall y correlación parcial de rangos de Kendall, Siegel y Castellan 1988).

Hubo diferencias significativas entre años en la longitud del tarso de los machos (ANOVA de una vía $F_{4,105} = 4.58$, $p < 0.005$), en el número de plumas de la cresta del macho con una mancha negra (ANOVA $F_{3,85} = 3.01$, $p < 0.05$), y en el tamaño de puesta de las primeras puestas (prueba de Kruskal-Wallis, $H(g.l. = 3, N=70) = 9.28$, $p < 0.05$). Para unir los datos de distintos años se estandarizaron estas variables añadiendo a cada valor la diferencia entre su valor medio para el período de estudio completo y el valor medio de su año (valor estandarizado = valor actual + media del período de estudio - media del año). No hubo diferencias significativas entre años en el resto de parámetros (ANOVAS de una vía y pruebas de Kruskal-Wallis, todas n.s.), por lo que para estas variables se unieron los datos de todas las estaciones reproductoras sin transformarlos.

Algunos machos criaron en el área de estudio más de un año. Para evitar cometer pseudoreplicación en los análisis se utilizó de cada macho sólo el primer año en el que se obtuvieron datos de canto y primeras puestas exitosas.

RESULTADOS

Características del macho y éxito reproductor

De los distintos parámetros de los machos, sólo las dos medidas de longitud de estrofa (longitud media de estrofa del individuo y categoría a la que pertenecía) mostraron relaciones claras con la mayoría de las variables de éxito reproductor. Los machos que cantaron con estrofas largas obtuvieron primeras puestas mayores, más volantones en sus primeras puestas y una mayor productividad en la estación que los de longitud de estrofa corta (Fig. 1 y 2). Los

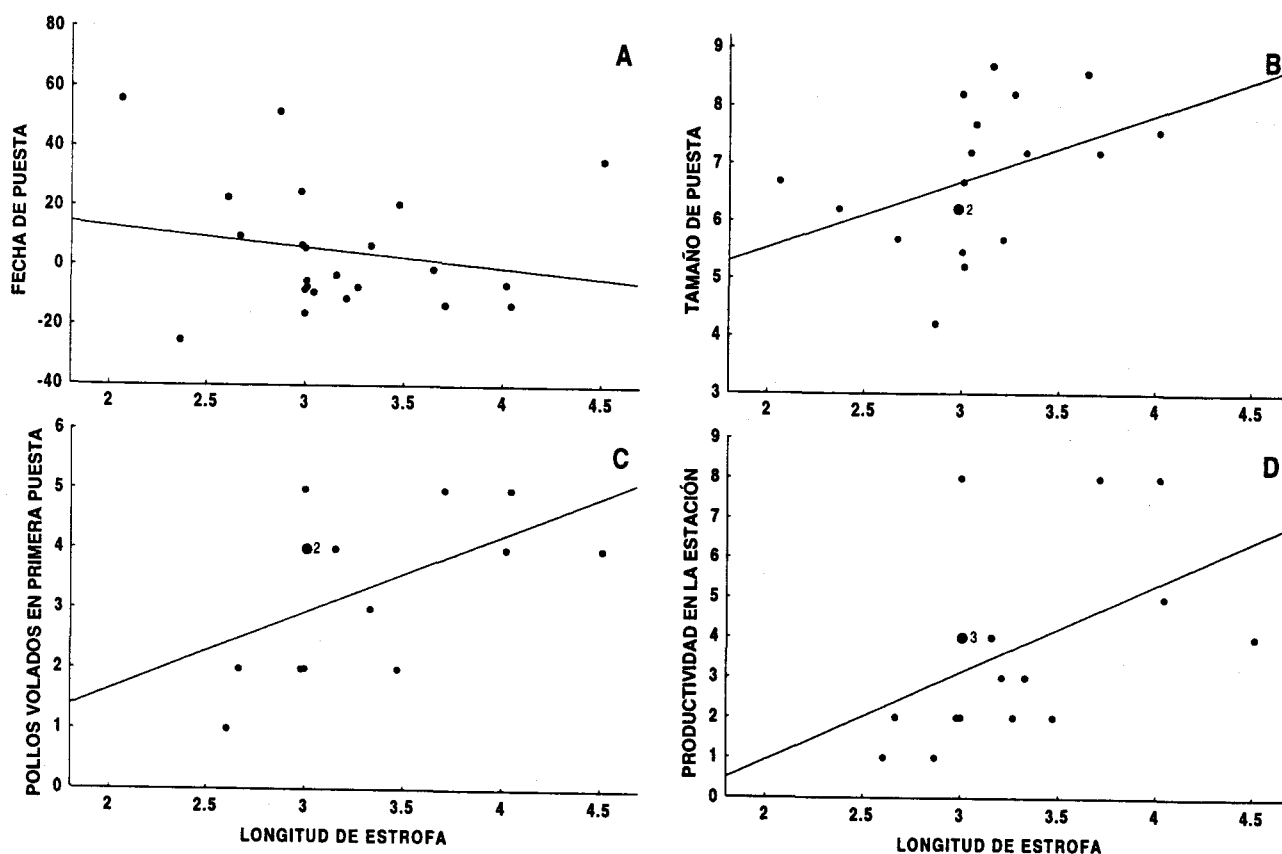


Fig. 1.- Relaciones (correlaciones de Kendall) entre la longitud de estrofa y varias medidas de éxito reproductor del macho: A) fecha de puesta del primer intento reproductor (Kendall $t_{22} = -0.21$, $p = 0.11$), B) tamaño de puesta del primer intento reproductor (Kendall $t_{18} = 0.38$, $p < 0.05$), C) número de pollos volados en el primer intento reproductor (Kendall $t_{14} = 0.46$, $p < 0.05$), D) productividad en la estación reproductora (Kendall $t_{17} = 0.41$, $p < 0.05$).

machos de estrofas largas también comenzaron la reproducción más temprano que los machos de estrofas cortas al analizar las categorías de longitud de estrofa (Fig. 2), aunque esta relación no fue significativa al utilizar la longitud media de estrofa (Fig. 1). Este último resultado se debe en parte a la existencia de un punto extraño que escapa a la tendencia general (Fig. 1). La fecha de puesta con una longitud media de estrofa de 4.5 frases por estrofa fue muy tardía. Este macho crió cerca del borde de una de las zonas de estudio, y no había sido detectado en la zona previamente. Puesto que las Abubillas en ocasiones realizan las segundas puestas y las reposiciones en nidos diferentes de los usados para la primera puesta (observación personal), es posible que este macho hubiera realizado una puesta anteriormente fuera de nuestro área de estudio y por lo tanto que la puesta observada por nosotros no fuera su primera del año. Si no se

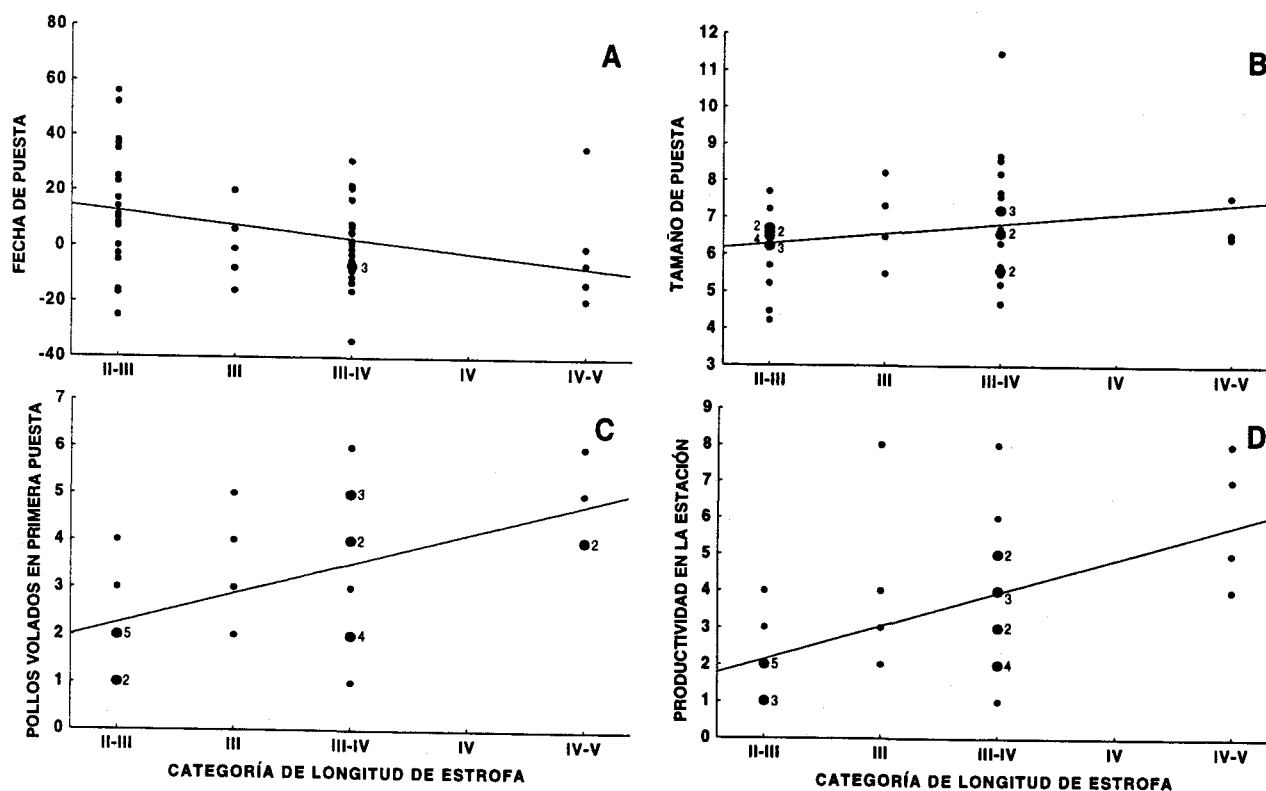


Fig. 2.- Relaciones (correlaciones de Kendall) entre la categoría de longitud de estrofa a la que pertenecían los machos y varias medidas de su éxito reproductor: A) fecha de puesta del primer intento reproductor (Kendall $t_{49} = -0.27$, $p < 0.01$), B) tamaño de puesta del primer intento reproductor (Kendall $t_{42} = 0.20$, $p = 0.06$), C) número de pollos volados en el primer intento reproductor (Kendall $t_{28} = 0.44$, $p < 0.001$), D) productividad en la estación reproductora (Kendall $t_{31} = 0.48$, $p < 0.001$).

incluye ese macho en el análisis, la relación entre la fecha de puesta y la longitud de estrofa es significativa (Kendall $\tau_{21} = -0.31$, $p < 0.05$) y el resto mantienen la significación. En cualquier caso, incluso incluyendo este punto conflictivo, la correlación entre la fecha de puesta y la categoría de longitud de estrofa muestra que la longitud de estrofa afecta a la fecha de puesta. Los resultados de los análisis realizados utilizando la categoría de longitud de estrofa corroboran los de la longitud media de estrofa (Fig. 2) y la única relación que no resultó significativa (la correlación con el tamaño de puesta) se aproximó a la significación ($p = 0.06$). La relación entre longitud de estrofa y tamaño de puesta no se debió a una disminución del tamaño de puesta con la fecha de puesta, ya que al controlar por esta última variable en una correlación parcial se

mantuvo la significación (Kendall parcial $\tau_{18} = 0.38$, $p < 0.05$). De la misma manera, la relación entre la longitud de estrofa y el número de pollos que volaron en la primera puesta no se debió a la relación existente entre la longitud de estrofa y el tamaño de puesta, ya que al controlar por el tamaño de puesta se mantuvo la significación (Kendall parcial $\tau_{13} = 0.43$, $p < 0.05$). El hecho de que los machos que cantaron con estrofas largas obtuvieran una productividad mayor en la estación se debió a la mayor productividad de sus mayores puestas, pero también a que realizaron segundas puestas más frecuentemente (Fig. 3). Aunque estas diferencias entre las categorías de longitud de estrofa no fueron significativas (Fig. 3), la categoría de longitud de estrofa se correlacionó significativamente con el número de puestas realizadas en la estación (Kendall $\tau_{30} = 0.30$, $p < 0.05$).

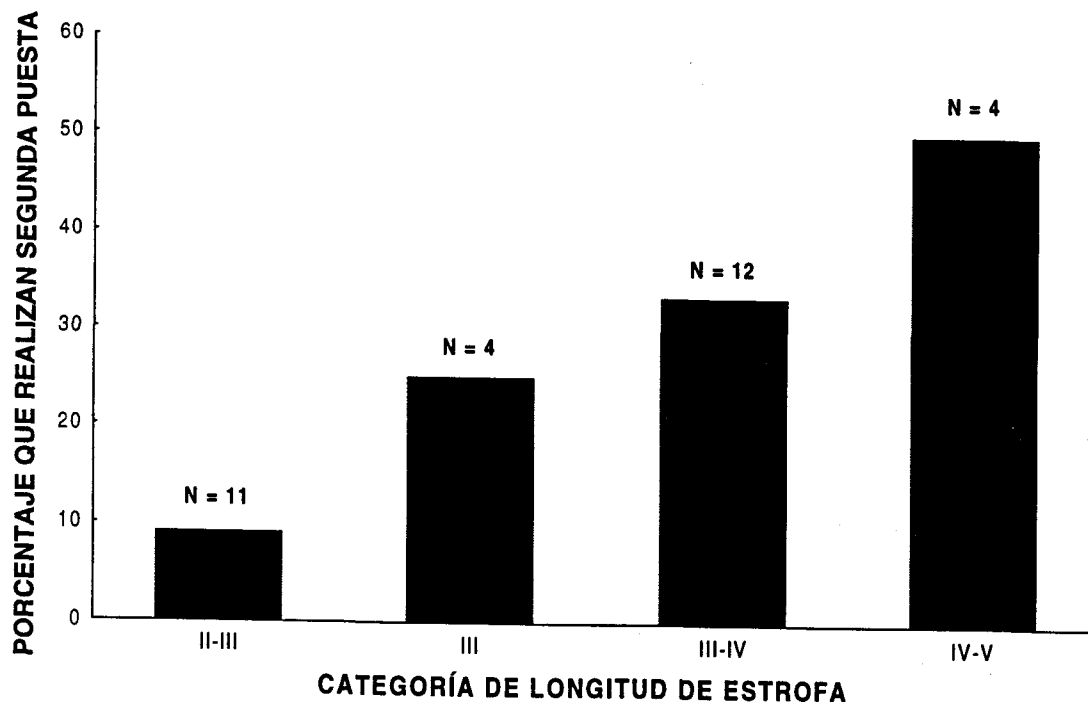


Fig. 3.- Diferencias en el porcentaje de machos de cada categoría de longitud de estrofa que realizaron segunda puesta después de un primer intento reproductor exitoso (prueba de la G, $G = 3.34$, $df = 3$, $p = 0.34$). Se indica el tamaño de muestra de cada categoría.

La otra variable de canto analizada, frases/min., no mostró ninguna relación con los parámetros reproductores, y entre las características morfológicas, solo la longitud de la cresta y

el número de manchas negras en la cresta se correlacionaron con el éxito de la primera puesta y la productividad en la estación (Tabla 1).

Ninguna de las tres características del macho que estuvieron correlacionadas con su éxito reproductor lo estuvo con las medidas biométricas de la hembra (Tabla 2).

Tabla 1.- Relaciones (correlaciones de Kendall) entre distintas características del macho y tres medidas del éxito de las primeras puestas (fecha de puesta, tamaño de puesta y número de volantones producidos) y la productividad en la estación. Los tamaños de muestra se indican entre paréntesis.

	Fecha de puesta	Tamaño de puesta	Número de volantones	Productividad en la estación
Frases/minuto...	0.05 (22)	-0.11 (18)	0.10 (14)	0.09 (18)
Tarso.....	-0.08 (51)	0.07 (39)	0.11 (37)	0.18 (41)
Ala.....	-0.08 (52)	-0.00 (40)	0.10 (38)	0.13 (41)
Peso.....	-0.18 (24)	0.09 (20)	0.15 (16)	0.11 (19)
Condición (peso/tarso)....	-0.10 (24)	0.03 (20)	0.05 (16)	-0.12 (19)
Longitud de la cresta.....	-0.18 (46)	-0.07 (34)	0.18 (36)	0.37** (38)
Puntos negros en la cresta...	-0.17 (43)	-0.12 (33)	0.25* (33)	0.30* (36)
Puntos blancos en la cresta...	0.13 (43)	-0.20 (33)	-0.19 (33)	-0.10 (36)
Blanco en la cola.....	0.01 (28)	0.12 (17)	0.25 (18)	0.08 (22)
Blanco en el ala.....	-0.09 (29)	0.00 (19)	0.18 (20)	0.07 (24)
Color del pecho.....	-0.01 (35)	0.23 (24)	0.08 (25)	-0.01 (29)

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Tabla 2.- Relaciones (correlaciones de kendall) entre las características del macho correlacionadas con el éxito reproductor, y las variables biométricas de la hembra.

	Variables biométricas de la hembra			
	Tarso	Ala	Peso	Condición física
Longitud de estrofa	0.26 (17)	0.04 (17)	-0.07 (17)	0.11 (17)
Categoría de longitud de estrofa	0.02 (31)	0.03 (33)	0.09 (32)	-0.11 (30)
Longitud de la cresta	0.00 (32)	-0.05 (34)	-0.06 (31)	-0.03 (31)
Puntos negros en la cresta	-0.15 (30)	-0.14 (31)	-0.14 (28)	0.11 (29)

Características del macho y esfuerzo de cebas

La longitud de estrofa estuvo correlacionada con la cantidad de alimento transportada por el macho al nido cuando los pollos tenían entre 15 y 22 días de edad (Tabla 3), pero no cuando los pollos eran aún pequeños (Tabla 3). Por el contrario la longitud de la cresta no se correlacionó con el esfuerzo de cebas, y el número de manchas negras en la cresta resultó significativamente correlacionado con la cantidad de alimento transportada por los machos solo cuando los pollos eran pequeños (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Características del macho y éxito reproductor

Las diferencias existentes en la producción de volantones entre distintos machos reproductores pueden ser el resultado de varios tipos de ventajas debidas a la selección sexual (Andersson 1994, Møller 1994). Los procesos de selección intrasexual explican las variaciones en éxito causadas por las diferencias en la calidad de los recursos adquiridos por los machos

Tabla 3.- Relaciones (correlaciones de Kendall) entre las características de los machos que estuvieron correlacionadas con el éxito reproductor, y la cantidad de alimento (índice de biomasa/hora, ver métodos) aportada por los machos al nido cuando el pollo mayor tenía entre 4 y 8 días de edad (muestreo 1), y por los machos y las hembras cuando el pollo mayor tenía entre 15 y 22 días de edad (muestreo 2).

	Muestreo 1	Muestreo 2		
	Macho	Macho	Hembra	Total
Longitud de estrofa	-0.26 (12)	0.57* (10)	0.16 (10)	0.49* (10)
Categoría de longitud de estrofa	-0.16 (18)	0.43* (16)	0.12 (16)	0.32 (16)
Longitud de la cresta	-0.01 (14)	-0.11 (18)	-0.05 (18)	-0.16 (18)
Puntos negros en la cresta	0.48* (13)	0.13 (18)	-0.10 (18)	0.17 (18)

* $p < 0.05$

como los territorios de alimentación y los sitios para nidificar. Los machos de Abubilla no defienden territorios de alimentación (Cramp 1985, observación personal), y la principal característica de los nidos que podría afectar al éxito de las puestas, que es su susceptibilidad a la depredación, no puede ser responsable de las diferencias observadas al analizar solo las puestas exitosas. Por tanto, las ventajas en la competencia intrasexual por recursos no son la causa de las relaciones encontradas en la Abubilla entre los caracteres sexuales secundarios y el éxito reproductor.

Los beneficios que los machos reproductores pueden obtener a través de la selección intersexual son una fecha de emparejamiento temprana, hembras de alta calidad, un esfuerzo reproductor grande de su pareja y cópulas fuera de la pareja con otras hembras (Andersson 1994, Møller 1994).

La longitud de estrofa resultó la principal característica que se correlacionó con el éxito reproductor de los machos de Abubilla que criaron. Los individuos de estrofas largas consiguieron más pollos volantones en sus primeras puestas y en la estación reproductora completa que los machos de estrofas cortas. También tendieron a empezar la reproducción más pronto en la estación, a obtener primeras puestas más grandes y a iniciar segundas puestas con más frecuencia. Estos resultados podrían sugerir que los machos de estrofas largas emparejaron

con hembras de mejor calidad. Sin embargo, previamente se ha mostrado que un esfuerzo reproductor diferencial de la hembra, estimulado por el atractivo del macho, puede causar ese tipo de diferencias en la fecha de puesta, tamaño de puesta y número de puestas iniciadas al margen de la calidad de la hembra (de Lope y Møller 1993). Nosotros no encontramos relaciones significativas entre las características de los machos que se correlacionaron con el éxito reproductor y los atributos físicos de la hembra, y por tanto aparentemente la variación en los tres parámetros reproductores no es consecuencia de diferencias en la calidad o condición física de las hembras. Sin embargo, la edad o la experiencia pueden ser también componentes de la calidad de la hembra que no hemos analizado, y podrían ser la causa directa de la variación en el esfuerzo reproductor de las hembras. En cualquier caso sea la calidad de la hembra o su estimulación la causa responsable, queda claro de nuestros resultados que los machos que cantan con estrofas largas obtienen beneficios en términos de esfuerzo de la hembra.

Se ha propuesto que en especies en la que los dos sexos realizan cuidados parentales, los individuos más deseables del sexo seleccionado (en este caso los machos) disminuirían su inversión parental, en cuyo caso las hembras compensarían esta pérdida aumentando su contribución a los cuidados parentales (hipótesis de la "asignación diferencial", Burley 1986, 1988). En esa situación, los machos preferidos obtendrían beneficios adicionales como ahorro de tiempo y energía que podrían invertir en tratar de conseguir hembras secundarias o cópulas fuera de la pareja (Burley 1988). Sin embargo, los machos de Abubilla que cantaron con estrofas largas no cebaron menos que los de estrofas cortas, por lo que no disfrutaron de estos beneficios adicionales. En esta especie, la incubación comienza con el primer huevo y toda la incubación y empolle es realizada por las hembras, mientras que durante estos períodos todo el alimento para la hembra y los pollos es proporcionada por el macho (Cramp 1985, observación personal). Cualquier disminución en la contribución del macho durante este período reduciría su éxito reproductor, ya que bajo sus circunstancias la hembra no podría compensar la pérdida sin poner en arriesgo el éxito de los huevos aún no eclosionados o los pollos pequeños aún incapaces de regular su temperatura. Además en el Capítulo I se mostró que cuando los pollos son grandes, es la variación en el esfuerzo de cebas de los machos y no el de las hembras el que afecta a la productividad de la puesta, lo que sugiere que las hembras tampoco compensan los niveles bajos de cuidados proporcionados por el macho en esta fase.

No hemos analizado en este capítulo si los atributos del macho considerados proporcionan ventajas antes del emparejamiento. Aunque la importancia relativa de la variación en éxito de emparejamiento es mayor en las especies poligínicas (Kirkpatrick 1987), ésta también puede ser acusada en especies monógamas cuando la proporción de sexos está sesgada hacia los machos (Kirkpatrick et al. 1990, Andersson 1994, Møller 1994). La Abubilla es una especie monógama de la que se han citado casos de aparente poliandria (Skead 1950), pero nunca se ha encontrado poliginia (Cramp 1985). No hay datos disponibles acerca de la proporción de sexos en el nacimiento o el vuelo de los pollos, sin embargo, varios resultados sugieren que la proporción de sexos operativa está sesgada hacia los machos, y por tanto que el éxito de emparejamiento diferencial de los individuos podría ser una importante fuerza de selección sexual: (1) con frecuencia las hembras mueren por causa desconocida mientras incuban (Capítulo IV), y algunas son matadas por los depredadores de los nidos (observación personal) ya que no pueden escapar por tener el nido normalmente solo una entrada; (2) aunque los machos dejan de cantar después del emparejamiento, hay un importante número de machos que cantan durante toda la estación reproductora (Capítulo V). No se han analizado las diferencias en el éxito de emparejamiento entre los machos que difieren en los atributos considerados en este capítulo, sin embargo algunos resultados previos sugieren que al menos la longitud de estrofa tiene influencia en este componente de éxito reproductor de los machos. La mayoría de los individuos que se mantuvieron cantando durante toda la estación eran machos de II-III (Capítulo V), lo que indica que estos machos tienen menor éxito de emparejamiento. Además, hemos mostrado experimentalmente que los cantos con estrofas largas atraen más hembras que los de estrofas cortas (Capítulo VI), y en el presente capítulo la longitud de estrofa estuvo correlacionada con la fecha de puesta, que normalmente está muy influenciada por la fecha de emparejamiento, lo que de nuevo indica que los machos que cantan con estrofas largas tienen ventajas en el emparejamiento.

Además de la longitud de estrofa, tanto la longitud de la cresta de los machos como el número de manchas negras en ella estuvieron correlacionados con la productividad de la primera puesta y de la estación. Sin embargo, estas características del macho no se relacionaron con el resto de estimaciones del éxito ni con el esfuerzo reproductor o la calidad de la hembra, y por tanto aparentemente no proporcionan ventajas reproductoras a los machos.

Características de los machos y beneficios obtenidos por la hembra

La selección intersexual favorece a los atributos del macho cuando las hembras que basan su elección de pareja en ellos consiguen aumentar su eficacia biológica. Esas ventajas de la elección pueden deberse a la obtención de beneficios directos (recursos o inversión parental del macho) o beneficios indirectos (genes de viabilidad, fecundidad o atractivo para los hijos). En este estudio se ha encontrado que dos de los atributos de los machos que estuvieron correlacionados con el éxito reproductor: longitud de estrofa y número de manchas negras en la cresta, también se correlacionaron con el esfuerzo de cebas del macho pronto (número de puntos negros) o tarde (longitud de estrofa) en el período de estancia de los pollos en el nido. Puesto que la productividad de las puestas de Abubilla depende de la cantidad de alimento aportada por el macho en los dos períodos (Capítulo IV), estos beneficios directos claramente aumentan la eficacia biológica de las hembras.

Características del macho y selección sexual

De las características medidas en los machos, solo la longitud de estrofa se relacionó con el éxito reproductor de los machos, el esfuerzo reproductor de las hembras y un componente de la inversión parental del macho (esfuerzo de cebas), y por tanto claramente proporciona ventajas reproductoras tanto a los machos que usan estrofas largas como las hembras emparejadas con ellos. No podemos evaluar directamente la posible influencia de la edad del macho en esta relación entre la longitud de estrofa y el éxito reproductor, sin embargo, evidencias indirectas sugieren que la edad no es la causa de la relación: aunque algunos machos pueden cambiar la longitud media de estrofa de sus cantos entre años, estos cambios no tuvieron una tendencia común, algunos de ellos aumentaron la longitud de estrofa en años sucesivos, otros la redujeron y otros no cambiaron (Capítulo V). En el Capítulo VI se demuestra que las hembras de Abubilla utilizan la longitud de estrofa para establecer preferencias iniciales en la elección de pareja, y por tanto este atributo del canto cumple todos los requisitos para considerar que está siendo seleccionado sexualmente a través de la elección por las hembras, y que esta elección no es arbitraria sino que proporciona beneficios directos a las hembras. Nuestros resultados no descartan que las hembras también obtengan beneficios indirectos con su elección. De hecho, en

ausencia de defensa de territorios (y por tanto sin la posible influencia de la calidad del territorio), el que los machos de estrofas largas realicen esfuerzos de cebas mayores está claramente mediatizado por algún tipo de calidad del macho. Los lugares de alimentación suelen estar situados a gran distancia del nido (hasta 2 km., Cramp 1985), por lo que obviamente, para desarrollar frecuencias de cebas altas, además de ser hábiles encontrando presas, los machos deben tener buena salud y condición física para poder realizar esfuerzos de vuelo tan grandes. De hecho, la longitud de estrofa estuvo correlacionada con la condición física del macho (Capítulo V). Probablemente la buena salud y condición física son el resultado de una calidad genética media alta (genes de resistencia a parásitos y genes de viabilidad general, Hamilton y Zuk 1982, Andersson 1986), por lo que al seleccionar machos de estrofas largas las hembras de Abubilla podrían estar obteniendo buenos genes para sus hijos además de un esfuerzo parental alto del macho. No está claro que tipo de coste podría hacer que la longitud de estrofa refleje de forma honesta la condición física y la calidad de los machos. Una posibilidad es que las estrofas largas produzcan una reducción del glucógeno almacenado en los músculos más rápida que las estrofas cortas (Wells y Taigen 1986). También es posible que la longitud de estrofa refleje los niveles de testosterona, como la longitud de llamada en la Perdiz Pardilla (*Perdix perdix*, Fusani et al. 1994). Se ha mostrado que la testosterona está asociada a la expresión de varios caracteres sexuales secundarios en las aves (Owens y Short 1995) incluidos características del plumaje (Stokkan 1979, Saino y Møller 1994), comportamientos (Watson y Parr 1981, Gwinner y Gwinner 1994, Hunt et al. 1995, Saino y Møller 1995), y atributos del canto (Fusani et al. 1994). La testosterona tiene efectos inmunodepresivos (Grossman 1985), y por tanto el desarrollo de caracteres que dependen de la testosterona indica la habilidad para sobrevivir con bajas inmunodefensas, lo que puede indicar la posesión de genes de resistencia a los parásitos o un bajo nivel de infección (hipótesis del "handicap de inmunocompetencia", Folstad and Karter 1992). Además, debido a la importancia de los efectos inmunodepresivos de la testosterona en los procesos de control de la producción de espermatozoides, la calidad de resistencia a parásitos señalizada por medio de atributos cuya expresión depende de andrógenos es sinónimo de una elevada fertilidad (Hillgarth et al. 1997, Folstad y Skarstein 1997), otro importante tipo de calidad del macho para las hembras.

Las relaciones encontradas entre el éxito reproductor de los machos y tanto la longitud de la cresta como el número de puntos negros en ella son más difíciles de interpretar. Ninguno

de estos dos atributos del macho estuvo correlacionado con estimaciones de esfuerzo o calidad de la hembra, por lo que no se ha identificado ningún beneficio asociado a ellos. Es posible que la selección sexual actúe sobre ellos antes del emparejamiento, y sea ésta la razón de que no hayamos encontrado beneficios para el macho una vez emparejados. Sin embargo, este tipo de selección no puede explicar las relaciones existentes con la productividad ya que solo hemos usado machos emparejados. También es posible que estas características del macho no estén siendo seleccionadas realmente, y que las correlaciones sean debidas a la relación de estas variables con otros atributos del macho. Sin embargo, el número de puntos negros en la cresta también se correlacionó con el esfuerzo de cebas del macho, por lo que si las hembras basaran su elección de pareja en este carácter, también obtendrían beneficios directos. Para sacar conclusiones al respecto es necesario estudiar si las hembras utilizan realmente esas características del macho como criterios para su elección.

**CAPÍTULO IX.- RELACIONES SOCIALES Y
PATERNIDAD FUERA DE LA PAREJA**

INTRODUCCIÓN

En los últimos años se ha comprobado que la paternidad fuera de la pareja es común en las aves (por ejemplo Dixon et al. 1994, Weatherhead y Boag 1995, Krokene et al. 1996, revisado en Birkhead y Møller 1992), y que un importante componente del éxito reproductor de los machos es el resultado de la competencia espermática con otros machos (Birkhead y Møller 1992). El resultado de esta competencia espermática afecta de muchas maneras a la reproducción de los individuos y condiciona el nivel de esfuerzo parental desarrollado por los distintos machos envueltos en la competencia. Copulando con machos fuera de la pareja las hembras pueden obtener tanto beneficios directos en forma de recursos o ayuda del macho (por ejemplo Gray 1997) como indirectos en forma de buenos genes para sus hijos (por ejemplo Hasselquist et al. 1996), aunque se arriesgan a que sus propios machos disminuyan su esfuerzo parental (por ejemplo Dixon et al. 1994).

Las cópulas fuera de la pareja son un proceso importante dentro de la selección sexual, pues pueden hacer variar de forma acusada el éxito reproductor de los machos incluso una vez emparejados. Los mismos atributos que entran en juego a la hora de conseguir una pareja, funcionan en la competencia con otros machos emparejados por conseguir cópulas con sus hembras y evitar que ellos las consigan con la suya. Es importante por tanto evaluar cómo afectan los atributos sexuales estudiados a esa competencia, para conocer el verdadero alcance de la selección sexual sobre el carácter.

En la Abubilla no se ha realizado ningún estudio de paternidad hasta el momento, aunque se han descrito casos de poliandria (dos machos cebando en el mismo nido, Skead 1950) que sugieren que las cópulas fuera de la pareja tienen lugar, y que condicionan la participación de los distintos machos en el cuidado de la prole. En este capítulo evaluamos la incidencia de la paternidad fuera de la pareja en la Abubilla, y tratamos de determinar cómo influye la longitud de estrofa de los machos en la competencia por cópulas fuera de la pareja.

MATERIAL Y MÉTODOS

Análisis de paternidad

Entre Octubre y Diciembre de 1995 se llevaron a cabo por parte del autor los análisis de paternidad mediante la técnica de "multilocus DNA-fingerprinting" (Jeffreys et al. 1985a, 1985b, Burke 1989), durante una estancia en el Departamento de Zoología de la Universidad de Leicester (U.K.).

El ADN se extrajo tanto de muestras de sangre como de tejido muscular o cerebral en el caso de algunos individuos encontrados muertos. La extracción se realizó incubando 75 ml de cada muestra con proteinasa K en el buffer adecuado (TNE, TrisHCl, SDS) durante la noche a 37° C, separando a continuación la fracción de ADN de la proteínica mediante extracción con fenolcloroformo. Se cortaron 6 mg de ADN de cada muestra utilizando el enzima de restricción MBO I siguiendo las condiciones de trabajo recomendadas por el fabricante, se confirmó la digestión correcta de las muestras en geles de concentración con 0.5 mg de cada una, y se cuantificó la concentración de las muestras digeridas utilizando un fluorímetro. Se utilizaron aproximadamente 5 mg de ADN digerido de cada individuo para correr las familias completas en geles de agarosa en 1xTBE a 70 vol. durante aproximadamente 45 h. Los padres putativos se situaron en el gel en el centro de la familia, con los pollos repartidos a ambos lados. A continuación los geles se trataron con baños sucesivos de HCl, NaOH-NaCl y Tris NaCl. Después se traspasó el ADN a membranas de nylon HybondTM-NFP mediante "Southern Blotting" en 10xSSC durante una noche. Los filtros se lavaron en 2xSSC y el ADN fue fijado exponiéndolos a luz ultravioleta durante un minuto. Los filtros se probaron con la sonda 33.6 (Jeffreys et al. 1985b) para marcar radiactivamente con ³²P los minisatélites existentes en los diferentes individuos. A continuación se sometieron a tres lavados con 1xSSC/0.1% SDS para eliminar la sonda no fijada al ADN. Finalmente los filtros se expusieron sobre película de rayos X con una o dos pantallas intensificadoras a -80° C durante 1-10 días según el nivel de radiactividad medido tras los lavados.

Las bandas claramente distinguibles (>2-4 Kb) en las autoradiografías se marcaron en láminas de acetato dispuestas sobre ellas con rotuladores permanentes, utilizando colores diferentes para las bandas derivadas del padre y las derivadas de la madre. Se consideró que dos

bandas eran iguales si habían migrado de forma que sus centros estaban separados menos de 0.5 mm. Cuando los fingerprints de los individuos a comparar difirieron de forma notable en la cantidad de ADN, se ignoraron las bandas menos marcadas en los fingerprints más intensos. Las bandas de los pollos que no estaban presentes en ninguno de los padres se consideraron bandas nuevas, y se marcaron en un color diferente.

El grado de bandas compartidas por dos individuos se expresó por el coeficiente de bandas compartidas D , que se calculó como $2N_{AB}/(N_A + N_B)$, donde N_{AB} es el número de bandas compartidas por los individuos A y B, y N_A y N_B son el número de total de bandas identificadas en los individuos A y B respectivamente (Wetton et al. 1987). El coeficiente varía entre 0 (ninguna banda compartida) y 1 (todas las bandas compartidas). Los fingerprints fueron evaluados independientemente por dos personas, y para los coeficientes de bandas compartidas y el número de bandas nuevas en cada fingerprint, se utilizaron los valores medios de las estimaciones realizadas por ellos. Para determinar la paternidad se han utilizado tanto el número de bandas nuevas como los coeficientes de bandas compartidas.

Relaciones fuera de la pareja

Se distinguieron dos tipos de relaciones entre machos extraños y parejas reproductoras. En primer lugar se consideraron "visitas", los casos de machos distintos al miembro de la pareja que se acercaron a la entrada del nido usado por una pareja y se asomaron a él, si no cebaron a los pollos o la hembra que había en el nido. En segundo lugar se consideraron "cuidados" los casos de machos distintos al miembro de la pareja que llevaron alimento al nido o lo defendieron de otros intrusos. Se consideró el macho miembro de la pareja al individuo que permaneció con la hembra durante todo el ciclo reproductor y realizó la mayoría de las cebas observadas.

Estas observaciones tuvieron lugar durante los muestreos de cebas que se realizaron a todas las puestas, mientras se trataba de capturar a los individuos reproductores con redes japonesas, o cuando se observaban las áreas de estudio desde puntos elevados.

RESULTADOS

Análisis de paternidad

Hubo una media de 18.2 ± 6.6 ($X \pm SD$; rango = 6-35) bandas evaluables por fingerprint ($N = 172$). Se analizaron 114 pollos, de los que 45 tuvieron un patrón de bandas que se correspondía totalmente con el de los padres putativos. En estos pollos sin bandas nuevas la media del coeficiente de bandas compartidas con la madre fue de 0.55 ± 0.08 (rango = 0.32-0.70), y con el padre de 0.57 ± 0.09 (rango = 0.34-0.80). Se analizaron 21 parejas de individuos presumiblemente no relacionados, en las que la media del coeficiente de bandas compartidas fue de 0.18 ± 0.08 (rango 0.00-0.29). Por tanto, $D = 0.30$ es un límite que separa claramente las parejas de individuos no relacionados de las parejas de parientes de primer orden (Fig. 1), y lo consideraremos el límite más bajo de coeficiente de bandas compartidas con un padre genético.

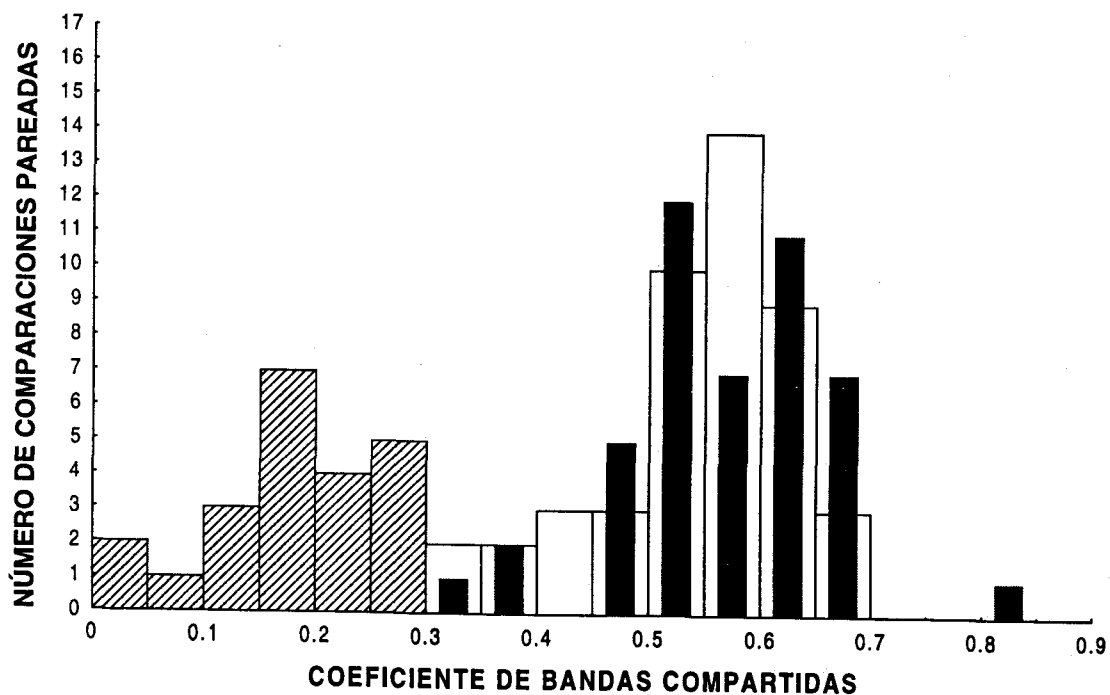


Fig. 1.- Distribuciones de frecuencias del coeficiente de bandas compartidas entre individuos presumiblemente no relacionados (barras rayadas), y entre parientes de primer orden de acuerdo al criterio de exclusión por la existencia de bandas noveles: hembra-pollo (barras blancas), y macho-pollo (barras negras).

Todos los pollos con hasta 4 bandas nuevas ($N = 104$) tuvieron un coeficiente de bandas compartidas mayor de 0.30 con los dos miembros de la pareja (Fig. 2; madre-pollo: $D = 0.54 \pm 0.09$, rango = 0.32-0.80; y padre-pollo: $D = 0.56 \pm 0.08$, rango 0.34-0.80). Por tanto consideramos que todos los pollos que tuvieron menos de cuatro bandas nuevas eran hijos de sus padres putativos. De los diez pollos con cuatro o más bandas nuevas, hubo cuatro que tuvieron un coeficiente de bandas compartidas con el macho menor de 0.30 y con la hembra mayor de este límite (Fig. 2), por lo que se consideró que no eran hijos del padre social. De los ocho pollos restantes, siete cumplieron uno de los criterios para excluir la paternidad (es decir, más de cuatro bandas nuevas) pero no el otro (valores de $D < 0.30$) con ninguno de los padres, y el octavo se encontró en el borde del criterio de exclusión por bandas nuevas (cuatro bandas nuevas), (Fig. 2). En todos estos casos los pollos tuvieron un valor de D menor con el padre que con la madre, por lo que se considerará que son hijos de la madre, y se evaluará si considerarlos o no hijos del padre. El último pollo mencionado pertenecía a un familia en la que otros dos pollos eran claramente fruto de cópulas fuera de la pareja (pollos de la familia B en Fig. 2) y tres de sus cuatro bandas nuevas las tenían también esos dos hermanos, por lo que consideraremos que son debidas a paternidad fuera de la pareja y no a mutaciones.

Los minisatélites tienen una tasa de mutación de aproximadamente una en cada 100-300 sucesos meióticos (Jeffreys et al. 1985b, Burke y Bruford 1987, Westneat 1990, Lifjeld et al. 1993). No es correcto calcular una tasa de mutación real de nuestros datos ya que el número de bandas nuevas está sujeto a error en la evaluación de los fingerprints, y hubo algunas discrepancias entre las dos personas que los evaluaron. Sin embargo, si asumimos que los 104 pollos con menos de cuatro bandas nuevas eran hijos de sus padres putativos, como 59 de ellos tuvieron al menos una banda nueva (incluyendo los que tuvieron 0.5), la tasa de aparición de bandas nuevas por mutación debería ser menor de 0.567 ($=59/104$). Usando de forma conservativa este valor como la tasa de mutación, la probabilidad de que sucedan n mutaciones en un individuo concreto sería de 0.567^n (Westneat 1993, Krokene et al. 1996). Por tanto en nuestra muestra de 114 pollos se esperaría encontrar menos de 6.7, 3.8 y 0.69 individuos con 5, 6 y 9 mutaciones respectivamente. Por tanto es razonable concluir que los 9 fragmentos nuevos en el individuo de la familia E (Fig. 2) se debieron a falta de parentesco y no a mutaciones.

Los tres pollos con 6 bandas nuevas y el de 5 nuevas entran dentro de lo esperado por las tasas de mutación calculadas, aunque los tres con 6 bandas son aún casos en el límite. Sin

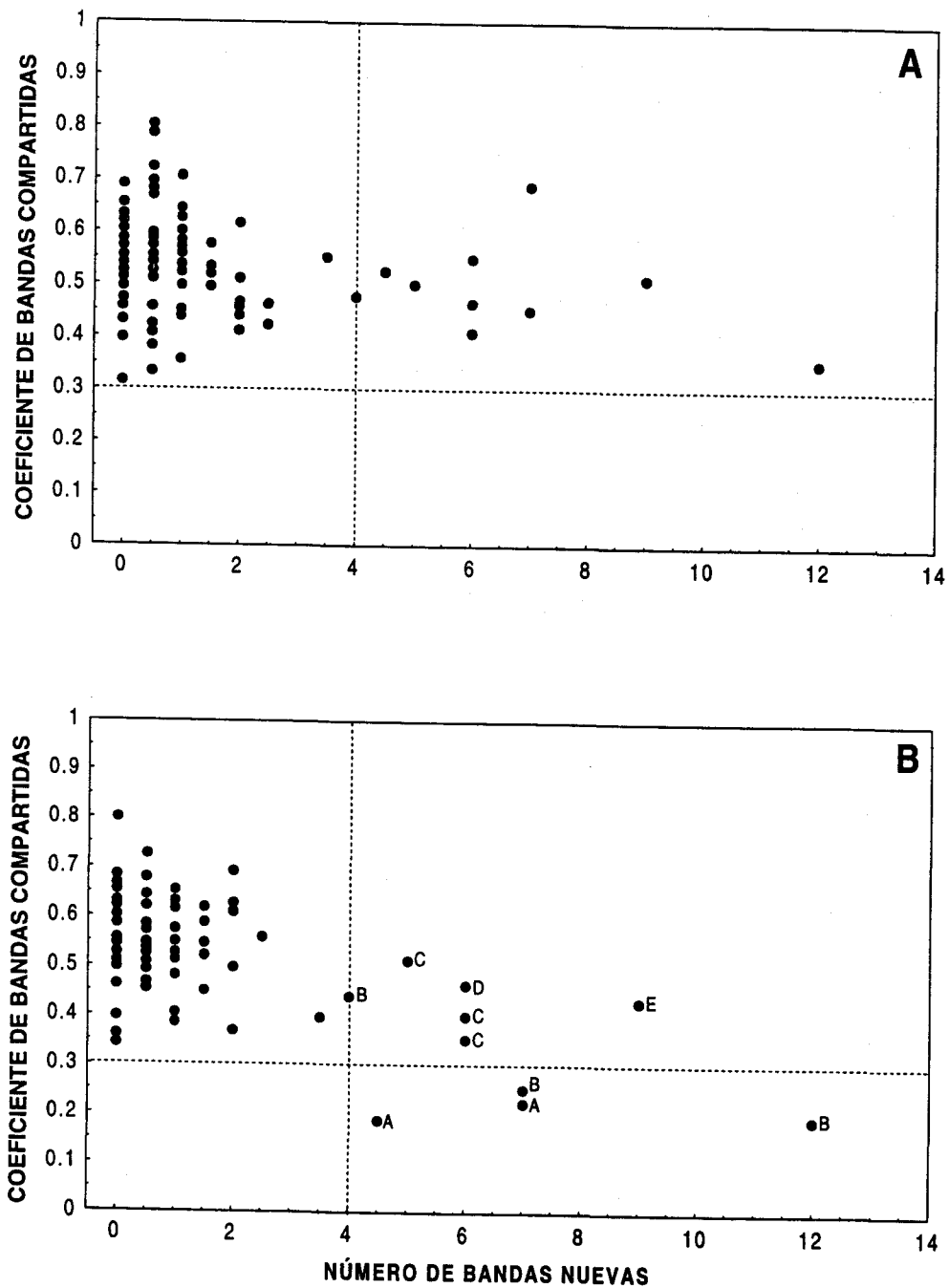


Fig. 2.- Relación entre los coeficientes de bandas compartidas con (A) la madre putativa y (B) el padre putativo, y el número de bandas nuevas encontradas en los fingerprint de los pollos (N = 114). Las líneas discontinuas indican los criterios para excluir paternidad. Las letras (A-D) indican puestas diferentes en las que se encontraron pollos asignados a paternidad fuera de la pareja.

embargo, de esos cuatro pollos, tres eran compañeros de la misma puesta (Fig. 2) y de las 9 bandas nuevas distintas encontradas en la nidada, 7 las tenían más de un pollo, lo que no es esperable como resultado de mutaciones. Además dos de ellos tuvieron unos coeficientes de bandas compartidas con el macho bastante bajos (menores de 0.40). Por estos motivos, los tres pollos de la nidada C en la Fig. 2 también han sido considerados como no relacionados con su padre putativo. Como todos los pollos con más de 4 bandas han tenido motivos para considerarse resultado de cópulas fuera de la pareja, el pollo de la nidada D, con 6 bandas también será considerado de este modo.

Además de los 114 pollos de los que se disponía de muestra de los dos padres sociales, hubo otros 15 de los que solo se dispuso del fingerprint del macho. El coeficiente de bandas compartidas con el macho en estos pollos fue de 0.56 ± 0.09 (0.40-0.71), por tanto muy superior al límite para la exclusión de parentesco utilizando este criterio, y se ha considerado que fueron en todos los casos hijos del padre putativo.

Hubo además 3 pollos de los que el fingerprint produjo menos de 6 bandas. Como en todos ellos las bandas visibles eran compartidas con uno de los dos padres, también se han considerado relacionados con los padres sociales.

En total se encontraron pollos que no eran hijos genéticos de su padre social en 13.9 % de las puestas analizadas (5/30), que supusieron el 7.6 % de los pollos analizados (10/132). En 1995 los mismos valores fueron 10 % de las puestas (2/20) y 9.1 % de los pollos (6/66).

Influencia de la longitud de estrofa en la paternidad

Los pollos resultado de cópulas fuera de la pareja tendieron a ser más frecuentes en las puestas de machos de estrofas cortas que en las de machos de estrofas largas, aunque esas diferencias no fueron significativas (Fig. 3a). Del total de pollos analizados en las nidadas de cada categoría de machos, la proporción de pollos que no eran hijos del padre putativo también tendió a ser mayor en los machos de estrofas cortas (Fig. 3b).

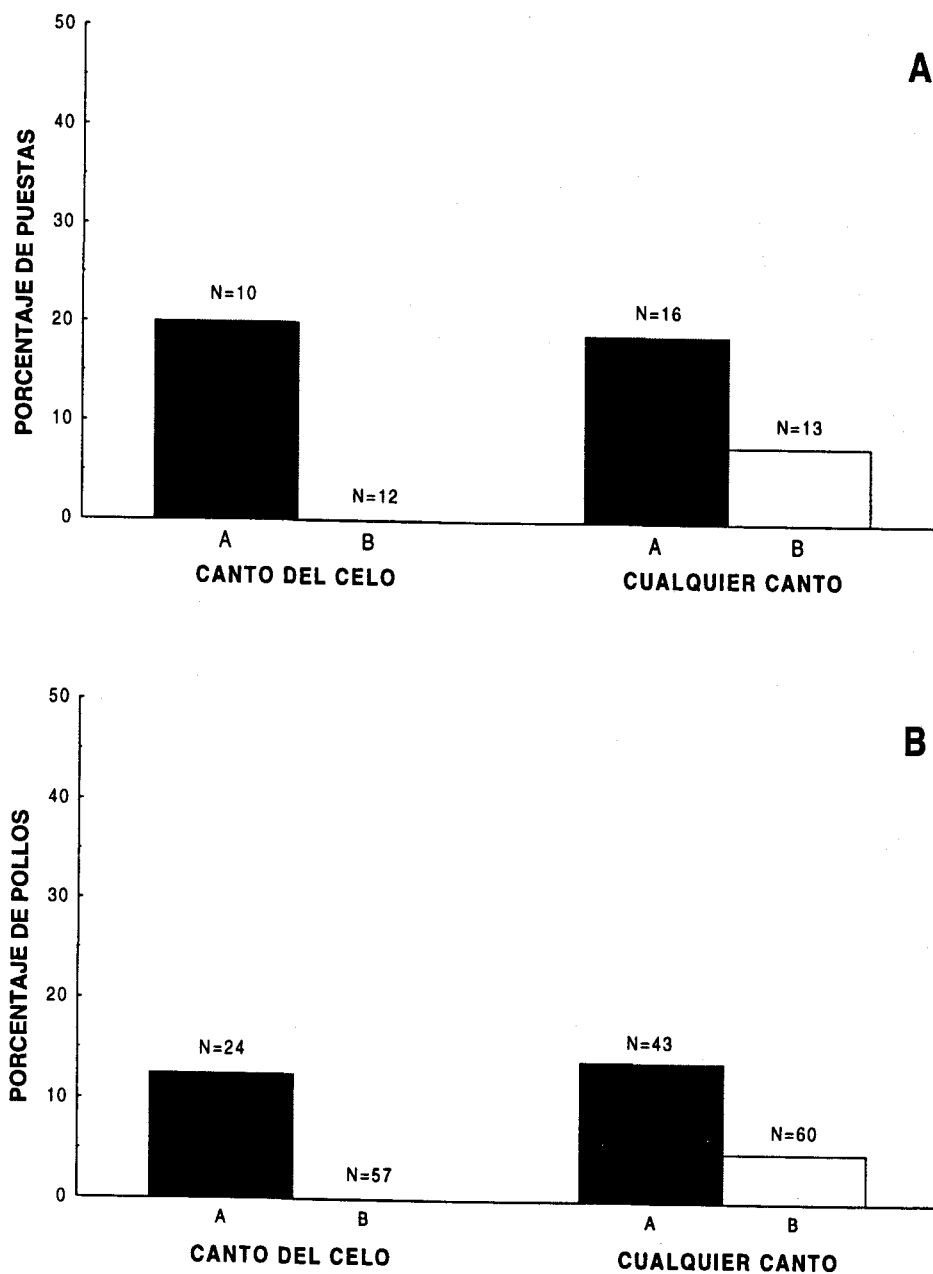


Fig. 3.- Porcentaje de puestas (A) y pollos (B) de los que se conocía el tipo de canto del padre putativo en los que se encontró paternidad fuera de la pareja. Se presentan los datos incluyendo sólo los casos en los que la estimación de longitud de estrofa se obtuvo de cantos del cielo de la primera puesta, y también incluyendo los casos en los que los únicos cantos disponibles se registraron en otros periodos del ciclo reproductor. Las letras A y B en cada gráfica distinguen respectivamente los machos de estrofas cortas (II-III ó III) y los machos de estrofas largas (III-IV ó IV-V). Los resultados de las comparaciones fueron: (A) Puestas: canto del cielo, prueba de Fisher $p = 0.19$; cualquier canto, Fisher $p = 0.60$. (B) Pollos: canto del cielo, Fisher $p = 0.073$; cualquier canto, $\chi^2_1 = 2.52$, $p = 0.11$.

Relaciones entre parejas reproductoras y otros machos

Fue relativamente frecuente que los nidos fueran visitados por machos diferentes al de la pareja reproductora (Fig. 4). En la mayoría de las ocasiones estos machos visitantes se limitaban a asomarse al nido sin entrar, y aparentemente inspeccionaban su contenido. Hubo sin embargo casos en los que un macho extraño cebó en un nido (6 nidos), uno en el que un segundo macho defendió a la hembra (detectado al realizar un experimento de playback del capítulo VII, en el que respondieron dos machos simultáneamente), y un caso en el que un macho extraño sacó a los pollos del nido y los tiró al suelo. Los dos primeros tipos de comportamiento se han considerado cuidados del nido por el macho extraño, y el tercero una depredación intraespecífica, aunque se cuenta como otra visita al nido.

La frecuencia con la que se detectaron estos tipos de relaciones varió entre años (Fig. 4), aunque en todos ellos se encontraron bien visitas o cuidados. En 1991, en que se controlaron exhaustivamente 6 puestas, las frecuencias de visitas y cuidados fueron mucho mayores que en el resto de años, en que sólo se realizaron en promedio dos muestreos por puesta (Fig. 4). Esto sugiere que la verdadera frecuencia con la que se producen estas relaciones es mayor que la que reflejan los porcentajes para el total de los cinco años de estudio.

La mayoría de las visitas y cuidados a los nidos las realizaron individuos que no tenían a su cuidado un nido propio, aunque también los machos que estaban criando realizaron ambos comportamientos (Fig. 4). En cuanto a los cuidados en concreto, en dos ocasiones el macho que cebó tenía un nido propio, mientras que en los restantes cuatro casos fue un macho no reproductor el que aportó comida al nido. En todos estos casos el aporte de alimento realizado fue escaso. A pesar de que después de detectar la relación se realizaba un control más continuado de estos nidos, en cinco de ellos sólo se observó el aporte de 2 presas por el macho extraño, y en el otro hubo 6 cebas en el mismo día y después ninguna más, aunque el macho siguió visitando el nido (Tabla 1). Excepto en los nidos 1 y 2 (Tabla 1) en que las cebas se produjeron con pollos pequeños y no se detectaron comportamientos del macho dirigidos hacia la hembra (en el nido 1 además ya no estaba la hembra), en el resto de los nidos el comportamiento del macho parecía más dirigido hacia conseguir la atención de la hembra que a proporcionar cuidados a la nidada. Las cebas del nido 3 fueron una al nido y otra a la hembra fuera del nido, después de lo cual el macho extraño y la hembra copularon. Es una cópula difícil

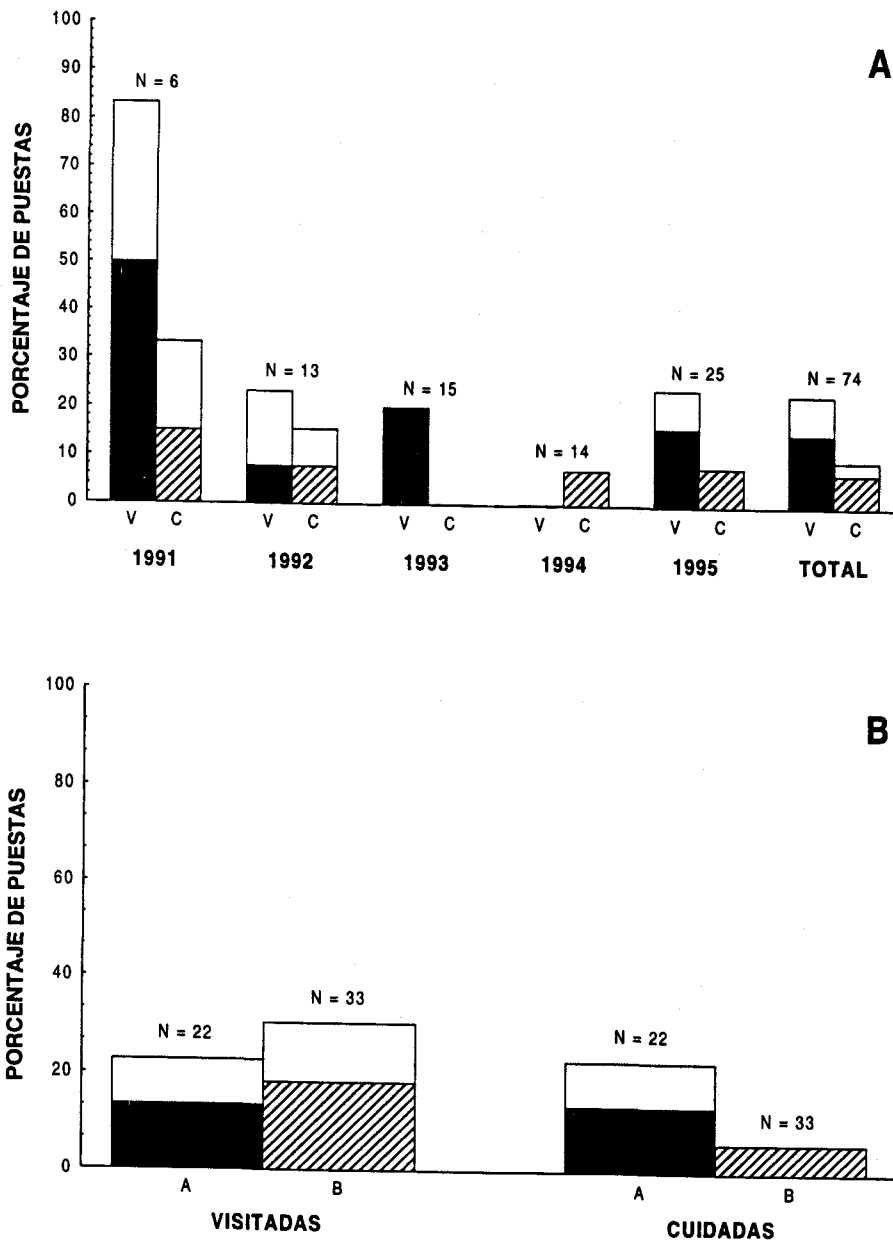


Fig. 4.- Frecuencia de las relaciones de parejas reproductoras con machos extraños, en las puestas en las que se realizó al menos un muestreo de cebas durante la estancia de los pollos en el nido. A) Porcentaje de puestas en las que se observó la visita (V) o cuidados (C) por parte de un macho extraño al menos en una ocasión, en cada año de estudio y en el total de los cinco años. Las barras blancas son visitas o cuidados realizados por un macho que al mismo tiempo atendía una puesta propia, las barras negras y rayadas son respectivamente visitas y cuidados realizadas por machos que no atendían a la vez una puesta propia (individuos no emparejados o que habían perdido a su hembra). B) Diferencias en el porcentaje de puestas visitadas y cuidadas entre los machos reproductores de estrofas cortas (A) y los de estrofas largas (B). Las tramas tienen el mismo significado que en el gráfico A. Puestas visitadas (pruebas de Fisher: total $p = 0.76$, por machos solteros $p = 0.73$, por machos criando $p = 1.00$); puestas cuidadas (pruebas de Fisher: total $p = 0.10$, por machos solteros $p = 0.38$, por machos criando $p = 0.16$).

de entender pues se trataba de un periodo sin fertilidad de la hembra (pollos pequeños de una segunda puesta). Las del nido 4 fueron entregadas directamente a la hembra en la fase de pollos grandes, y el macho intentaba acercarse a ella continuamente cuando estaba fuera del nido. En los nidos 5, 6 y 7 los cuidados se produjeron sólo durante las fases de emparejamiento y fertilidad de la hembra (Tabla 1).

Tabla 1.- Nidos en los que se observaron cuidados por parte de machos extraños. Se indica el tipo de cuidados que proporcionaron (cuando fueron cebas, entre paréntesis va el número de presas que se vio aportar), la etapa del ciclo del nido en que sucedió (PP = periodo prepuesta antes de periodo fértil, Fér = periodo fértil antes de la puesta, Pue = puesta, P1 = primera mitad de la estancia de los pollos en el nido, P2 = segunda mitad), el número de pollos nacidos, el número de pollos de los que fue analizada la paternidad, y el número de pollos que resultaron de cópulas fuera de la pareja. En el nido 6 las cebas se produjeron en los últimos cuatro días de la primera puesta, cuando la hembra iba a iniciar una segunda puesta. En este caso se analizan los pollos de las dos puestas.

Tipo de	Periodos cuidados	Pollos	Pollos nacidos	Pollos no analizados	relacionados
Nido 1	Cebas (2)	P1, P2	6	1	0
Nido 2	Cebas (6)	P1	3	3	0
Nido 3	Cebas (2)*	P1	≥4	0	-
Nido 4	Cebas (2)	P2	5	4	0
Nido 5	Cebas (2)	Pue	6	0	-
Nido 6	Cebas (2)	P2=Fér2	≥2+7	1+5	0+3
Nido 7	Defensa	PP, Fér, Pue	5	3	2

* La hembra de este nido copuló con el macho extraño después de que él le diera una presa.

En los dos casos en que los cuidados fueron durante el periodo fértil de la hembra y se pudo analizar la paternidad de los pollos (nidos 6 y 7), se encontraron pollos no relacionados con el padre putativo. En el nido 1 sólo se pudo analizar un pollo de seis nacidos, por lo que no se puede concluir si las cebas estuvieron motivadas por haber copulado el macho con la hembra, y en los nidos 2 y 4 no se encontraron pollos no relacionados.

Influencia de la longitud de estrofa en las relaciones

Las puestas de los machos de estrofas largas fueron visitadas algo más frecuentemente por machos extraños que las de machos de estrofas cortas, aunque de forma poco marcada (Fig. 4b). No hubo diferencias entre ellos en cuanto a la proporción de los tipos de macho (soltero o reproductor) que les visitó. Las puestas de los machos de estrofas cortas, por el contrario, fueron cuidadas por machos extraños con una frecuencia apreciablemente mayor que las de machos de estrofas largas, aunque las diferencias no llegaron a ser significativas (Fig. 4b).

DISCUSIÓN

Paternidad

El porcentaje de paternidad fuera de la pareja encontrado en este estudio (7.6 % de los pollos, 13.9 % de las puestas) es intermedio en el rango encontrado para especies de aves monógamas (Birkhead y Møller 1992). Sin embargo nuestros datos podrían infravalorar el verdadero nivel de fertilización de huevos por espermatozoides de machos distintos del padre social, ya que en la Abubilla muchos pollos mueren muy pronto y no estaban disponibles para tomar las muestras de sangre cuando nosotros abrimos los nidos. Si la probabilidad de muerte de los pollos fuera independiente de la probabilidad de que en una puesta haya pollos resultantes de cópulas extrapareja, los porcentajes encontrados deberían ser similares a los reales. Sin embargo, puesto que los machos de estrofas cortas tienden a sufrir un nivel de reducción de la paternidad mayor que los machos de estrofas largas, y a su vez sufren una mortalidad de pollos mayor (Capítulo 8), es posible que en la población se pierda por mortalidad temprana un mayor porcentaje de los pollos extra que de pollos de las parejas.

De las frecuencias de paternidad de fuera de la pareja encontradas, aunque las diferencias no lleguen a ser significativas, se deduce que las hembras emparejadas con machos de longitud media de estrofa corta tienden a ser más propensas a realizar cópulas con otros machos que las emparejadas con machos de estrofas largas. Este hecho puede sugerir que estas hembras tratan de buscar ayuda en el cuidado de la prole ya que sus machos son menos efectivos aportando alimento (Capítulo VIII), aunque de las cinco parejas en que se encontró algún pollo de un

macho extraño, sólo en dos de ellas hubo ayuda por parte del segundo macho (Tabla 1), y en los dos casos esta ayuda se realizó antes del nacimiento de los pollos y por tanto no debió afectar de forma importante al éxito de la nidada. Además, en ninguno de los casos en que se detectaron cebas por parte de un macho ajeno a la pareja, fueron estas cebas numerosas, por lo que las que pudieran ser provocadas por haberse producido cópulas con la hembra previamente, tampoco parece que puedan afectar de forma importante al éxito reproductor de la hembra. La otra opción es que las hembras traten de conseguir hijos de alta calidad a través de cópulas fuera de la pareja con machos de alta calidad. Si como sugieren otros resultados de esta tesis, los machos de estrofas largas son de mejor calidad general que los de estrofas cortas, esta podría ser una explicación a las diferencias encontradas en paternidad extra en referencia al canto de los machos.

Relaciones fuera de la pareja

Las numerosas visitas que los machos realizaron a nidos de otras parejas pueden relacionarse al menos con dos tipos de motivaciones. Por un lado pueden estar comprobando la fase del ciclo en que se encuentra la nidada y examinar la cavidad del nido, con idea de utilizar ese nido para una puesta propia. De hecho, algunas veces un nido ya utilizado en la estación por una pareja fue usado a continuación por otra. Por otra parte podrían estar evaluando la fase del ciclo en que se encuentra la nidada para saber cuando es previsible que la hembra pueda entrar de nuevo en una fase de fertilidad y tratar de conseguir cópulas con ella. Derivada de las dos anteriores hay una tercera posibilidad, y es que los machos traten de depredar el nido, con idea de conseguir que tanto la cavidad como la hembra queden libres para su propio interés (para usar el nido para una puesta suya con su hembra o para forzar que la hembra inicie pronto una nueva fase de fertilidad para una nueva puesta de reposición). El infanticidio se ha encontrado en varias especies de aves, y es considerado un componente más de los procesos de selección sexual (por ejemplo Møller 1988b). En la Abubilla sólo conocemos de una cita de infanticidio, realizado por un macho aparentemente no reproductor después de pasar varios días visitando un nido (Ruiz 1997). Nosotros hemos filmado un caso similar, en el que un macho extrajo del nido a dos de los cuatro pollos que había en su interior. Después de introducir nosotros de nuevo los pollos en el nido, al día siguiente éstos estaban otra vez fuera del nido, ya muertos. Sin embargo esta acción

del macho intruso no consiguió acabar con la nidada, ya que los otros dos pollos sobrevivieron hasta volar. A lo largo de los cinco años de estudio hemos registrado además, otros casos de muertes extrañas de pollos que probablemente fueron resultado de acciones similares cometidas por otros machos. En uno, una nidada completa se perdió y los pollos aparecieron muertos en la entrada del nido sin que ninguno hubiera sido devorado (considerado como "otras causas" en el capítulo IV). En otro, unos días antes de volar, 3 pollos de una nidada de 4 aparecieron muertos en la entrada del nido, también sin heridas (considerada como puesta exitosa en el capítulo IV).

Algunas de las cebas realizadas por machos extraños en los nidos podrían tener significados parecidos. Los machos que cebaron en los nidos 3 y 4 aparentemente trataban de conseguir respuesta de la hembra hacia ellos para obtener cópulas.

En 1950 Skead citó dos casos de tríos al cuidado de puestas de Abubilla en Sudáfrica. En esos casos, dos machos colaboraron en el aporte de cebas al nido, llegando a pasarse las presas entre ellos, y la colaboración parecía ser permanente. Nosotros hemos encontrado sólo dos casos en los que las cebas parecían no estar relacionadas con estimular a la hembra, sino con colaborar en el cuidado de la prole. Sin embargo en los dos casos la cantidad de alimento aportada fue muy escasa, y no se realizó de forma continuada a lo largo del ciclo.

De los sucesos de cuidados observados, en la mayoría hubo un cierto grado de tolerancia por parte de los propietarios de los nidos. Algunos atacaban a los machos extraños en ciertas ocasiones, pero a continuación permitían que se posaran a su lado, y sólo en un caso (nido 5) hubo ataques de gran intensidad contra ellos. El extremo es el nido 7 en el que los machos colaboraron estrechamente desde mucho antes del periodo fértil de la hembra, y durante éste llegaron a defenderla frente a intrusos, aunque después compartieron la paternidad y fue sólo uno de ellos el que se hizo cargo de alimentar a la nidada.

Por tanto, nuestros resultados sugieren que los cuidados proporcionados por los machos extraños se deben a dos tipos de motivaciones: por un lado tratar de obtener acceso a las hembras o los nidos para los siguientes intentos reproductores, y por otro alimentar a los pollos conseguidos por medio de cópulas fuera de la pareja, aunque estos casos son menos claros.

CAPÍTULO X.- CONCLUSIONES

Las conclusiones finales obtenidas en este trabajo son:

A.- RESPECTO A LA BIOLOGÍA REPRODUCTORA DE LA ABUBILLA:

1) El principal determinante del éxito reproductor estacional de los individuos es el número de pollos volantones conseguidos en el primer intento reproductor y no el número de intentos reproductores iniciados en la estación. Esto es debido a que las segundas puestas y las reposiciones sufren una presión de depredación mayor que las primeras puestas.

2) La moda de la fecha de puesta de la población coincide con la óptima para la productividad de las primeras puestas. Este hecho indica que debido a que aumentar el número de puestas no asegura un mayor éxito reproductor, no hay una presión selectiva por iniciar la reproducción muy pronto en la estación, como sucede en especies cuya estrategia para aumentar el éxito consiste en realizar muchas puestas.

3) La causa más importante de pérdida de puestas completas es la depredación, aunque también son frecuentes la muerte de las hembras en el interior del nido y el abandono de las puestas.

4) La productividad de las puestas exitosas no está limitada por el tamaño de puesta, ya que lo normal es que vuele un número de pollos menor al de huevos puestos. La mayoría de las pérdidas se producen por la muerte de pollos nacidos, mientras que los fallos en la eclosión de los huevos son menos frecuentes.

5) La muerte por inanición afecta principalmente a los pollos de menor tamaño, nacidos en último lugar como consecuencia de que las Abubillas comienzan la incubación con el primer huevo y producen eclosión asincrónica. El significado adaptativo de la eclosión asincrónica en esta especie parece más relacionado con la hipótesis de la reducción de nidada de Lack que con otras hipótesis propuestas para explicar este comportamiento en las aves.

6) El número de pollos que sobreviven hasta volar en las puestas, depende de la cantidad de alimento aportado al nido por los machos tanto cuando los pollos son pequeños como cuando son grandes, y menos de la cantidad de alimento aportado por las hembras. Por tanto, la capacidad de proveer de cebas por parte de los machos es un aspecto muy importante que afecta al éxito reproductor de las hembras emparejadas con ellos, y que a ser posible deberían evaluar para realizar su elección de pareja y decidir su esfuerzo reproductor.

B - RESPECTO A LAS CARACTERÍSTICAS DEL CANTO:

1) Los machos de Abubilla producen un canto muy simple, sin repertorio, en el que la principal diferencia entre individuos es la longitud de las estrofas utilizadas. En la población estudiada las longitudes de estrofa variaron entre 2 y 6 frases por estrofa, siendo las más utilizadas las de longitudes II, III y IV. Cada macho usa principalmente sólo dos tipos de estrofa, siempre de longitudes consecutivas, y es también variable la proporción de uso de cada tipo, por lo que los machos difieren en la longitud media de estrofa de sus cantos.

2) Las estrofas más largas están asociadas a pausas entre estrofas también más largas, los machos en ocasiones cambian en la longitud de estrofa de sus cantos a lo largo de la estación reproductora, normalmente reduciéndola, y la longitud de estrofa está correlacionada con un índice de condición física. Todos estos resultados sugieren que las estrofas largas son más costosas de producir que las cortas, y que la longitud de estrofa es una señal honesta de la condición física del macho.

C - RESPECTO A LA FUNCIÓN INTERSEXUAL DEL CANTO:

1) Los machos de Abubilla reducen drásticamente su actividad de canto espontáneo después del emparejamiento, y normalmente el canto no está ligado a ningún recurso material lo que indica que su principal función es intersexual, para atraer hembras.

2) El canto por sí solo, en ausencia de otros atributos del macho es capaz de atraer hembras en el campo, lo que muestra que es un carácter al que atienden las hembras cuando buscan pareja.

3) Los cantos experimentales con estrofas largas son más efectivos atrayendo hembras que los de estrofas cortas, lo que muestra que la longitud de estrofa está sujeta a selección intersexual a través de las preferencias de la hembra.

4) Las hembras emparejadas con machos de estrofas largas obtienen beneficios directos con su elección pues estos machos aportan mayor cantidad de cebas por hora al nido.

5) Entre los machos reproductores, los de estrofas largas obtienen puestas más tempranas, tamaños de puesta mayores y segundas puestas más frecuentemente que los de

estrofas cortas, por lo que o bien sus hembras son de mejor calidad o realizan un esfuerzo reproductor mayor. Por tanto, la selección intersexual también actúa sobre la longitud de estrofa después del emparejamiento.

6) Las parejas en las que el macho canta estrofas largas obtienen mayor éxito reproductor en la estación, por lo que los beneficios anteriormente citados obtenidos por machos y hembras repercuten positivamente en su eficacia biológica.

7) Los machos de estrofas largas tendieron a sufrir menos de paternidad compartida con machos extraños en sus nidos, por lo que aparentemente la longitud de estrofa también proporciona ventajas a los machos a través de la selección por las hembras cuando realizan cópulas fuera de la pareja.

D - RESPECTO A LA FUNCIÓN INTRASEXUAL DEL CANTO:

1) Los machos de Abubilla responden mediante el canto a cantos experimentales presentados sin otros atributos del macho. Por tanto el canto es utilizado en los contextos intrasexuales.

2) El nivel de respuesta de los machos a cantos experimentales es alto en el periodo anterior a la puesta, pero decrece de forma evidente después de iniciarse la puesta y sobre todo durante la incubación. Además, el canto normalmente no está asociado a recursos materiales como territorios de alimentación o nidos. Estos resultados indican que en la competencia intrasexual el canto es usado principalmente para defender a la hembra.

3) La longitud de estrofa de los machos influye en la forma en que responden a machos intrusos de distinta longitud de estrofa. Los machos de estrofas largas con frecuencia ignoran a los intrusos de estrofas cortas, y en general basan más su respuesta en el ataque que en el canto. Por el contrario los machos de estrofas cortas tienden a responder a todos los intrusos, pero su respuesta a los de estrofas largas es mediante el canto y no mediante el ataque. Estos resultados muestran que los machos de Abubilla utilizan la longitud de estrofa para evaluar la capacidad física de los rivales, y que consideran más peligrosos a los de estrofas largas.

E - RESPECTO AL SISTEMA DE EMPAREJAMIENTO DE LA ABUBILLA:

1) Las Abubillas son en general monógamas, aunque con cierta frecuencia se producen casos de poliandria y de poliginandria.

2) Aparte de los casos en que los machos ajenos a la pareja colaboran en los cuidados del nido o los pollos, hay otros en que los machos extraños ceban a las hembras emparejadas aparentemente para conseguir cópulas con ellas.

3) Alrededor de un 10 % de las nidadas incluyen pollos que no son hijos genéticos del padre social. En algunos casos, las relaciones no monógamas observadas son debidas a que la hembra ha copulado con más de un macho y la paternidad de la nidada es compartida.

4) Las visitas de machos extraños a nidos de otras parejas son frecuentes y pueden tener relación con la consecución de cópulas con la hembra del nido o con la consecución de agujeros para la nidificación. En ciertas ocasiones, aparentemente para obtener estos recursos, los machos extraños cometen infanticidio.

CAPÍTULO XI.- BIBLIOGRAFÍA

- Adhikerana, A.S. y Slater, P.J.B. 1993. Singing interactions in Coal Tits, *Parus ater*: an experimental approach. *Anim. Behav.* 46: 1205-1211.
- Alatalo, R.V., Glynn, C. y Lundberg, A. 1990. Singing rate and female attraction in the Pied Flycatcher: an experiment. *Anim. Behav.* 39: 601-603.
- Albrecht, D.J. y Oring, L.W. 1995. Song in chipping sparrows, *Spizella passerina*: structure and function. *Anim. Behav.* 50: 1233-1241.
- Alerstam, T. y Högstedt, G. 1981. Evolution of hole-nesting in birds. *Ornis. Scand.* 12: 188-193.
- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-384.
- Amundsen, T. y Slagsvold, T. 1991. Hatching asynchrony: facilitating adaptive or maladaptive brood reduction? *Proc. Int. Ornith. Congr.* 20: 1707-1719.
- Andersson, M. 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* 40: 804-816.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arlettaz, R. 1984. Ecologie d'une population de Huppas, *Upupa epops*, en Valais: répartition spatiale, biotopes et site de nidification. *Nos Oiseaux* 37: 197-222.
- Baker, K. 1993. *Identification guide to European Non-passerines*. Norfolk: BTO.
- Basolo, A.L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250: 808-810.
- Basolo, A.L. 1995a. A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Anim. Behav.* 50: 365-375.
- Basolo, A.L. 1995b. Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 259: 307-311.
- Bateman, A.J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- Battisti, A. 1986. Osservazioni sull'attività predatoria dell'Upupa *Upupa epops* a carico della Processionaria del Pino *Thaumetopoea pityocampa*. *Avocetta* 10: 119-121.
- Berglund, A., Bisazza, A. y Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 385-399.
- Birkhead, T.R. y Møller, A.P. 1992. *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Academic Press, London.
- Blondel, J., Dias, P.C., Maistre, M. y Perret, P. 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk* 110: 511-520.

- Bradbury, J.W. 1981. The evolution of leks. En: *Natural selection and social behaviour*. (Ed. por R.D. Alexander and D.W. Tinkle), pp 138-169. New York and Concord: Chiron Press.
- Bradbury, J.W. 1985. Contrasts between insects and vertebrates in the evolution of male display, female choice and lek mating. *Fort. Zool.* 31:273-289.
- Brindley, E.L. 1991. Response of European Robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Anim. behav.* 41: 503-512.
- Burke, T. 1989. DNA fingerprinting and other methods for the study of mating success. *Trend Ecol. Evol.* 4: 139-144.
- Burke, T. y Bruford, M.W. 1987. DNA-fingerprinting in birds. *Nature* 327: 149-152.
- Burley, N. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Am. Nat.* 127: 415-445.
- Burley, N. 1988. The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *Am. Nat.* 132: 611-628.
- Bussman, J. 1950. Zur brutbiologie des Wiedehopfes. *Orn. Beob.* 47: 141-151.
- Cash, K.J. y Evans, R.M. 1986. Brood reduction in the American White Pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 413-418.
- Catchpole, C.K. 1973. The functions of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobanus*) and the reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour* 46: 300-320.
- Catchpole, C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among european warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149-166.
- Catchpole, C.K. 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. En: D. Kroodsma y E.H. Miller (eds.), *Acoustic communication in birds*, pp 297-319. New York: Academic Press.
- Catchpole, C.K. 1983. Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Anim. Behav.* 31: 1217-1225.
- Catchpole, C.K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 439-445.
- Catchpole, C.K. 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trend Ecol. Evol.* 2: 94-97.

- Catchpole, C.K. y Slater, P.J.B. 1995. *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Catchpole, C.K., Leisler, B. y Winkler, H. 1985. Polygyny in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 285-291.
- Catchpole, C.K., Leiler, B. y Dittami, J. 1986. Sexual differences in the responses of captive Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) to variation in song structure and repertoire size. *Ethology* 73: 69-77.
- Clark, A.B. y Wilson, D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology* 56: 253-277.
- Clayton, D.H. 1990. Mate choice in experimentally parasitized Rock Doves: lousy males lose. *Am. Zool.* 30: 251-262.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T.H. y Albon, S.D. 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69: 145-170.
- Cosens, S.E. y Sealy, S.G. 1986. Age related variation in song repertoire size and repertoire sharing of Yellow Warblers *Dendroica petechia*. *Can. J. Zool.* 64: 1926-1929.
- Cramp, S. (Ed.) 1985. *The birds of the Western Palearctic. Vol. IV.* - Oxford: Oxford University Press.
- Crick, H.Q.P., Gibbons, D.W. y Magrath, R.D. 1993. Seasonal changes in clutch size in British birds. *J. Anim. Ecol.* 62: 263-273.
- Chappell, M.A., Zuk, M., Kwan, T.H. y Johnsen, T.S. 1995. Energy cost of an avian vocal display: crowing in red junglefowl. *Anim. Behav.* 49: 255-257.
- Chilton, G. y Lein, M.R. 1996. Songs and sexual responses of female White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) from a mixed-dialect population. *Behaviour* 133: 173-198.
- Dabelsteen, T. 1984. Message and meanings of bird song with special references to the Blackbird *Turdus merula* and some methodology problems. *Det. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter* 25: 173-208.
- Dabelsteen, T. y Pedersen, S.B. 1990. Song and information about aggressive responses of Blackbirds, *Turdus merula*: evidence from interactive playback experiments with territory owners. *Anim. Behav.* 40: 1158-1168.

- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: Murray.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Davies, N.B. y Lundberg, A. 1985. Food distribution and a variable mating system in the Dunnock, *Prunella modularis*. *J. Anim. Ecol.* 53: 895-912.
- Dawkins, M.S. y Guildford, T. 1991. The corruption of honest signalling. *Anim. Behav.* 41: 865-873.
- De Lope, F. y Møller, A.P. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* 47: 1152-1160.
- Díaz, M., Asensio, B. y Tellería, J.L. 1996. *Aves Ibéricas I. No Paseriformes*. Madrid: Reyero.
- Dixon, A., Ross, D., O'Malley, S.L.C. y Burke, T. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the Reed Bunting. *Nature* 371: 698-700.
- Eberhardt, L.S. 1994. Oxygen consumption during singing by male carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *Auk* 111: 124-130.
- Eberhardt, L.S. 1996. Energy expenditure during singing: A reply to Gaunt et al. *Auk* 113: 721-723.
- Eens, M., Pinxten, R. y Verheyen, R.F. 1991. Male song as a cue for mate choice in the European starling. *Behaviour* 116: 210-238.
- Emlen, S.T. y Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Eriksson, D. y Wallin, L. 1986. Male bird song attracts females- a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 297-299.
- Falls, B.J. 1969. Functions of territorial song in the White-throated sparrow. En: R.A. Hinde (ed.), *Bird vocalizations*, pp 207-232. Londres: Cambridge University Press.
- Falls, B.J. 1987. Does song deter intruders in White-throated Sparrows (*Zonotrichia albicollis*)?. *Can. J. Zool.* 66: 206-211.
- Falls, J.B., Dickinson, T.E. y Krebs, J.R. 1990. Contrast between successive songs affects the response of Eastern Meadowlarks to playback. *Anim. Behav.* 39: 717-728.
- Fessl, B. y Hoi, H. 1996. The significance of a two part song in the Moustached Warbler (*Acrocephalus melanopogon*). *Ethol. Ecol. Evol.* 8: 265-278.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.

- Folstad, I. y Karter, A.J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139: 603-622.
- Folstad, I. y Skarstein, F. 1997. Is male germ line control creating avenues for female choice? *Behav. Ecol.* 8: 109-112.
- Forbes, L.S. 1990. Insurance offspring and the evolution of avian clutch size. *J.Theor. Biol.* 147: 345-359.
- Forslund, P. y Larsson, K. 1992. Age-related reproductive success in the Barnacle Goose. *J. Anim. Ecol.* 61: 195-204.
- Fournier, J. 1991. Attitude anti-prédateur insolite de la Huppe fasciée femelle au nid. *Nos Oiseaux* 41: 200, 202-203.
- Fournier, J. 1993. Comportements particuliers de jeunes Huppés (*Upupa epops*) en fin de nidification. *Nos Oiseaux* 42: 43.
- Fry, C.H., Eriksen, H. y Eriksen, J. 1993. The Hoopoe's spreadeagle posture: predator reaction or sunning?. *Brit. Birds* 86: 121-124.
- Fusani, L., Beani, L. y Dessì-Fulgheri, F. 1994. Testosterone affects the acoustic structure of the male call in the Grey Partridge (*Perdix perdix*). *Behaviour* 128: 301-310.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R. y Møller, A.P. 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male Barn Swallows. *Anim. Behav.* 53: 687-700.
- Gaunt, A.S., Bucher, T.L., Gaunt, S.L.L. y Baptista, L.F. 1996. Is singing costly? *Auk* 113: 718-721.
- Gibson, R.M. 1989. Field playback of male display attracts females in lek breeding sage grouse. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 439-443.
- Göransson, G., Högstedt, G., Karlsson, J., Källander, H. y Ulfstrand, S. 1974. The role of singing for the territorial maintenance in the Trush Nightingale *Luscinia luscinia*. Experiments using play-back technique. *Vår Fågelvärld* 33: 201-209.
- Gottlander, K. 1987. Parental feeding behaviour and sibling competition in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Orn. Scand.* 18: 269-276.
- Gottlander, K. 1987. Variation in the song rate of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Anim. Behav.* 35: 1037-1043.
- Grafen, A. 1990a. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J. Theor Biol.* 144: 473-516.

- Grafen, A. 1990b. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* 144: 517-546.
- Gray, E.M. 1997. Female Red-winged Blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Anim. Behav.* 53: 625-639.
- Greig-Smith, P.W. 1982. Song rates and parental care by individual male Stonechats (*Saxicola torquata*). *Anim. Behav.* 30: 245-252.
- Grossman, C.J. 1985. Interactions between the gonadal steroids and the immune system. *Science* 227: 257-261.
- Gupta, R.Ch. y Ahmad, I. 1993. On the clutch size, egg laying schedule, hatching patterns and stay of nestlings of Indian Hoopoe (*Upupa epops*). *Geobios* 20: 148-150.
- Gwinner, H. y Gwinner, E. 1994. Effects of testosterone on nest-box occupation and associated behaviours by male European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour* 129: 141-148.
- Hamilton, W.D. 1990. Mate choice near and far. *Amer. Zool.* 30: 341-352.
- Hamilton, W.D. y Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Hanski, I.K. y Laurila, A. 1993. Variation in song rate during the breeding cycle of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ethology* 93: 161-169.
- Hartshorne, C. 1956. The monotony-threshold in singing birds. *Auk* 73: 176-191.
- Hasselquist, D. 1990. Bird song and sexual selection. Introductory paper n° 56: 1-33. Dept. Ecology. Animal Ecology. Lund University.
- Hasselquist, D., Bensch, S. y von Schantz, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
- Hébert, P.N. 1993. An experimental study of brood reduction and hatching asynchrony in Yellow Warblers. *Condor* 95: 362-371.
- Heywood, J.S. 1989. Sexual selection by the handicap principle. *Evolution* 43: 1387-1397.
- Hill, G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337-339.
- Hillgarth, N., Ramenofsky, M. y Wingfield, J. 1997. Testosterone and sexual selection. *Behav. Ecol.* 8: 108-109.
- Hoelzer, G.A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Anim. Behav.* 38: 1067-1078.
- Höglund, J. y Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton and Chichester: Princeton University Press.

- Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H. y Hoi, H. 1995. Song rate as a signal for nest site quality in Blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 399-405.
- Horn, A.G., Leonard, M.L. y Weary, D.M. 1995. Oxygen consumption during crowing by roosters: talk is cheap. *Anim. Behav.* 50: 1171-1175.
- Howard, E. 1920. *Territory in bird life*. London: Collins Sons & Co.
- Hunt, K., Wingfield, J.C., Astheimer, L.B., Buttemer, W.A. y Hahn, T.P. 1995. Temporal patterns of territorial behavior and circulating testosterone in the Lapland Longspur and other arctic passerines. *Am. Zool.* 35: 274-284.
- Hunter, J. 1837. An account of an extraordinary pheasant. En: *Observations on certain parts of the animal oeconomy*. London: Longmans.
- Hutchinson, J.M., McNamara, J.M. y Cuthill, I.C. 1993. Song, sexual selection, starvation and strategic handicaps. *Anim. Behav.* 45: 1153-1177.
- Immelmann, K. 1969. Song development in the Zebra Finch and other estrildid finches. En: R.A. Hinde (ed.), *Bird vocalizations*, pp 61-74. London: Cambridge University Press.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A. y Nee, S. 1991. The evolution of costly mate preferences. II. The "handicap" principle. *Evolution* 45: 1431-1442.
- Janetos, A.C. 1980. Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 107-112.
- Järvi, T. 1983. The evolution of song versatility in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*: A case of evolution by intersexual selection explained by "female's choice of the best mate". *Ornis. Scand.* 14: 123-128.
- Jeffreys, A.J., Wilson, V. y Thein, S.L. 1985a. Hypervariable "minisatellite" regions in human DNA. *Nature* 314: 67-73.
- Jeffreys, A.J., Wilson, V. y Thein, S.L. 1985b. Individual-specific "fingerprints" of human DNA. *Nature* 316: 76-79.
- Johnson, L.S. y Kermott, L.H. 1991. The functions of song in male House Wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour* 116: 190-209.
- Johnson, L.S. y Searcy, W.A. 1996. Female attraction to male song in house wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour* 133: 357-366.
- Johnstone, R.A. y Grafen, A. 1993. Dishonesty and the handicap principle. *Anim. Behav.* 46: 759-764.

- Kirkpatrick, M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 43-70.
- Kirkpatrick, M. y Ryan, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- Kirkpatrick, M., Price, T., y Arnold, S.J. 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution* 44: 180-193.
- Komers, P.E. y Dhindsa, M.S. 1989. Influence of dominance and age on mate choice in Black-billed Magpies: an experimental study. *Anim. Behav.* 37: 645-655.
- Krebs, J.R. 1977. Song and territory in the Great Tit *Parus major*. En: B. Stonehouse y C.M. Perrins (eds), *Evolutionary Ecology*, pp 47-62. Londres: Macmillan.
- Krebs, J.R. Kroodsma, D.E. 1980. Repertoires and geographical variation in bird song. *Adv. Stud. Behav.* 11: 143-177.
- Krokene, C., Anthonisen, K., Lifjeld, J.T. y Amundsen, T. 1996. Paternity and paternity assurance behaviour in the Bluethroat *Luscinia s. svecica*. *Anim. Behav.* 52: 405-417.
- Kroodsma, D.E. y Miller, E.H. (eds). 1996. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca: Cornell University Press.
- Kubik, V. 1960. Beiträge zur Fortepflanzungsbiologie des Wiedehopfes. *Zool. Listy* 9: 97-110.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302- 352.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. London: Oxford University Press.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen & Co Ltd.
- Lambrechts, M.M. 1992. Male quality and playback in the Great Tit. En: *Playback and Studies of Animal Communication* (Ed. by P.K. McGregor), pp. 136-152. New York: Plenum Press.
- Lambrechts, M.M. 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. En: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (Ed. por D.E. Kroodsma and E.H. Miller), pp. 305-320. Ithaca: Cornell University Press.
- Lambrechts, M.M. y Dhondt, A.A. 1986. Male quality, reproduction, and survival in the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 57-63.
- Lambrechts, M.M. y Dhondt, A.A. 1987. Differences in singing performance between male Great Tits. *Ardea* 75: 43-52.

- Kirkpatrick, M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 43-70.
- Kirkpatrick, M. y Ryan, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- Kirkpatrick, M., Price, T., y Arnold, S.J. 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution* 44: 180-193.
- Komers, P.E. y Dhindsa, M.S. 1989. Influence of dominance and age on mate choice in Black-billed Magpies: an experimental study. *Anim. Behav.* 37: 645-655.
- Krebs, J.R. 1977. Song and territory in the Great Tit *Parus major*. En: B. Stonehouse y C.M. Perrins (eds), *Evolutionary Ecology*, pp 47-62. Londres: Macmillan.
- Krebs, J.R. Kroodsma, D.E. 1980. Repertoires and geographical variation in bird song. *Adv. Stud. Behav.* 11: 143-177.
- Krokene, C., Anthonisen, K., Lifjeld, J.T. y Amundsen, T. 1996. Paternity and paternity assurance behaviour in the Bluethroat *Luscinia s. svecica*. *Anim. Behav.* 52: 405-417.
- Kroodsma, D.E. y Miller, E.H. (eds). 1996. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca: Cornell University Press.
- Kubik, V. 1960. Beiträge zur Fortepflanzungsbiologie des Wiedehopfes. *Zool. Listy* 9: 97-110.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302- 352.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. London: Oxford University Press.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen & Co Ltd.
- Lambrechts, M.M. 1992. Male quality and playback in the Great Tit. En: *Playback and Studies of Animal Communication* (Ed. by P.K. McGregor), pp. 136-152. New York: Plenum Press.
- Lambrechts, M.M. 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. En: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (Ed. por D.E. Kroodsma and E.H. Miller), pp. 305-320. Ithaca: Cornell University Press.
- Lambrechts, M.M. y Dhondt, A.A. 1986. Male quality, reproduction, and survival in the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 57-63.
- Lambrechts, M.M. y Dhondt, A.A. 1987. Differences in singing performance between male Great Tits. *Ardea* 75: 43-52.

- Lambrechts, M.M. y Dhondt, A.A. 1988. The anti-exhaustion hypothesis: a new hypothesis to explain song performance and song switching in the Great Tit. *Anim. Behav.* 36: 327-334.
- Lampe, H.M. y Espmark, Y.O. 1994. Song srtructure reflects male quality in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 47: 869-876.
- Langmore, N.E. 1996. Territoriality and song as flexible paternity guards in dunnocks and alpine accentors. *Behav. Ecol.* 7: 183-188.
- Lessels, C.M. 1991. The evolution of life histories. En: *Behavioural ecology. An evolutionary approach. Third edition*, pp. 32-68. Oxford: Blackwell Science.
- Lifjeld, J.T., Dunn, P.O., Robertson, R.J. y Boag, P.T. 1993. Extra-pair paternity in monogamous Tree Swallows. *Anim. Behav.* 45: 213-229.
- Lima, S.L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68: 1062-1070.
- Löhrl, von H. 1977. Zum Brutverhalten des Wiedehopfs *Upupa epops*. *Vogelwelt* 98: 41-58.
- Lotem, A. 1993. Secondary sexual ornaments as signal: the handicap approach and three potential problems. *Etología*, 3: 209-218.
- Lundberg, S. 1985. The importance of egg hatchability and nest predation in clutch size evolution in altricial birds. *Oikos* 45: 110-117.
- Luschi, P. y del Seppia, C. 1996. Song-type function during territorial encounters in male Cetti's Warblers *Cettia cetti*. *Ibis* 138: 479-484.
- Mace, R. 1987. The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. *Nature* 330: 745-746.
- Magrath, R.D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success in the Blackbird, *Turdus merula*. *Nature* 339: 536-538.
- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* 65: 587-622.
- Marler, P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11: 13-39.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Maynard Smith, J. 1991. Honest signalling: the Philip Sidney game. *Anim. Behav.* 42: 1034-1035.
- Maynard Smith, J. 1994. Must reliable signals always be costly?. *Anim. Behav.* 47: 1115-1120.

- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- McDonald, M.V. 1989. Function of song in Scott's seaside sparrow, *Ammodramus maritimus peninsulae*. *Anim. Behav.* 38: 468-485.
- McGregor, P.K. 1988. Song length and "male quality" in the Chiffchaff. *Anim. Behav.* 36: 606-608.
- Mock, D.W. y Forbes, L.S. 1995. The evolution of parental optimism. *Trend Ecol. Evol.* 10: 130-134.
- Møller, A.P. 1988. Spatial and temporal distribution of song in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology* 78: 321-331.
- Møller, A.P. 1990. Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuh Hypothesis. *Evolution* 44: 771-784.
- Møller, A.P. 1990b. Effects of parasitism by the haematophagous mite *Ornithonyssus bursa* on reproduction in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Ecology* 71: 2345-2357.
- Møller, A.P. 1991. Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Anim. Behav.* 41: 723-730.
- Møller, A.P. 1991b. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *Am. Nat.* 138: 994-1014.
- Møller, A.P. 1994. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 115-122.
- Møller, A.P. 1994. *Sexual selection and the Barn Swallow*. Oxford: Oxford University Press.
- Møller, A.P. y Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 167-176.
- Møller, A.P., Dufva, R. y Allander, K. 1993. Parasites and the evolution of host social behavior. *Advances in the Study of Behavior*, vol 22: 65-102.
- Mondloch, C.J. 1995. Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Anim. Behav.* 49: 601-613.
- Mountjoy, D.J. y Lemon, R.E. 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 97-100.
- Mountjoy, D.J. y Lemon, R.E. 1996. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 65-71.

- Murphy, E.C. y Haukioja, E. 1986. Clutch size in nidicolous birds. *Current Ornithology* 4: 141-180.
- Naugler, C. y Ratcliffe, L. 1992. A field test of the spund environment hypothesis of conspecific song recognition in American Tree Sparrows (*Spizella arborea*). *Behaviour* 123: 314-324.
- Nielsen, B.M.B. y Vehrencamp, S.L. 1995. Responses of Songs Sparrows to song-type matching via interactive playback. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 109-117.
- Nottebohm, F. y Nottebohm, M.E. 1978. Relationship between song repertoire and age in the Canary, *Serinus canarius*. *Z. Tierpsychol.* 46: 298-305.
- Nur, N. 1986. Is clutch size variation in the blue tit (*Parus caeruleus*) adaptive?. An experimental study. *J. Anim. Ecol.* 55: 983-999.
- Owens, I.P.F. y Short, R.V. 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trend Ecol. Evol.* 10: 44-47.
- Palokangas, P., Korpimäki, E., Hakkarainen, E.H., Tolonen, P. y Alatalo, R.V. 1994. Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Anim. Behav.* 47: 443-448.
- Pareja, E., Ortega, F., Sanz, J.F., Sánchez, A. y Henares, I.L. 1981. *Granada (Tomo I: Provincia)*. Granada: Excma. Diputación de Granada.
- Pärt, T. 1991. Is dawn singing related to paternity insurance?. The case of the collared flycatcher. *Anim. Behav.* 41: 451-456.
- Peek, F.W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Red-winged Blackbird. *Anim. Behav.* 20: 112-118.
- Petrie, M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371: 598-599.
- Pomiankowski, A.N. 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 5: 136-184.
- Price, K. y Ydenberg, R. 1995. Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behav Ecol. Sociobiol.* 37: 201-208.
- Radesäter, T., Jakobsson, S., Andbjer, N., Bylin, A. y Nyström, K. 1987. Song rate and pair formation in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. *Anim. Behav.* 35: 1645-1651.

- Rehsteiner, U. 1996. Siedlungsdichte und Habitatansprüche des Eiedehopfs *Upupa epops* in Extremadura (Spanien). *Orn. Beob.* 93: 277-287.
- Reid, M.L. 1987. Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich Sparrows. *Anim. Behav.* 35: 1735-1743.
- Reinsch, A. 1979. Wiedehopf *Upupa epops* brütet in einem Nistkasten. *Anz. orn. Ges. Bayern* 18: 189-190.
- Reinsch, A. 1988. Der Wiedehopf *Upupa epops* wieder Brutvogel bei Hilpoltstein. *Anz. orn. Ges. Bayern* 27: 128-130.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions in Zoology* 9: 1-48.
- Rivas-Martínez, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37: 251-268.
- Rodrigues, M. 1996. Song activity in the chiffchaff: territorial defence or mate guarding? *Anim. Behav.* 51: 709-716.
- Ruiz, L.M. 1997. Abubilla asesina. *Biológica* 22-23.
- Ryan, M.J. 1988. Energy, calling and selection. *Amer. Zool.* 28: 885-898.
- Ryan, M.J. 1997. Sexual selection and mate choice. En J.R. Krebs y N.B. Davies, eds., *Behavioural ecology. An evolutionary approach, 4th Edition*, pp. 179-202. Oxford: Blackwell Science.
- Ryan, M.J. y Rand, A.S. 1993. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, 340: 187-195.
- Ryan, M.J. y Rand, A.S. 1995. Female responses to ancestral advertisement calls in the túngara frog. *Science* 269: 390-392.
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D. y Rand, A.S. 1982. Bat predation and sexual advertisement in a neotropical anuran. - *Am. Nat.* 199: 136-139.
- Ryan, M.J., Fox, J.H., Wilczynski, W. y Rand, A.S. 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature* 343: 66-67.
- Rydén, O. y Bengtsson, H. 1980. Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Z. Tierpsychol.* 53: 209-224.

- Saino, N. y Møller, A.P. 1994. Secondary sexual characters, parasites and testosterone in the barn swallow, *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.* 48: 1325-1333.
- Saino, N. y Møller, A.P. 1995. Testosterone correlates of mate guarding, singing and aggressive behaviour in male Barn Swallows, *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.* 49: 465-472.
- Sætre, G-P., Dale, S. y Slagsvold, T. 1994. Female Pied Flycatchers prefer brightly coloured males. *Anim. Behav.* 48: 1407-1416.
- Searcy, W.A. 1988. Dual intersexual and intrasexual functions of song in Red-winged Blackbirds. En: H. Ouellet (ed.), *Proc. XIX Int. Ornithol. Congr.*, pp 1373-1381. Ottawa: Univ. Ottawa Press.
- Searcy, W.A. 1992. Measuring responses of female birds to male song. En: *Playback and Studies of Animal Communication* (Ed. por P.K. McGregor), pp. 175-189. New York: Plenum Press.
- Searcy, W.A. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *Am. Zool.* 32: 71-80.
- Searcy, W.A. 1996. Sound-pressure levels and song preferences in female Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) (Aves, Emberizidae). *Ethology* 102: 187-196.
- Searcy, W.A. y Andersson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 507-533.
- Searcy, W.A. y Marler, P. 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female Sparrows. *Science* 213: 926-928.
- Searcy, W.A. y Yasukawa, K. 1983. Sexual selection and red-winged blackbirds. *Am. Scient.* 11: 166-174.
- Searcy, W.A. y Yasukawa, K. 1995. *Polygyny and sexual selection in Red-winged Blackbirds*. Princeton: Princeton University Press.
- Searcy, W.A. y Yasukawa, K. 1996. Song and female choice. En: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (Ed. por D.E. Kroodsma and E.H. Miller), pp. 454-473. Ithaca: Cornell University Press.
- Shaw, K. 1995. Phylogenetic tests of the sensory exploitation model of sexual selection. *Trend Ecol. Evol.* 10: 117-120.
- Siegel, S. y Castellan, N.J.Jr. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. 2nd edn. New York: McGraw-Hill.
- Skead, C.J. 1950. A study of the african Hoopoe. *Ibis* 92: 434-463.

- Slagsvold, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169.
- Slagsvold, T., Dale, S. y Sætre, G.-P. 1994. Dawn singing in the Great Tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defence? *Behaviour* 131: 115-138.
- Smith, D.G. 1979. Male singing ability and territory integrity in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour* 68: 193-206.
- Smith, W.J. y Smith, A.M. 1996. Playback interactions with Great Crested Flycatchers, *Myiarchus crinitus* (Aves, Tyrannidae). *Ethology* 102: 724-735.
- Sokal, R.R. y Rohlf, R.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3d. ed. New York: W.H. Freeman and Company.
- Soler, M. 1989a. Fracaso reproductor en grajilla (*Corvus monedula*): pérdidas de huevos y mortalidad de pollos. *Ardeola* 36: 3-24.
- Soler, M. 1989b. Breeding success and productivity in the Jackdaw (*Corvus monedula* L.) in Granada (Spain). J. Pinowski and D. Summers-Smith (Eds.): *Granivorous birds in agricultural landscape*, pp. 253-261. Warszawa: INTECO.
- Soler, M. 1989c. Comienzo y duración de la incubación en Grajilla (*Corvus monedula* L.). En: *Studia Oecologica* 4: 387-394.
- Stamps, J., Clark, A., Arrowood, P. y Kus, B. 1985. Parent-offspring conflict in budgerigars. *Behaviour* 94: 1-40.
- Stenning, M.J. 1996. Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses. *Trend Ecol. Evol.* 11: 243-246.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D. y Willis, M.S. 1988. Response of territorial male song sparrows to song types and variations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 125-130.
- Stokkan, K.A. 1979. Testosterone and day length-dependent development of comb size and breeding plumage of male Willow Ptarmigan (*Lagopus lagopus lagopus*). *Auk* 96: 106-115.
- Stoleson, S.H. y Beissinger, S.R. 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. When is the critical period?. En: *Current Ornithology*, 12. D. M. Power (Ed.). New York: Plenum Press.
- Svensson, L. 1984. *Identification guide to european passerines*. 3d edition. Stockholm.

- Thorpe, W.H. 1958a. The learning of song patterns by birds, with special reference to the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* 100: 535-570.
- Thorpe, W.H. 1958b. Further studies on the process of song learning in the Chaffinch *Fringilla coelebs gengleri*. *Nature* 182: 554-557.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell, ed., *Sexual selection and the descent of man*, pp. 136-179. Chicago: Aldine.
- Wasserman, F.E. 1977. Mate attraction function of song in the white-throated sparrow. *Condor* 79: 125-127.
- Watson, A. y Parr. R. 1981. Hormone implants affecting territory size and aggressive and sexual behaviour in Red Grouse. *Orn. Scan.* 12: 55-61.
- Weary, D.M., Falls, J.B. y McGregor, P.K. 1990. Song matching and the perception of song types in Great Tits. *Behav. Ecol.* 1: 43-47.
- Weatherhead, P.J. y Boag, P.T. 1995. Pair and extra-pair mating success relative to male quality in Red-winged Blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 81-91.
- Weatherhead, P.J. y Robertson, R.J. 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis". *Am. Nat.* 113: 201-208.
- Weeden, J.S., y Falls, J.B. 1959. Differential response of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk* 76: 343-351.
- Welling, P., Koivula, K. y Lahti, K. 1995. The dawn chorus is linked with female fertility in the Willow Tit *Parus montanus*. *J. Avian Biol.* 26: 241-246.
- Wells, K.D. y Taigen, T.L. 1986. The effects of social interactions on calling energetics in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 9-18.
- Westcott, D. 1992. Inter- and intra-sexual selection: the role of song in a lek mating system. *Anim. Behav.* 44: 695-703.
- Westneat, D.F. 1990. Genetic parentage in the Indigo Bunting: a study using DNA fingerprinting. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 67-76.
- Westneat, D.F. 1993. Polygyny and extrapair fertilizations in Eastern Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behav. Ecol.* 4: 49-60.
- Wetton, J.H., Carter, R.E. y Parkin, D.T. 1987. Demographic study of a wild House Sparrow population by DNA fingerprinting. *Nature* 327: 147-149.

- Wheelwright, N.T. y Schultz, C.B. 1994. Age and reproduction in Savanna Sparrows and Tree Swallows. *J. Anim. Ecol.* 63: 686-702.
- Wiebe, K.L. y Bortolotti, G.R. 1995. Food-dependent benefits of hatching asynchrony in American Kestrels *Falco sparverius*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 49-57.
- Wiley, R.H., Godard, R. y Thompson, A.D. Jr. 1994. Use of two singing modes by Hooded Warblers as adaptations for signalling. *Behaviour* 129: 244-278.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Yasukawa, K. 1989. The costs and benefits of a vocal signal: the nest-associated "Chit" of the female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Anim. Behav.* 38: 866-874.
- Yasukawa, K., Blank, J.L. y Patterson, C.B. 1980. Song repertoires and sexual selection in the Red-winged Blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 233-238.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection- a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty: further remarks on the handicap principle. *J. Theor. Biol.* 67: 603-605.
- Zahavi, A. 1987. The theory of signal selection and some of its implications. *Proc. Inter. Simp. Biol. Evol.* 305-327.
- Zahavi, A. 1991. On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. *Anim. Behav.* 42: 501-503.